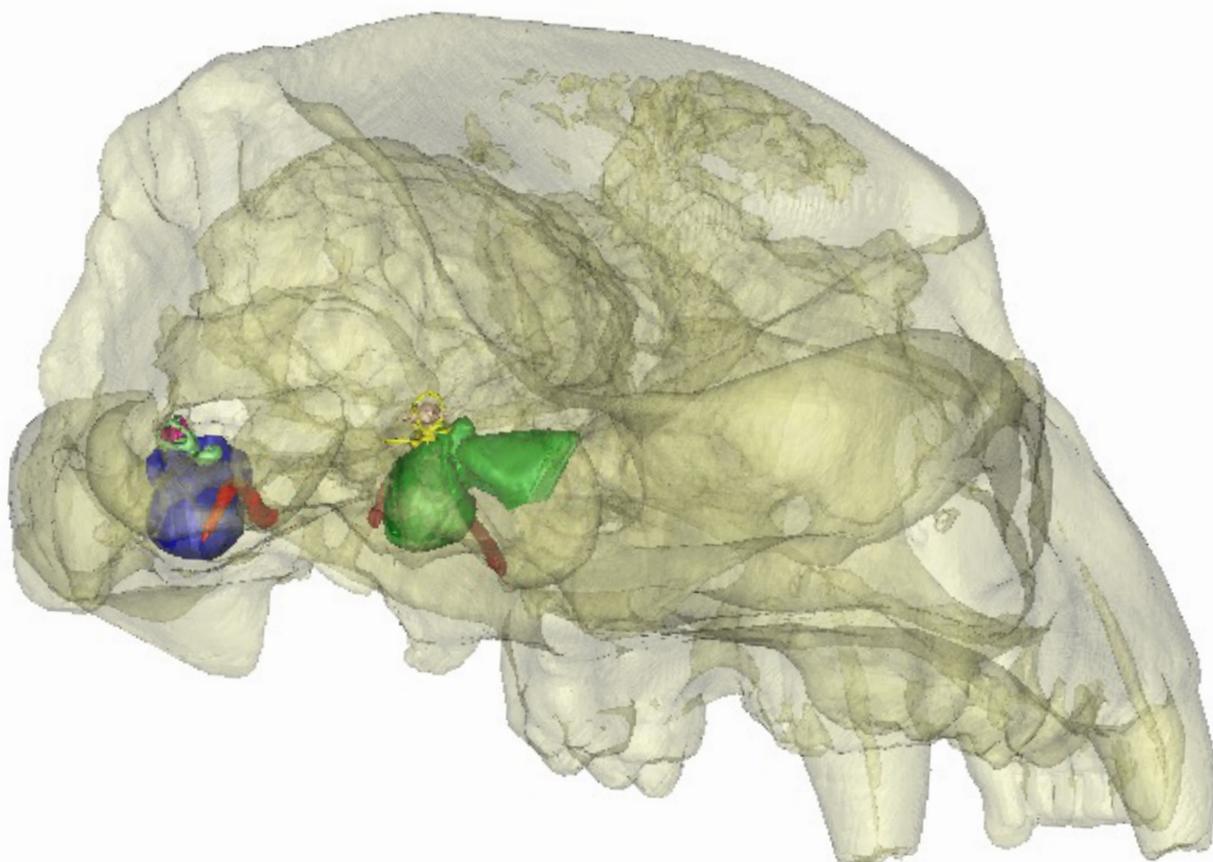


Análisis morfológico de la Región Auditiva de los Ursidae Tremarctinae, su aplicación en sistemática filogenética y paleobiología

Trabajo de tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales



Nombre de la tesista

María Eugenia Arnaudo

Directores

Dr. Leopoldo Soibelzon y Dra. Paula Bona

AGRADECIMIENTOS:

El desarrollo de esta tesis fue posible gracias al aporte y ayuda de muchas personas e instituciones, a las cuales quiero expresar mi gratitud.

Quiero agradecer en primer lugar a mis directores, el Dr. Leopoldo Soibelzon, la Dra. Paula Bona y Al Dr. Blaine Schubert. A Leopoldo por darme la oportunidad de hacer mi Tesis Doctoral, por ofrecerme y confiarme este tema de tesis y por permitirme continuar con una de sus líneas de trabajo. A Paula por aceptar ser mi directora, por brindarme su apoyo incondicional, su ayuda, sus conocimientos y su paciencia. A Blaine por sus contribuciones a este Trabajo de Tesis con correcciones, tomografías y materiales de estudio.

A los directivos del Museo de La Plata: Dra. Silvia Ametrano, directora del Museo y a Eduardo Tonni, Jefe de la División de Paleontología de Vertebrados por abrirme las puertas de la institución y de la división.

A las instituciones y personas que a lo largo de estos años me permitieron el acceso a las colecciones: Marcelo Reguero, Diego Verzi e Itatí Olivares (Museo de La Plata), Alejandro Kramarz y David Flores (Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”), Alejandro Dondas (Museo Municipal de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”), Judy Galkin (American Museum of Natural History), John Ososky (National Museum of Natural History), Blaine Schubert (East Tennessee State University) y Laura Gelari (Museo Histórico de Junín)

A los técnicos, Leonardo Bandiera y Juan Pablo Merino, de CIMED, y Sharlene Wilds del hospital Franklin Woods Community Hospital, por su ayuda con las TACs.

A Digital Morphology library (DIGIMORPH) de la Universidad de Austin Texas por permitirnos el acceso a TACs que se encuentran en su biblioteca.

Al Dr. Federico “Dino” Degrange por sus instrucciones para usar el programa para hacer las reconstrucciones 3D.

A Guillermo Cassini, Ita Olivares y Ceci Morgan por la ayuda brindada con los análisis de morfometría geométrica.

A Shirley Rodrigues (Universidad de Rio de Janeiro) y Matías Taglioreti (Museo Municipal de Mar del Plata) por proveerme las TACS *Ursus thibetanus*, *Melursus ursinus*, *Helactos malayanus* y *Arctotherium vestutum*.

A los jurados que evaluaron la Tesis, Dra. Ariana Paulina-Carabajal, Dr. Alfresco Carlini y Dr. Marcelo Sánchez Villagra, quienes con sus valiosos aportes y sugerencias la enriquecieron.

A Marce Tomeo porque siempre esta predispuesta y me ayuda mucho con las imágenes.

A mi familia, pero en especial a mis papas (Aurora y Raúl), porque siempre me apoyaron (en todos los sentidos) para que yo crezca y avance, tanto como persona como profesionalmente. A Juancho y Celeste, mis hermanos y las personas más importantes de mi vida.

A Cleopatra Mara “Marin” Loza por su enorme e incalculable ayuda con las descripciones y reconstrucciones de los petrosos y porque alegrás el lab con tus disparates.

A Juli Tarquini y Vicky Fernandez Blanco por ayudarme con los análisis estadísticos, con las imágenes, por los mates, por prestarme sus oídos cuando los necesité (y porque lo seguirán haciendo) y el apoyo incondicional de todos los días, por ser mis amigas. Gracias por abrirme las puertas de sus casas y acogerme cuando llegue a esta ciudad, no fue lo mismo desde que las conocí.

A Sonia Ross (la Galle) y Anita Carignano por su ayuda con la tesis, revisando la bibliografía.

A Julia Desojo por los consejos y su ayuda con un capítulo.

A mis amigas, Romi, Sil, Cata, y a todas las Cachis, (Anilla, Cle, Galle, Juli, Juli rulitos, Vick, Belén peluca, Pau, Micho, Celine, Marce, Ceci vóley pie, Caro y Chorno), que son mi familia platense, porque sin ellas no sé qué habría hecho, estuvieron, están y estarán siempre firmes, para mí...

A mis compas de trabajo, Martín, Fer, Ceci, Panchito, Kevin y Ale porque me soportan todos los días con mis pequeños cambios de humor y porque me ayudan en todo lo que necesito.

A Fredy Carlini que me abrió las puertas del lab, para que tenga un hermoso y cálido lugar donde terminar mi trabajo de tesis.

INDICE**TOMO I**

RESUMEN	VI
----------------------	----

CAPITULO I: INTRODUCCIÓN

I. INTRODUCCION	1
I.1 Clasificación y distribución espacio-temporal de los Ursidae.....	1
I.1.1 Subfamilia Ursinae.....	1
I.1.2 Subfamilia Ailuropodinae.....	2
I.1.3 Subfamilia Tremarctinae.....	2
Distribución geográfica de la subfamilia Tremarctinae en América del Sur.....	3
Historia biogeográfica de los Tremarctinae en América del Sur.....	4
I.2 Paleobiología de los Tremarctinae: hipótesis previas.....	5
I.3 Relaciones filogenéticas y sistemática de los Tremarctinae sudamericanos.....	8
I.4. La región auditiva de los mamíferos: su utilidad taxonómica.....	12
I.5 La región auditiva de los mamíferos: su utilidad para la realización de inferencias paleobiológicas.....	14
I.6 Introducción a los materiales y métodos utilizados en el trabajo de tesis.....	15
I.6.1 Abreviaturas.....	16
I.6.1.1 Abreviaturas institucionales.....	16
I.6.1.2 Abreviaturas anatómicas.....	17
I.7 Objetivos.....	18
I.7.1 Objetivo general.....	18
I.7.2 Objetivos específicos.....	18
I.8 Hipótesis.....	19
I.9 Organización general de este trabajo Tesis Doctoral.....	19

CAPITULO II: ANATOMÍA DE LA REGIÓN AUDITIVA DE LOS TREMARCTINAE

II.1 INTRODUCCIÓN AL OÍDO DE LOS MAMÍFEROS	21
II.1.1 Anatomía del oído interno, medio y externo.....	21
II.1.1.1 Oído externo.....	24
II.1.1.2 Oído medio.....	25
II.1.1.2.1 Cavidad timpánica.....	27
II.1.1.2.2 Tubo de Eustaquio.....	30
II.1.1.2.3 Anexos mastoideos.....	30
II.1.1.2.4 Septas.....	31
II.1.1.2.5 Huesecillos.....	32
II.1.1.2.6 Otras estructuras presentes en el oído medio.....	33

II.1.1.3 Oído interno	35
II.1.2 Principales aspectos comparativos entre el oído de los úrsidos y el resto de los carnívoros	39
II.2 MATERIALES Y MÉTODOS	41
II.2.1 Materiales	41
II.2.2 Métodos	41
II.2.3 Abreviaturas anatómicas	44
II.3 RESULTADOS	45
II.3.1 <i>Arctotherium</i>	45
II.3.1.1 <i>Arctotherium angustidens</i>	45
II.3.1.2 <i>Arctotherium bonariense</i>	51
II.3.1.3 <i>Arctotherium tarijense</i>	57
II.3.1.4 <i>Arctotherium vetustum</i>	62
II.3.1.5 <i>Arctotherium wingei</i>	64
II.3.2 <i>Tremarctos</i>	65
II.3.2.1 <i>Tremarctos ornatus</i>	65
II.3.2.2 <i>Tremarctos floridanus</i>	71
II.3.3 <i>Arctodus</i>	76
II.3.3.1 <i>Arctodus pristinus</i>	76
II.3.3.2 <i>Arctodus simus</i>	81
II.4 DISCUSIÓN	83
II.4.1 Variación entre tremarctinos estudiados	84
II.4.1.1 Variación interespecífica de la región auditiva externa	84
II.4.1.2 Variación interespecífica de la región auditiva media	87
II.4.1.3 Variación interespecífica de la región auditiva interna	89
 CAPITULO III: MORFOLOGÍA Y FILOGENIA: ANÁLISIS DE DISPARIDAD MORFOLÓGICA	
III.1 INTRODUCCIÓN	92
III.1.1 Filomorfoespacio	93
III.2 MATERIALES Y MÉTODO	96
III.2.1 Materiales	96
III.2.2 Métodos	96
III.2.2.1 Estudio morfogeométrico	99
III.2.2.2 Filomorfoespacio	98
III.3 RESULTADOS	100
III.3.1 Análisis morfogeométrico	100
III.3.2 Filomorfoespacio	102
III.4 DISCUSIÓN	105

CAPITULO IV: PALEOBIOLOGÍA	
IV.1 INTRODUCCIÓN	108
IV.1.1 Oído interno	108
IV.1.2 Oído medio	112
IV.1.3 Abreviaturas.....	115
IV.2 MATERIALES Y MÉTODOS	115
IV.2.1 Materiales.....	115
IV.2.2 Métodos.....	115
IV.2.2.1 Oído interno	115
IV.2.2.1.1 Mediciones.....	115
IV.2.2.1.2 Agilidad locomotora.....	116
Índice de agilidad (AGIL).....	118
Movimientos de la cabeza.....	120
IV.2.2.2 Oído medio	121
IV.3 RESULTADOS	123
IV.3.1 Oído interno	123
IV.3.1.1 Relación CS con masa corporal.....	123
IV.3.1.2 Agilidad locomotora, posición y movimientos de la cabeza.....	124
<i>Arctotherium angustidens</i>	125
<i>Arctotherium bonariense</i>	125
<i>Arctotherium tarijense</i>	125
<i>Tremarctos ornatus</i>	126
<i>Tremarctos floridanus</i>	126
<i>Arctodus pristinus</i>	126
<i>Ursus spelaeus</i>	127
<i>Ursus americanus</i>	127
<i>Ursus arctos</i>	127
<i>Ursus maritimus</i>	128
<i>Helarctos malayanus</i>	128
<i>Melursus ursinus</i>	128
<i>Ursus thibetanus</i>	129
IV.3.2 Oído medio.....	129
IV.4 DISCUSIÓN	130
IV.4.1 Oído interno y agilidad locomotora	130
IV.4.1.1 Orientación del cráneo utilizando el CSL versus la línea de Reid.....	133
IV.4.2 Oído medio	134

CAPITULO V: CONCLUSIONES	137
V.1 Conclusiones.....	137
V.2 Perspectivas futuras.....	142
BIBLIOGRAFIA.....	143
TABLAS, FIGURAS Y ANEXO.....	Tomo II

RESUMEN

En los tetrápodos, el oído tiene una doble función; por un lado es un órgano que recibe las ondas sonoras, las procesa y las transmite al cerebro (función auditiva, en la que participan el oído medio y la cóclea del oído interno), y por otro percibe la posición del cuerpo en el espacio y mantiene el equilibrio (función en la que participan el vestíbulo y canales semicirculares del oído interno).

La región auditiva está compuesta por el oído interno, medio y, en algunos taxones (*e.g.*, mamíferos), el oído externo. Este último está conformado por el pabellón o pinna y el conducto auditivo, los que captan las ondas sonoras y las transmiten hacia el oído medio. En mamíferos, el oído medio está contenido en una cavidad que contiene los huesecillos, el martillo, el yunque y el estribo, encargados de transmitir y amplificar las vibraciones hacia el oído interno. Este último está formado por los canales semicirculares y el vestíbulo (aparato vestibular) y la cóclea (sistema auditivo); aquí las vibraciones se transforman en impulsos eléctricos que son transmitidos hacia el sistema nervioso. Si bien el oído interno cumple un papel muy importante, ya que es donde se encuentra la inervación responsable de transmitir los estímulos relacionados con ambas funciones (N. vestibulocochlearis, VIII), las otras dos regiones en las que se divide el oído en mamíferos (externo y medio) son igualmente necesarias para una audición efectiva.

A pesar de que los tejidos blandos en general, y aquellos relacionados al oído en particular, no se preservan en los ejemplares fósiles, es posible estudiar estas estructuras reconstruyéndolas a partir de su correlato óseo, como recesos y cavidades que estos ocupaban. El estudio de órganos y tejidos blandos como los que se encuentran en el oído interno (*e.g.*, canales semicirculares), a partir de Tomografías Axiales Computadas (TACs) permite realizar inferencias paleobiológicas y paleoambientales, posibilitando, entre otras cosas, evaluar el repertorio locomotor de los taxones, incluso en ausencia de elementos postcraneales. A modo de ejemplo, y en relación al oído medio de los mamíferos, preliminarmente, se ha sospechado que existe una correlación causal entre el tamaño de la bula tympanica y los ambientes habitados por estos. Una bula de mayor tamaño en relación al tamaño corporal, brindará una mejor adaptación a escuchar sonidos de baja frecuencia; este tipo de sonidos se transmiten mejor en ambientes

abiertos y áridos, por lo tanto aquellas especies con esta característica presentaran una mayor capacidad para sobrevivir en dichos ambientes. Así mismo, este tipo de observaciones permiten realizar inferencias acerca de los paleoambientes en los que habitaban las especies extintas y como los cambios que ocurrieron en esos ambiente influenciaron a las mismas (*e.g.*, distribución geográfica, modificaciones en los hábitos locomotores, etc.).

En mamíferos, la región auditiva también tiene una función muy importante en la filogenia de los Carnivora, ya que desde el siglo pasado se la utilizado como una herramienta para tratar de resolver la historia evolutiva de este grupo.

Dentro de los Ursidae, los Tremarctinae son un grupo monofilético que comprende cuatro géneros: *Plionarctos*, *Arctodus*, *Arctotherium* y por último, *Tremarctos*. Se distribuyen exclusivamente en América, desde Alaska hasta el sur de Chile y su biocrón comprende el lapso temporal Mioceno tardío (Hemphilliense Medio) hasta la actualidad. El género *Plionarctos* contiene dos especies: *P. edenensis* y *P. harroldorum*, y el género *Arctodus* contiene a *A. pristinus* y *A. simus*. A ambos se registran exclusivamente en América del Norte desde el Hemphilliense medio (parte más temprana del Mioceno tardío) hasta el Rancholabrense (Pleistoceno tardío a Holoceno temprano). El género *Tremarctos* incluye a *T. floridanus* y *T. ornatus*; el primero se registra al norte del Istmo de Panamá, desde el Blanquense III (Plioceno tardío) hasta el Rancholabrense (Pleistoceno tardío), mientras que la segunda es una especie actual que se registra en América del Sur. Por último el género *Arctotherium*, que incluye a *A. angustidens*, *A. bonariense*, *A. vetustum*, *A. tarijense* y *A. wingei*, se registra en América del Sur desde el Ensenadense (Pleistoceno temprano a medio) al Lujanense (Pleistoceno tardío a Holoceno temprano).

Este trabajo de Tesis Doctoral tuvo por objetivo estudiar en forma comparada la morfología de la región auditiva de los Tremarctinae Ursidae, a fin de describir caracteres de importancia sistemático-filogenética e interpretar la anatomía de esta región enfrentándola con los distintos hábitos de vida de los taxones actuales. En ese contexto se estudió la región auditiva y el basicráneo de las especies actuales y extintas de Tremarctinae, excepto: *Plionarctos*, ya que no se conocen ni cráneos ni regiones auditivas separadas hasta el momento y *A. simus* y *A. wingei*, debido a que no se pudo

obtener TACs de estas especies. También se describió y estudió la región auditiva y el basicráneo en otras especies de la familia Ursidae (*Ursus arctos*, *U. maritimus*, *U. americanus*, *U. malayanus*, *U. spelaeus*, *U. thibetanus* y *Ailuropoda melanoleuca*) que fueron utilizadas para realizar comparaciones. Las descripciones se realizaron por medio de la observación directa (en el caso del basicráneo) y a través de las TACs (para estudiar el oído medio e interno). Para evaluar la señal filogenética presente en el basicráneo de los Ursidae se realizó un estudio de disparidad morfológica mediante Morfometría Geométrica (MG), cuyo resultado fue analizado en el contexto filogenético del grupo. Para el estudio de MG se analizaron 11 ejemplares de la subfamilia Ailuropodinae, 23 de la subfamilia Tremarctinae y 131 de la subfamilia Ursinae. Los materiales fueron fotografiados en vista ventral, se utilizaron 22 Landmarks (LM) de tipo 1 y de tipo 2; el análisis se hizo mediante el software MorphoJ 1.05f (Klingenberg, 2011). El análisis fue completado realizando un filomorfoespacio. Para esto se construyó un súper árbol, con base en información molecular (actuales) y morfológica (fósiles). Para analizar la relación entre la forma y el tamaño del oído (medio e interno) en Ursidae con respecto a los hábitos de vida (*e.g.*, agilidad locomotora), se realizaron distintos estudios. A partir de las reconstrucciones 3D del oído medio e interno, construidas sobre la base de TACs de 13 especímenes, se tomaron medidas lineales y volumétricas que se utilizaron para realizar inferencias acerca del ambiente en que vivían las formas extintas y la capacidad locomotora de los Ursidae. De esta manera, se contrastó la relación entre el volumen de la bulla tympanica y el ambiente, y se calculó el índice de agilidad, a partir del radio de curvatura de los canales semicirculares del oído interno, y la desviación de los canales semicirculares de la ortogonalidad.

Como resultado de los estudios anatómicos comparativos del basicráneo y la región auditiva de los Tremarctinae, del análisis de la disparidad morfológica presente en el basicráneo en Ursidae y su relación con la filogenia, y de las posibles implicancias de la morfología del oído interno y medio en estudios paleobiológicos del grupo, se concluye que:

La variación intra- e interespecífica de la región auditiva en úrsidos es mayor a la conocida anteriormente. Dentro de los Tremarctinae, *Arctotherium tarijense* muestra las mayores diferencias en relación a la morfología de la región auditiva tanto externa como interna (*e.g.*, bulla tympanica globosa y de mayor volumen, presencia de un foramen en

processus paraoccipitalis, cresta transversa del processus paraoccipitalis conspicua), con respecto a las demás especies del género *Arctotherium*. La región auditiva externa de los Tremarctinae difiere entre las especies que componen la subfamilia, en su forma general y en su tamaño relativo. La mayoría de las especies presentan una bulla tympanica plana, a excepción de *A. tarijense* y *A. wingei* que tienen la bulla globosa. La diferencia también se observa en la posición del foramen postglenoideum, en el tamaño de las estructuras que se encuentran en la región posterior del cráneo (processus paraoccipitalis, processus mastoideus y condylus occipitalis) y la orientación del meatus acusticus externus. Se determinó la presencia de un septo anterior incompleto en el cavum tympani en todos los ejemplares de Ursidae estudiados (excepto en *U. spelaeus*). El recessus epitympanicus está presente en los Tremarctinae. *A. tarijense* presenta el receso más pequeño de todos los Ursidae estudiados. Los canalis semicircularis de los Ursidae muestran la estructura típica de los mamíferos. El canalis semicircularis anterior y el canalis semicircularis posterior tienen la misma altura, un patrón típico de vertebrados cuadrúpedos. Se registró variación en relación a la morfología de la cochlea en tremarctinos: *A. tarijense* presenta tres vueltas y media, *A. bonariense* presenta tres vueltas, *T. ornatus* tiene dos vueltas y media, mientras que *A. angustidens*, *T. floridanus* y *A. pristinus* presentan dos vueltas. La pars petrosa del os temporale varía entre las distintas especies de Tremarctinae. Las diferencias se observan en la forma del porus acusticus externus, el desarrollo de la eminencia arqueada y la presencia o ausencia de la fossa cerebellaris posterior. La crus commune secundaria presente en el oído interno de los Ursidae es una estructura novedosa que requiere de comparaciones más detalladas, entre los Carnivora, para entender tanto su función como su significado filogenético.

A partir del análisis de disparidad morfológica realizado en el basicráneo se concluye que existe señal filogenética en esta región en Ursidae. En los Tremarctinae, especialmente en *Arctotherium*, el cambio morfológico detectado en el basicráneo se vincula con la expansión lateral de los processus mastoideus, el acortamiento de la región posterior del cráneo, el desplazamiento en sentido postero-lateral del foramen jugulare y el desplazamiento en sentido póstero-medial del foramen lacerum. La mayor disparidad morfológica detectada en el basicráneo de los Ursinae respecto a los Tremarctine podría vincularse a su amplia distribución geográfica alcanzada a lo largo

de su historia evolutiva. Esta disparidad quizás pueda ser explicada por la extensa distribución geográfica de los Ursinae, que a lo largo de su historia evolutiva involucró América del Norte, Eurasia y norte de África, mientras que los Tremarctinae, cuya distribución solo ocurrió en América, muestran una mayor homogeneidad morfológica en la región del basicráneo. Una amplia distribución geográfica favorece la ocurrencia eventos vicariantes, y por lo tanto la cladogénesis responsable de la diversificación morfológica y taxonómica del grupo. El análisis del basicráneo en el filomorfoespacio corrobora los agrupamientos de las especies en subfamilias, reflejando un patrón filogenético.

Como resultado de los análisis paleobiológicos se determinó que la morfología de la región auditiva no estaría reflejando los hábitos de vida en los Tremarctinae ni en los demás Ursidae y que las diferencias morfológicas asociadas a los hábitos de vida de las especies de Ursidae actuales no pueden ser utilizadas, al menos mediante los métodos aquí aplicados (*e.g.*, índice de agilidad, desviación de la ortogonalidad, volumen de la bulla tympanica), para realizar inferencias paleoecológicas en taxones extintos. A pesar de lo expresado anteriormente se observó que existe una correlación positiva entre el tamaño de los CS y el tamaño corporal en mamíferos, aunque esta relación presenta una alometría negativa en todos los estudios realizados. Aunque se observó que no hay relación entre los índices, si tenemos en cuenta a los Tremarctinae, estos arrojaron los mismos resultados para las siguientes especies: *A. angustidens*, que presenta la mayor masa corporal dentro de los úrsidos estudiados (743 kg a 1000 kg aproximadamente), es la especie “menos ágil”, presentando el AGIL más bajo (2,26) y el mayor desvío de la ortogonalidad (9,22). Por el contrario, *A. tarijense* (231 kg aproximadamente) resultó ser la especie más ágil dentro de la subfamilia, con valores altos de AGIL y bajos de desviación de la ortogonalidad. No obstante cabe aclarar que *Tremarctos ornatus*, la única especie actual, es la más pequeña de los Tremarctinae, habita ambientes cerrados, y a partir del estudio de su oído interno se obtuvieron valores de AGIL y ortogonalidad intermedios. A partir de los análisis de regresión realizados entre VOL de la bula versus tamaño corporal LCO se observa que hay una relación positiva (y casi isométrica) entre el volumen del oído medio y el tamaño del cráneo. Los úrsidos actuales, que presentan menor volumen de la bulla y menor tamaño corporal (a excepción de *Ursus thibetanus* que tiene una bulla grande para su masa corporal), prefieren ambientes forestados,

mientras que aquellos que presentan mayor tamaño de la bulla tympanica y mayor tamaño corporal prefieren ambientes más abiertos. Teniendo en cuenta el septo anterior incompleto que presentan los Ursidae en el cavum tympani, se observa que aquellos tremarctinos que tienen el receso ventral más desarrollado (*A. angustidens*, *A. tarijense* y *A. bonariense* que tiene los dos desarrollados por igual) presentan tamaños de bulla tympanica mayores. Cabe aclarar que ciertos autores postulan que la presencia de septos y recesos en la bulla tympanica también contribuye al funcionamiento eficaz general de la cavidad a bajas frecuencias, ya que el sonido resulta en la combinación de sus dos volúmenes (las dos subcavidades se acoplan acústicamente).

ABSTRACT

In tetrapods, the auditory region has two functions: on the one hand, it receives, processes and transmits sound waves to the brain (auditory function, in which the middle ear and cochlea are involved); on the other hand, this region senses the position of the body in space and maintains the balance (function in which the vestibule and the semicircular canals participate).

The auditory region includes the inner, middle, and in some taxa (e.g., mammals), the external ear. The latter is formed by the pinna and the ear canal; which capture and transmit sound waves to the middle ear. In mammals, the middle auditory region is contained in a cavity where the malleus, incus and stapes are present. These bones transmit and amplify vibrations into the inner ear. The inner ear is formed by the semicircular canals and the vestibule (vestibular apparatus) and the cochlea (auditory system). The transformation of vibrations to electrical impulses takes place in this region to continue into the nervous system. Even though the inner ear plays a very important role, as it is where the innervation responsible for transmitting stimuli related to both functions are located, the middle and inner ear are also very important for an effective audition.

Although soft tissues in general, and those related to the ear in particular, are not preserved in fossil specimens, it is possible to study this region by 3D reconstructions of the osseous recesses they occupied. Using CT scans to study organs and soft tissues (like those that are presents in the inner ear), allows to make paleobiological and paleoenvironmental inferences, even in the absence of postcranium. As an example, in relation to the middle ear of mammals it has been suspected that there is a correlation between the size of the auditory bulla and the environment. A bigger bulla in relation to the body size provides a better adaptation to hear low frequency sounds; this are better transmitted in open and dry habitats, therefore the species which present this feature have a higher capability to survive in this habitats. Likewise, this type of observations allows to infer where the extinct species lived and how the environmental changes might have affect them (e.g., geographical distribution, modifications of the locomotors patterns).

In mammals, the auditory region also has a very important role in the phylogeny of Carnivora, as it has been used to try to solve the evolutionary history of the group since last century.

Within Ursidae, Tremactinae bears are a monophyletic group which comprises 4 genera: *Plionarctos*, *Arctodus*, *Arctotherium* y *Tremarctos*; distributed exclusively in America, from Alaska to the south of Chile. Their biochron extends from the upper Miocene (Middle Hemphilliense) to recent time. *Plionarctos* comprises two species *P. edenensis* and *P. harroldorum* and *Arctodus* contains *A. pristinus* and *A. simus*: both genera are recorded in North America from the middle Hemphilliense to the Rancholabrense. *Tremarctos* includes *T. floridanus* and *T. ornatus*. The former is recorded in the north of Panama Isthmus from the Blanquense to Rancholabrense, whereas the latter is an extant species recorded in South America. Finally, *Arctotherium*, which includes *A. angustidens*, *A. bonariense*, *A. vetustum*, *A. tarijense* and *A. wingei* is recorded in South America from the Ensenadense (early-middle Pleistocene) to Lujanense (late Pleistocene to early Holocene).

The aim of this thesis was to make a comparative study of the auditory region morphology of Tremactinae Ursidae in order to describe features with systematic-phylogenetic importance and to interpret the anatomy of this region in relation to different lifestyles of living taxa. In this context, the auditory region and basicranium of extant and extinct Tremactinae were studied except for the genus *Plionarctos* as no skulls or auditory regions are known, and *A. simus* and *A. wingei* as the CT scans of the specimens were unsuccessful. Members of Ursinae subfamily (*Ursus arctos*, *U. maritimus*, *U. americanus*, *U. malayanus*, *U. spelaeus*, *U. thibetanus* and *Ailuropoda melanoleuca*) were studied to make comparisons. Descriptions were made through direct observations (for the basicranium) and using CT scans (for the middle and inner ear). A disparity analysis using geometric morphometrics (GM) was made to test the presence of phylogenetic signal in the basicranium of Ursidae. The results were analyzed in the phylogenetic context of the group. For the GM the following taxa were analyzed: 11 specimens of Ailuropodinae, 23 of Tremactinae and 131 of Ursinae. The specimens were photographed in ventral view where 22 Landmarks (LM) of type 1 and 2 were used and analysed with the software MorphoJ 1.05f (Klingenberg, 2011). This analysis was completed performing a phylo-morphospace. For this purpose, a super-tree

was made using molecular (of extant species) and morphological information (of extinct species). Different studies were made to analyze the relationship between size and shape of the Ursidae middle and inner ear with respect to the lifestyles (e.g. locomotor agility). From 3D reconstructions of the middle and inner ear of 13 specimens, linear and volumetric measurements were obtained to make inferences about possible environments where extinct species could have lived and to calculate the locomotor ability of Ursidae. In this way, the relation between the bulla tympanica and the environment was contrasted, and the agility index (from the radius of curvature of the semicircular canals) and the deviation from orthogonality of the canals were calculated.

As a result of the anatomical and comparative studies of the basicranium and the auditory region of Tremactinae, it is concluded that:

Intra and interspecific variation of the auditory region in ursids is greater than expected. Within Tremactinae, *Arctotherium tarijense* shows the major differences in relation to the external and internal morphology of the auditory region (e.g. globular and biggest bulla tympanica, presence of a small foramen in the processus paraoccipitalis, conspicuous transverse ridge of the processus paraoccipitalis) respect to other species of *Arctotherium*. The external auditory region of Tremactinae presents some differences within the subfamily in their general shape and relative size. Most species have a flat tympanic bulla. Other difference occurs in the position of the postglenoid foramen, in the size of the structures at the posterior region of the skull (processus paraoccipitalis, processus mastoideus and condylus occipitalis) and orientation of the meatus acusticus externus. The presence of an anterior incomplete septum was observed in Ursidae (except *U. spelaeus*). The recessus epitympanicus is present in all Ursidae specimens. The canalis semicircularis shows a typical structure in mammals. The canalis semicircularis anterior and the canalis semicircularis posterior present a similar height, a typical pattern of quadruped vertebrates. Also, a variation in the morphology of the cochlea was recorded. The pars petrosa of the os temporale varies in Tremartinae. The secondary crus commune in the inner ear is a novelty structure that requires more detailed comparisons within Carnivora in order to understand its function as its phylogenetic significance.

From the analysis of disparity on the basicranium it was concluded that this region presents phylogenetic signal in Ursidae. Within Tremactinae, a morphological change in the basicranium was detected, especially in *Arctotherium*. This change is related to a lateral expansion of the processus mastoideus, the shortening of the posterior region of the skull, the postero-lateral displacement of the foramen jugulare and the postero-medial displacement of the foramen lacerum. The major disparity detected in Ursinae with respect to Tremactinae could be linked to its wide geographical distribution registered throughout their evolutionary history. Ursinae recorded a huge geographic distribution (North America, Eurasia and north of Africa) contrasting with the smaller geographic distribution of Tremactinae (America). The phylo-morphospace (constructed using the basicranium) corroborates the grouping of species in subfamilies, reflecting a phylogenetic pattern.

As a result of the paleobiological analysis, it was found that the morphology of the auditory region would not reflect the lifestyle in Tremactinae nor in other Ursidae. Also, paleoecological inferences were not achieved using the morphological differences observed in the auditory region of Ursidae, at least by the methods applied here (e.g., agility index, deviations from orthogonality and bulla volume). Notwithstanding the foregoing, a positive correlation between the size of the canalis semicircularis and the body size was observed. Although there was no relation within these indexes, they present similar results for the following species of Tremarctinae: *A. angustidens* has the higher body mass within studied ursids (743 kg to 1000kg approx), is the less agile specie showing a low value of AGIL (2.26) and the higher value of deviation from orthogonality (9.22). Contrary, *A. tarijense* (231 kg approx.) is the most agile specie within the tremarctines showing a high value of AGIL and a small value of orthogonality. It is important to mention that *Tremarctos ornatus*, the only extant specie, presents intermediate values of AGIL and orthogonality. From the correlation of the bulla volume with the LCO (condilo-orbital length) a positive relation (almost isometric) between the middle ear cavity and skull size was observed. Extant ursids, presents a smaller volume of the bulla and small body size (with the exception of *Ursus thibetanus* which has a bigger bulla for its body size), prefer forested environments while those which present bigger bulla size and body mass prefer open environments. Given the anterior incomplete septum in the anterior region of the cavum tympani of Ursidae, it was noted

that those tremarctins which has the ventral recess more developed (*A. angustidens*, *A. tarijense* and *A. bonariense* has both recesses conspicuous) present higher bullas volume. It is important to mention that some authors postulate that the presence of septum and recessus in the bulla tympanica allow an efficient function of the cavity at low frequencies, as the sound is the combination of two volumes (two subcavities are coupled acoustically).

Capítulo I

Introducción

I. INTRODUCCIÓN:

I.1 Clasificación y distribución espacio-temporal de los Ursidae

Los Ursidae Gray 1825 (Carnivora Bowdich 1821) son un grupo monofilético que comprende tres clados: Ursinae Fischer 1814, Ailuropodinae Grevé 1892 y Tremactinae Merriam & Stock 1925. La familia se ha registrado en América, Asia, África e India, desde el Paleógeno tardío (ca.36 Ma Krause *et al.*, 2008) a la actualidad. Kurtén (1966) considera que existe otra subfamilia dentro de los Ursidae, la subfamilia Agriotherinae, que contiene, entre otros, al género basal de la familia, *Ursavus* Schlosser 1899 (Kurtén, 1966). Este género se registra durante el Mioceno temprano y hasta el Plioceno medio. Estudios moleculares recientes agrupan a los Ursidae en tres subfamilias, no en cuatro como fue sugerido por Kurtén (1966); los géneros más antiguos (*e.g.*, *Ursavus*, *Agriotherium*, *Indarctos*) corresponden a la subfamilia Ursinae (*e.g.*, Yu *et al.*, 2004; Krause *et al.*, 2008).

I.1.1 Subfamilia Ursinae

Dentro de esta subfamilia se reconocen tres géneros actuales, distribuidos en Eurasia, América del Norte y en las montañas Atlas del norte de África (Fig. I.1). Los Ursinae contienen a las siguientes especies actuales: *Ursus americanus* Pallas 1780, *U. arctos* Linnaeus 1758, *U. maritimus* Phipps 1774, *U. tibethanus* Cuvier 1823, *Melursus ursinus* Shaw 1791; *Helarctos malayanus* Raffles 1821, además de numerosos representantes fósiles.

Es interesante notar que a pesar de existir registros de *Ursus* (Ursinae: Ursidae) en el sur de América del Norte desde el Plioceno temprano (Blanquense I), no se ha registrado la presencia de especies fósiles o actuales de *Ursus*, u otro taxón de Ursinae, en América Central ni en América del Sur (Soibelzon, 2002).

I.1.2 Subfamilia Ailuropodinae

La subfamilia Ailuropodinae incluye una sola especie *Ailuropoda melanoleuca* David 1869 distribuida en sierras de Minshan, Qinling, Qionglai, Liangshan, Daxiangling y Xiaoxiangling de China (Fig. I.2). La posición sistemática de este género fue ampliamente debatida ya que ha sido clasificado dentro de los Ursidae, dentro de los Procyonidae y, algunas veces también en una familia aparte, Ailuropodidae (O'Brien, 1985; Krause *et al.*, 2008, Juárez Casillas & Varas, 2011).

El registro más antiguo de *Ailuropoda melanoleuca* corresponde al Plioceno tardío de China y el sudeste asiático (Jin *et al.*, 2007)

I.1.3 Subfamilia Tremarctinae

Los Tremarctinae son un grupo monofilético (Kurtén, 1966; O'Brien *et al.*, 1991; Wayne *et al.*, 1991; Trajano & Ferrarezzi, 1994; Perea & Ubilla, 1998; Soibelzon, 2002; Krause *et al.*, 2008) que comprende cuatro géneros: *Plionarctos* Frick 1926; *Arctodus* Leidy 1854 (Kurtén, 1967); *Arctotherium* Burmeister 1879 (Soibelzon, 2004); y por último, *Tremarctos* Gervais 1855 (Kurtén, 1966). Los Tremarctinae se distribuyen exclusivamente en América, desde Alaska hasta el sur de Chile (Soibelzon *et al.* 2005), su biocrón comprende el lapso temporal Mioceno tardío (Hemphilliense Medio) hasta la actualidad (Fig. I.3).

En América del Norte se registran desde el Hemphilliense medio (parte más temprana del Mioceno tardío) hasta el Rancholabrense (Pleistoceno tardío a Holoceno temprano). Hasta el momento los registros en América Central son sumamente escasos (véase Soibelzon *et al.* 2008). En América del Sur los registros fósiles más antiguos corresponden al Ensenadense (Pleistoceno temprano a medio) y los más modernos al Lujanense (Pleistoceno tardío a Holoceno temprano) (Fig. I.4).

Plionarctos fue hallado en sedimentos asignados al Hemphilliense medio (Mioceno tardío 7.05 Ma; véase Tedford & Martin, 2001) constituyendo así el registro más antiguo para la subfamilia. *Plionarctos edenensis* Frick 1926 se registra en el

Hemphilliense tardío (Mioceno tardío) y *P. harroldorum* Tedford & Martin 2001 en el Blanquense temprano (Plioceno temprano) (Fig. I.4). El género *Plionarctos* no ha sido registrado con posterioridad al Plioceno temprano. *Plionarctos* es una forma poco conocida y considerada ancestral a los otros géneros del Pleistoceno por Kurtén (1966).

El biocrón de *Tremarctos* comprende el lapso temporal Blanquense III (Plioceno tardío) hasta la actualidad. *Tremarctos floridanus* Gidley 1928 se registra desde el Blanquense III (Plioceno tardío) hasta el Rancholabrense (Pleistoceno tardío) al norte del Istmo de Panamá, mientras que *T. ornatus* Cuvier 1825, el único tremarctino viviente, aparece en el registro fósil de América del Sur a partir del Holoceno (véase más adelante; Stucchi *et al.*, 2009) y continúa viviendo actualmente en este subcontinente (Fig. I.4).

Arctodus se registra en América del Norte entre el Blanquense IV (Plioceno tardío) y el Rancholabrense en América del Norte. El biocrón de *Arctodus pristinus* Leidy 1854 comprende el Blanquense IV (Plioceno tardío) y el Irvingtoniense (Pleistoceno temprano a medio) y el de *Arctodus simus* Cope 1879 el Irvingtoniense y el Rancholabrense (véase Kurtén, 1967) (Fig. I.4).

El género *Arctotherium* se registra solo en el Pleistoceno de América del Sur. *Arctotherium angustidens* (Gervais & Ameghino 1880) se registra en el Ensenadense (Pleistoceno temprano); *A. vetustum* Ameghino 1885 en el Bonaerense (Pleistoceno medio); *A. bonariense* Gervais 1848–1852 y *A. tarijense* Ameghino 1902 en el Bonaerense y el Lujanense (Pleistoceno tardío) y *A. wingei* Ameghino 1902 se registra solamente en el Lujanense (Fig. I.4).

Distribución geográfica de la subfamilia Tremarctinae en América del Sur

El registro de *Arctotherium tarijense* en la Cueva de los Chingues (Chile) (Prevosti *et al.*, 2003; Soibelzon *et al.*, 2005) constituye el registro más austral de un Ursidae en el mundo (Fig. I.3).

La mayor abundancia y diversidad de representantes del género *Arctotherium* se encuentra en Argentina, aunque también hay registros para Venezuela, Bolivia, Brasil, Uruguay y Chile. En Venezuela se han hallado restos asignados a la especie *A. wingei* (Soibelzon & Rincón, 2007); los registros de Bolivia corresponden a las especies *A. angustidens*, *A. tarijense* y *A. wingei*; en Brasil se registra *A. wingei*. Los registros de Bolivia y Brasil carecen de un adecuado marco estratigráfico, lo que hace imposible realizar una asignación temporal precisa. En Uruguay se registra *A. tarijense*; en el sur de Chile existen dos registros muy fragmentarios de *Arctotherium*: uno corresponde a la especie *A. tarijense* y el otro a *Arctotherium* sp. (Soibelzon *et al.*, 2005). Por último, en la Argentina se registran todas las especies del género a excepción de *A. wingei*. El mejor registro de cráneos que presentan la región basicraneana bien conservada proviene de la provincia de Buenos Aires y corresponde a la especie *A. angustidens*.

Historia biogeográfica de los Tremarctinae en América del Sur

La hipótesis actualmente más consensuada que explica la historia biogeográfica de los Ursidae en América del Sur, propone un modelo dispersalista en donde los osos arribaron al continente sudamericano a través del Istmo de Panamá, durante el evento biogeográfico conocido como Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA; Marshall *et al.* 1982). América del Sur se mantuvo aislada de los otros continentes durante la mayor parte del Cenozoico y el aislamiento finalizó luego del establecimiento del Istmo de Panamá hace unos 2,8 Ma (O’Dea *et al.*, 2016), el cual produjo un evento de intercambio faunístico entre América del Norte y América del Sur (véase Cione *et al.*, 2015 y literatura ahí citada) (Fig. I.5). Si bien este intercambio se dio en numerosas fases durante unos nueve millones de años, los mayores episodios de dispersión de mamíferos desde América del Norte habrían ocurrido desde el Marplatense (Plioceno tardío) al Lujanense (Pleistoceno tardío a Holoceno temprano) (Cione *et al.*, 2015). Los Carnivora (Eutheria: Mammalia) arribaron a América del Sur en este evento con excepción de los Procyonidae que se registran en América del Sur desde el Huayqueriense (Mioceno tardío).

Junto a los Ursidae Tremarctinae ingresaron otros carnívoros como los Canidae, Felidae, Mustelidae y Mephitidae. Luego de su arribo, los tremarctinos se extendieron por América del Sur, diversificándose y dando origen a las 5 especies del género *Arctotherium* (Soibelzon, 2004; véase ítem I.1.3).

Tremarctos ornatus, el único tremarctino superviviente, habita actualmente en las cordilleras del oeste de América del Sur. La presencia de esta especie en Sudamérica es un tema que genera controversias, ya que no existen registros en América del Norte y aparece tardíamente en el registro fósil de América del Sur. El registro más antiguo para *Tremarctos ornatus*, hasta el momento, corresponde a un ejemplar sub fósil (datado en 5980 ± 50 años C14 AP) de Perú (Stucchi *et al.* 2009).

Según Soibelzon & Prevosti (2012) la presencia de esta especie en los Andes sería consecuencia de un segundo evento de inmigración posterior al ingreso de *Arctotherium*. Otra posible explicación a la ausencia de *T. ornatus* en el registro fósil podría estar ligada al tipo de ambientes poco favorables para la fosilización que habita la especie.

I.2 Paleobiología de los Tremarctinae: hipótesis previas

Existen numerosos estudios relacionados con los hábitos de vida de las distintas especies extintas de tremarctinos, principalmente vinculados a inferencias acerca de sus hábitos alimenticios e implicancias paleoambientales.

Dentro de los Tremarctinae, el oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*) es un omnívoro hipocarnívoro (véase Peyton, 1980) ya que el 75% de su dieta se encuentra constituido por vegetales (*e.g.*, 22 especies de Bromeliacea, 11 especies de Cactacea y frutos de 31 especies de árboles) pero no descarta el consumo de carne fresca o carroña según la oportunidad. Entre los ítems de origen animal consumidos por *T. ornatus* se encuentran venados del género *Mazama*, pequeños roedores, coleópteros, hormigas, etc. (Soibelzon *et al.*, 2014 y fuentes citadas en ese trabajo). Son frecuentes los reportes de

habitantes de las zonas donde se distribuye *T. ornatus* referentes a la matanza y consumo de ganado por parte de este oso (Soibelzon *et al.*, 2014 y fuentes citadas en ese trabajo).

En cuanto a la dieta de *Arctodus*, Cope (1896) sugiere que *Arctodus pristinus* probablemente hubiera encontrado una fuente suplementaria de alimento en los perezosos del género *Megalonix*. Kurtén (1967) considera que *Arctodus pristinus* era una forma más bien omnívora y que *Arctodus simus* era predominantemente carnívoro, y el predador más poderoso del Pleistoceno de América del Norte. Sus conclusiones se basaron primariamente en la longitud de los miembros y el aspecto “felino” del cráneo cuando lo compara con el de *Ursus*. Emslie & Czaplewski (1985) consideran que esa especie era muy herbívora basándose en características craneanas, de los miembros y en el tamaño corporal. Adicionalmente, encuentran soporte a sus consideraciones, cuando realizan comparaciones morfológicas y funcionales con el oso de anteojos. También expresan “Nosotros preferimos creer que *Arctodus simus* fue primariamente herbívoro como *T. ornatus*, pero también un predador y carroñero oportunista con capacidades de romper hueso.” Finalmente sostienen que los registros simpátricos de especies de *Ursus* y *Arctodus* sugieren que estos taxones presentaban diferentes estrategias de alimentación. Gillette & Madsen (1992) sostienen que la presencia de *Arctodus simus* en el sitio “Hot Springs Mammoth” de South Dakota, indica la alimentación oportunista de las carcasas de mamuts, y a él le atribuyen las marcas en los huesos y la desarticulación de los esqueletos. Bocherens *et al.* (1995) analizan el contenido de C¹³ y N¹⁵ del colágeno obtenido en huesos largos y concluyen que *Arctodus simus* era carnívoro, no pudiendo asegurar si era un predador activo o un carroñero.

Sobre la dieta de *Arctotherium* se ha dicho que podía ser principalmente frugívora (Burmeister, 1866; Gervais, 1873), omnívora (Ameghino, 1916) como la de la mayoría de los Ursidae, y omnívora con un importante componente de origen vegetal (Berman, 1994). Estudios recientes basados morfogeometría del cráneo y la mandíbula de las especies de *Arctotherium* (véase Figueirido & Soibelzon, 2009), la morfología dentaria, la musculatura masticatoria, las paleopatologías dentarias e isótopos estables de C¹³ y N¹⁵ de *A. angustidens* (véase Soibelzon *et al.*, 2014) permitieron determinar a grandes rasgos los hábitos alimenticios de las especies fósiles sudamericanas. Los resultados

obtenidos tanto por Figueirido & Soibelzon (2009) como por Soibelzon *et al.* (2014) apoyan la hipótesis que si bien *A. angustidens* era una especie mayormente omnívora (como la gran mayoría de los Ursidae) tenía una gran propensión al consumo de carne y hueso, probablemente no solo proveniente de la predación sino también de carcasas disputadas a otros grandes carnívoros como *Smilodon*. Por otra parte, Figueirido & Soibelzon (2009) observaron una tendencia que mostró una disminución en el consumo de ítems de origen animal en las especies registradas desde el Pleistoceno medio, que en orden decreciente de consumo de carne se ordenan de la siguiente forma: *A. bonariense*, *A. vetustum* y *A. tarijense* y finalmente *A. wingei*, la especie más moderna, con una dieta semejante a la *Tremarctos ornatus* en la que los ítems de origen vegetal son predominantes

El aumento en la proporción de ítems de origen vegetal en la dieta de las especies de *Arctotherium* a través del tiempo está asociada a una disminución en el tamaño corporal (véase Soibelzon & Tartarini, 2009). Soibelzon & Schubert (2011) hipotetizaron que la diversificación del gremio de los carnívoros durante el Pleistoceno en América del Sur provocó que los tremarctinos debieran ajustar su tamaño corporal y modificar su dieta para sobrevivir en un ecosistema cada vez más competitivo.

Existen estimaciones previas de la masa de algunos tremarctinos fósiles. La masa de *Arctodus simus* fue estimada por Kurtén (1967) en 590 a 630 kg para los individuos de mayor tamaño; en 700 a 800 kg para los machos, con individuos de hasta o algo más de 1000 kg por Christiansen (1999). Por otra parte Fariña (1996; 1998) estimó la masa de *Arctotherium* sp. en 500 kg y 308 kg respectivamente. Soibelzon & Tartarini (2009) estimaron la masa de las especies de *Arctotherium* utilizando ecuaciones de regresión de la literatura, las cuales estaban basadas en medidas del cráneo, del primer molar inferior, del fémur, la tibia y el húmero. La masa estimada para algunas especies de *Arctotherium* se encuentra dentro del rango de valores conocidos para los Ursidae de gran tamaño (e.g., *Ursus maritimus* y *U. spelaeus*). Coincidiendo con otros autores, Soibelzon & Tartarini (2009) determinaron que el mejor estimador de la masa para los Ursidae proviene de las ecuaciones obtenidas a partir de huesos de los miembros, ya que su estructura se ve afectada por el stress derivado de soportar el peso del cuerpo (Legendre & Roth, 1988), mientras que las ecuaciones obtenidas a partir de

medidas craneanas y dentarias estarían subestimando la masa de *Arctotherium*. Los rangos de masa obtenidos por Soibelzon & Tartarini (2009) fueron los siguientes: *A. angustidens* de 412 a 1200 kg, siendo ésta la especie de mayor tamaño; *A. bonariense* de 171 a 500 kg (tamaño mediano a grande); *A. tarijense* de 135 a 400 kg; *A. vetustum* de 102 a 300 kg (tamaño pequeño a mediano); y por último *A. wingei* de 51 a 150 kg (la especie más pequeña) (véase Capítulo IV)

Un hallazgo muy importante relacionado a la paleobiología de los tremarctinos fósiles fue el que dieron a conocer Soibelzon *et al.* (2009). Se trata del primer registro de una hembra de *A. angustidens* con dos posibles crías en una cueva cerca de Mar del Plata, Buenos Aires, que permitió ampliar el conocimiento que se tenía acerca del comportamiento de la especie. Según Soibelzon *et al.* (2009), *A. angustidens* podría haber utilizado las cuevas para hibernar (el clima marcadamente estacional del Ensenadense podría haber favorecido la ocurrencia de este proceso); otras hipótesis sostienen que posiblemente estos osos frecuentaban las cuevas buscando presas o restos de animales muertos, o bien las utilizaban como madriguera (Soibelzon *et al.*, 2009). Por otro lado, Soibelzon *et al.* (2009) señalaron que sería interesante explorar las consecuencias biológicas y reacciones etológicas que pudo haber desatado la introducción de carnívoros de gran tamaño en la megafauna endémica pampeana, no solo como un poderoso predador sino como un competidor por el uso de cuevas.

I.3 Relaciones filogenéticas y sistemática de los Tremarctinae sudamericanos

La historia taxonómica de las especies de Tremarctinae registradas en América del Sur data desde fines del siglo XIX-mediados del siglo XX a la actualidad y se encuentra sintetizada en el Apéndice A (Tomo II). En este trabajo de tesis doctoral se sigue el arreglo sistemático propuesto por el último revisor Soibelzon (2004).

En relación a la historia evolutiva de los Ursidae en general, es importante remarcar que ninguna de las hipótesis filogenéticas que involucran a los Tremarctinae han

incluido caracteres de la región auditiva, sino que se han basado en caracteres cráneo-dentarios o moleculares.

Trajano & Ferrarezzi (1994) reconocen como válido sólo el género *Arctotherium* para las especies de tremarctinos suramericanos con los subgéneros *Arctotherium* (*Arctotherium*) y *A. (Pararctotherium)* para las formas de tamaño grande y pequeño respectivamente. En el análisis filogenético consideran a los tremarctinos *Tremarctos*, *Arctodus*, *Arctotherium (Arctotherium)* (= *Arctotherium angustidens*), *Arctotherium (Pararctotherium) pamparum* (= *Arctotherium tarijense*) y *Arctotherium (Pararctotherium) brasiliense* (= *Arctotherium wingei*) y como grupo externo a los Tremarctinae, a todos los Ursinae y a *Ailuropoda*, aunque no grafican a este último en el cladograma resultante. En relación a *A. wingei*, estos autores expresan: “We were unable to find any secure apomorphy for this species.” “...apomorphies exhibited by this taxon are shared with *A. pamparum*. The only possible autapomorphy of *A. brasiliense* is small size, if one considers that the large size of *A. pamparum* and *A. bonariense* is a primitive character for the *Arctotherium* clade.” (Trajano & Ferrarezzi, 1994:559). En la discusión de su propuesta filogenética los autores expresan que “The monophyly of the subfamily Tremarctinae is corroborated, but the same cannot be stated for all its components. We were unable to discover any unequivocal synapomorphy uniting the two species of *Tremarctos*, and the monophyly of this genus is questionable.” “The monophyly of the genus *Arctodus* (*sensu lato*, including *Arctotherium* and *Pararctotherium*) is poorly corroborated by the present data.” “The North American species of this genus are grouped together only by general similarity, and new data are needed to evaluate their phylogenetic relationships with the South American taxa. However, all South American fossil species can be regarded as a monophyletic group defined by unique dental features. Within this assemblage are the species currently grouped under *Arctotherium* and *Pararctotherium*, two well defined monophyletic groups.” (Trajano & Ferrarezzi, 1994:560). “The genus *Arctodus* is restricted to the North American species (*Arctodus pristinus* y *Arctodus simus*, *sensu* Kurtén, 1967) and is left as a metataxon. The taxon *Arctotherium* is here considered a distinct genus and is expanded to include all South American extinct bears, with *Pararctotherium* as subgenus. *Arctotherium (Pararctotherium) brasiliense* y *A. (P.) pamparum* share a number of unique features indicative of a sister group relationship, but the position of *A.*

(*P.*) *enectum* is not known, due to the paucity of the data. The identities of the three species of this group are mainly supported by differences in size, although *A. (P.) pamparum* has a distinct autapomorphy.” “Except for what is implicit in the different classifications formerly proposed, little has been discussed about phylogenetic relationships of the tremaerctine bears. Much of the controversy on the generic classifications of previous authors is due to incongruences generated by indiscriminate use of both synapomorphies and symplesiomorphies in the definition of genera, as well as in inferences of phylogenetic relationships. Although we agree with Kraglievich (1926) that North and South American extinct tremarctines belong to different genera, the suggestion that *A. brasiliense* may represent an intermediate form (Kraglievich, 1926; Kurtén, 1967) is refuted by our results.” (Trajano & Ferrarezzi, 1994:560).

El trabajo de Trajano & Ferrarezzi (1994) muestra graves deficiencias metodológicas ya que enuncian mal la mayoría de los caracteres, no los codifican, no presentan la matriz de datos y aparentemente no utilizan ningún algoritmo de simplicidad para realizar el análisis (Fig I.6).

Perea & Ubilla (1998) proponen que *Arctotherium* es sinónimo de *Arctodus* y reconocen la validez del género *Pararctotherium*. Aunque no lo explicitan claramente, se puede deducir que para construir su hipótesis utilizan 8 taxones de tremarctinos (*Tremarctos*, *Arctodus* = *Arctodus pristinus* + *Arctodus simus* + *Arctotherium angustidens* y *Pararctotherium* = *Arctotherium vetustum* + *A. wingei* + *A. tarijense* + *A. bonariense*). Y como grupo externo a todos los Ursinae, aunque no aclaran si incluyen solo a las especies fósiles o a las actuales también. Como resultado estos autores proponen que “*Arctodus* have representatives in both North and South America and the best known taxa included in this genus is *Arctodus simus* for the former and *A. bonariensis* (= *A. latidens*) for the latter, probably derivatives from *Plionarctos-Tremarctos* group. *Pararctotherium* represent the most derivative genus closely related with *Arctodus* and comprehend medium and little size tremarctines as *P. pamparum* y *P. brasiliensis*. In this view, *Arctodus* is not defined by any synapomorphy. This genus is characterized only by simplesiomorphic state of characters. We consider that the strongest characters that support the monophyly of *Pararctotherium* are bulla inflated and alisphenoid canal opening separated from foramen rotundum. This phylogenetic

hypothesis correlates with the fossil record because *Pararctotherium*, is only registered in the upper Pleistocene-Holocene, and *Arctodus* in all the Pleistocene.” (Perea & Ubilla, 1998:5) (Fig. I.7).

Soibelzon (2002) realizó un análisis cladístico a partir de una matriz morfológica de 43 caracteres cráneo dentarios y postcraneanos, y considerando todas las especies de *Tremarctos*, *Arctotherium* y *Arctodus*, excepto para *Plionarctos* que fue analizado a nivel genérico; *Ursus americanus* constituyó el outgroup. Como resultado obtuvo dos cladogramas igualmente parsimoniosos (L= 100; CI= 58; RI= 65 en NONA; Fit= 280.5; Rescaled Fit= 59% en Peewe), los que se diferenciaron únicamente en la posición de *Plionarctos*. Soibelzon (2002) concluye que los Tremarctinae son un grupo monofilético definido por nueve caracteres sinapomórficos. El género *Tremarctos* resultó ser monofilético como así también *Arctodus*, que formó un clado con *Arctotherium*. El grupo formado por las especies de *Arctotherium* resultó también monofilético y fue el clado mejor soportado”. *Arctotherium vetustum* es la especie basal de este clado, taxón hermano del grupo conformado por *A. wingei* y el clado formado por *A. angustidens* y *A. tarijense* + *A. bonariense* (clado con un valor de “Bremer support” relativo de 39%). *Arctotherium angustidens* resultó ser taxón hermano del clado formado por *A. tarijense* y *A. bonariense* (este último subclado con un valor de “Bremer support” relativo de 39%) (Fig. I.8).

Krause *et al.* (2008) realizan un análisis filogenético de los Ursidae basado en caracteres moleculares y por primera vez incluyen un Tremarctinae fósil (*Arctodus simus*). Uno de los resultados obtenidos es que *Tremarctos ornatus* y *Arctodus simus* conformaron un grupo natural (subfamilia Tremarctinae), además a base del uso de relojes moleculares establecieron que la divergencia entre estos taxones habría sucedido hace unos 5.66 Ma (Fig. 1.9).

Finalmente, Mitchell *et al.* (2016) llevan adelante otro análisis filogenético basado en caracteres moleculares e incluyen por primera vez genoma mitocondrial de un ejemplar de *Arctotherium* sp. y lo analizan junto a secuencias previas de *Arctodus simus* y *T. ornatus*. El resultado más sorprende de Mitchell y colaboradores fue que *Tremarctos ornatus* y *Arctotherium* conformaron un clado que resultó ser grupo

hermano de *Arctodus simus*, esto contradice todas las hipótesis previas que plantean la monofilia de *Arctotherium* y *Arctodus* (Fig. 1.10).

I.4 La región auditiva de los mamíferos: su utilidad taxonómica

En mamíferos, diversas estructuras y sistemas de estructuras anatómicas han sido y son utilizadas en la construcción de hipótesis sistemáticas. La morfología del oído interno es informativa en estudios filogenéticos a distintos niveles taxonómicos (Ekdale, 2016), por ejemplo las vueltas de la *cochlea* permiten separar a los mamíferos placentarios y marsupiales de los monotremas y de taxones aún más basales; mientras que la *crus commune* secundaria también brinda información filogenética (Meng & Fox, 1995; Schmelzle *et al.* 2007; Ekdale & Rowe, 2011; Ekdale, 2016).

Turner (1848) propuso la utilización de los elementos del basicráneo, especialmente la *bulla tympanica* y el área que la rodea, para clasificar los taxones. El basicráneo y la región auditiva son regiones extremadamente complejas, donde varios sistemas como el nervioso, vascular, muscular (de cabeza y cuello) y los órganos de los sentidos (relacionados principalmente con la audición y el balance), dejan su correlato óseo (Wozencraft, 1989).

Posteriormente Flower (1869) retomó estos estudios y clasificó a los Carnivora a base de un carácter de la región auditiva (la presencia o ausencia del *septum bullae*) y forámenes de la base del cráneo en tres grandes grupos: Arctoidea (Mustelidae, Procyonidae y Ursidae), Aeluroidea (Viverridae, Hyaenidae y Felidae) y Cynoidea (Canidae) que según Hough (1948) carecen de significado filogenético pero que para ese momento eran las divisiones más convenientes aplicables cuando se consideraba solo a los carnívoros vivos. Hough (1948) también sobre caracteres de la región auditiva y del basicráneo propone los siguientes grupos: Arctoidea (Mustelidae, Procyonidae y Ursidae); Aeluroidea (Viverridae y Hyaenidae) y Cyno-feloidea (Canidae y Felidae).

Actualmente, las propuestas filogenéticas derivadas de la morfología y corroboradas por la evidencia molecular, soportan la monofilia del orden Carnivora y lo dividen en dos grupos: Caniformia y Feliformia (Eisenberg 1989; Wyss & Flynn 1993; Flynn & Nedbal, 1998; Wozencraft 1989, 2005). Así, dentro de los Feliformia se incluye a las familias Felidae, Viverridae, Eupleridae, Nandiniidae, Herpestidae, Hyaenidae; mientras que dentro de los Caniformia se incluye a Canidae, Ursidae, Otariidae, Odobenidae, Phocidae, Mustelidae, Mephitidae, Procyonidae y Ailuridae (Eisenberg 1989; Wyss & Flynn 1993; Flynn & Nedbal, 1998; Wozencraft 1989, 2005).

Varios autores han estudiado la región auditiva de distintos grupos de mamíferos actuales y fósiles con posterioridad a Flower (1869) (*e.g.*, Van Kampfen, 1905; Pocock 1921, 1922 y 1929; Van der Klaauw, 1931; Thenius, 1949; Hough, 1952; Ginsburg, 1966; Beaumont, 1968; Hunt, 1974; Fleischer, 1978; Webb y Taylor, 1980; Wible, 1990; Solntseva, 2006; Macrini *et al.*, 2010).

Particularmente la región auditiva de los Ursidae de la subfamilia Ursinae ha sido objeto de estudio de autores como Van der Klauw (1931), Segall (1943), Hough (1948), Davis (1964) y Torres (1984, 1987, 1988). Pero esta región es poco conocida y no ha sido descrita en detalle para los Tremarctinae.

Considerando que las hipótesis filogenéticas en las que se incluyen a los Tremarctinae han sido construidas a base de caracteres cráneo-mandibulares y dentarios (*e.g.*, Trajano & Ferrarezzi, 1994; Ubilla & Perea, 1999; Soibelzon, 2002) que no incluyeron caracteres de la región auditiva ni forámenes del basicráneo o caracteres moleculares (*e.g.*, Krause *et al.*, 2008 y Mitchell *et al.*, 2016), la incorporación de otra fuente de caracteres como aquellos de la región auditiva brindaría la posibilidad de contrastar estas hipótesis (Arnaudo & Rodríguez, 2010).

1.5 La región auditiva de los mamíferos: su utilidad para la realización de inferencias paleobiológicas

La reconstrucción de órganos y tejidos blandos (*e.g.*, *canalis semicircularis*) a partir de Tomografías Axiales Computadas (TACs) de estructuras óseas y recesos (*e.g.*, laberinto óseo) preservados en fósiles, incluso en la ausencia de elementos postcraneales, permite realizar inferencias paleobiológicas y paleoambientales, otorgando la posibilidad de inferir el repertorio locomotor de los taxones (Spoor, 2003). Tal es el caso de los órganos de los sentidos de los vertebrados, como el oído, a partir de los cuales se pueden realizar estudios que correlacionen la anatomía con la función en formas actuales. Esta información puede luego utilizarse para realizar inferencias paleobiológicas y paleoambientales en especies extintas (Huang *et al.*, 2002; Gishlick, 2008).

Por ejemplo, se ha sospechado que existe una correlación causal entre el largo de la *bulla tympanica* y los ambientes habitados por ciertos mamíferos (Moore, 1981). En este sentido, se observó que la capacidad de audición de frecuencias bajas, que las especies que habitan ambientes abiertos y áridos, poseen una mayor capacidad de audición de frecuencias bajas, que son las que se transmiten mejor en este tipo de ambientes. Estas observaciones permiten realizar inferencias acerca de los ambientes que pudieron haber habitado las especies extintas y, cómo los cambios que ocurrieron en ellos las influenciaron (*e.g.*, cambios en la distribución geográfica, modificaciones en los hábitos locomotores, etc).

De lo antedicho se desprende la necesidad de realizar un estudio detallado y comparativo de la anatomía de la región auditiva de especies fósiles como los Tremarctinae. Por un lado, como fuente de caracteres cuyo potencial valor pueda ser puesto a prueba en sistemática en el marco de un análisis filogenético, y por otro a fin de poner a prueba hipótesis relacionadas con los hábitos de vida de formas extintas, o eventualmente proponer nuevas hipótesis.

I.6 Introducción a los materiales y métodos utilizados en el trabajo de tesis

En este trabajo de Tesis Doctoral se estudiaron casi todas los taxones de Tremarctinae (excepto *Plionarctos* ya que no se conocen ni cráneos ni regiones auditivas separadas hasta el momento, *Arctodus simus* y *A. wingei* debido a que no se pudieron acceder a TACs de los mismos). También fue necesario estudiar y describir la región auditiva en otras especies de la familia Ursidae: *Ursus arctos*, *U. maritimus*, *U. americanus*, *U. spelaeus*, *U. thibetanus*, *Helarctos malayanus*, *Melursus ursinus* y *Ailuropoda melanoleuca*. Los taxones y especímenes estudiados en cada capítulo se encuentran listados en el Tomo II, ver ítem I-8 en el presente capítulo).

Los materiales que fueron utilizados en este trabajo de tesis se encuentran listados en la Tabla 1 del Tomo II. Los capítulos del 1 al 4 presentan su apartado de materiales y métodos correspondiente, a fin de favorecer el entendimiento de los procedimientos y los resultados obtenidos en cada uno; por lo tanto, cuando se trata de los materiales que se usaron se lo remite al lector a la tabla correspondiente ubicada en el Tomo II y a continuación se encuentran detallados los métodos por medio de los cuales se han obtenido los resultados de cada capítulo.

Uno de los métodos más novedosos usados en este trabajo son las Tomografías Axiales Computarizadas (TACs), y el uso de programas específicos que permiten realizar reconstrucciones 3D tanto de las regiones óseas como de las cavidades, permitiendo así el estudio de estructuras importantes y complejas como son el oído interno y medio sin necesidad de dañar el material. No obstante es importante aclarar que las TACs son muy costosas ya que se realizan mayormente en institutos privados. Debido al tamaño de los materiales no se pueden obtener rayos-X de alta resolución (μ CT) para poder estudiar las estructuras con mucho mayor detalle. Otro problema es el mal estado de conservación de muchos ejemplares que se encuentran fragmentados o peor aún, contienen sedimento calcáreo que cubre y/o rellena las estructuras óseas y presenta una densidad similar a la del hueso, de manera que en la tomografía no es posible diferenciar uno de otro.

I.6.1 Abreviaturas

I.6.1.1 Abreviaturas institucionales

AMNH: American Museum of Natural History, Nueva York, Estados Unidos

CIMED: Centro de Imágenes Médicas, La Plata, Argentina

ETSU: East Tennessee State University, Tennessee, Estados Unidos.

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

GP: Museu Paulista, Universidad de San Pablo, San Pablo, Brasil.

H: Illinois State Museum, Springfield, Estados Unidos.

LACM: Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles, Estados Unidos.

MARC: Museo Archivo Castelli, Castelli, Argentina.

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

MACN Zool: Museo Argentino de Ciencias Naturales, Departamento de Zoología, Buenos Aires, Argentina.

MHJ: Museo Histórico de Junín, Junín, Argentina.

MLP DPV: Museo de La Plata, División Paleontología Vertebrados, La Plata, Argentina.

MLP DZV: Museo de La Plata, División Zoología de Vertebrados, La Plata, Argentina.

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

MMP: Museo Municipal de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”, Mar del Plata, Argentina.

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

MNHN AC: Muséum National d’Histoire Naturelle, Collection de Anatomie Comparée, Paris, Francia.

MNHN M: Muséum National d’Histoire Naturelle, Collection des Mammifères, Paris, Francia.

MN: Museu National, Río de Janeiro, Brasil.

NHM: Natural History Museum, London, Reino Unido.

TMM: Texas Memorial Museum, Austin, Estados Unidos

UF: University of Florida, Gainesville, Estados Unidos

USNM: United States National Museum, Washington, Estados Unidos.

I.6.1.2 Abreviaturas anatómicas

Las estructuras anatómicas mencionadas en esta Tesis y sus sinónimos están expresadas en el Glosario de la Región Basicraneana y Auditiva, en el Tomo II. El mismo fue modificado de Loza (2016). Se organizó agrupando los términos anatómicos de la región basicraneana por un lado y por otro, los de la región ótica. Además, aquellos términos que no figuraban en el trabajo de Loza (2016) fueron agregados y se los diferenció con un asterisco al final de la palabra.

I.7 Objetivos

I.7.1 Objetivo general

Estudiar en forma comparada la morfología de la región auditiva de los Ursidae Tremarctinae, a fin de describir caracteres de importancia sistemático-filogenético e interpretar la anatomía de esta región enfrentándola con los distintos hábitos de vida de los taxones actuales.

I.7.2 Objetivos específicos

1- Analizar y describir la región auditiva de los Tremarctinae fósiles y actuales, y compararla con la de otros Ursidae.

2- Realizar un estudio cuantitativo de la variabilidad morfológica (intra e interespecífica) de la región auditiva de los Tremarctinae, utilizando como modelo a los Ursidae actuales.

3- Generar hipótesis filogenéticas de los Tremarctinae a partir de caracteres relevados en la región auditiva. Este objetivo implica, proponer caracteres de la región auditiva que eventualmente presenten señal filogenética

4- Confrontar la morfología de la región auditiva de las especies actuales de Ursidae con sus hábitos de vida; sobre esta base realizar inferencias paleoecológicas en taxones extintos de Tremarctinae.

I.8 Hipótesis

En el marco de los objetivos planteados serán puestas a prueba las siguientes hipótesis de trabajo:

1- La morfología de la región auditiva de los Tremarctinae presenta caracteres de importancia sistemático-filogenética.

2- La morfología de la región auditiva refleja los hábitos de vida en los Ursidae Tremarctinae y probablemente en los demás Ursidae.

3- El conocimiento de las diferencias morfológicas asociadas a los hábitos de vida de las especies de Ursidae actuales puede ser utilizado para realizar inferencias paleoecológicas en taxones extintos.

I.9 Organización general de este trabajo Tesis Doctoral

El presente trabajo de Tesis Doctoral está organizado en dos Tomos, I y II.

El tomo I contiene el cuerpo de la Tesis y está dividido en cinco capítulos. En el Capítulo 1 se realiza una introducción general acerca de los Ursidae fósiles y su distribución espacio-temporal, los antecedentes y la importancia del estudio de la región auditiva en los Carnivora y en los Ursidae, los objetivos e hipótesis que promovieron la realización de este trabajo y la lista de todas las instituciones y repositorios en las cuales se encuentra el material estudiado.

El Capítulo 2 contiene la descripción de la región auditiva ósea, externa, media e interna de todos los Tremarctinae, excepto *Arctotherium wingei* y *Arctodus simus* que solo fueron estudiados externamente ya que no fue posible conseguir Tomografías Axiales Computarizadas de estas especies.

En el Capítulo 3 se realiza un análisis utilizando morfometría geométrica a fin de analizar la variación de la forma del basicráneo de las especies de Ursidae, tanto actuales como fósiles, como fuente de caracteres filogenéticos. Luego se realizó un filomorfoespacio para determinar la señal filogenética presente en el basicráneo.

En el Capítulo 4 se realizan inferencias a partir de la morfología de la región auditiva. Una de ellas es la estimación de la agilidad locomotora de las especies fósiles a partir de medidas lineales de los *canalis semicircularis* (largo y ancho) y la masa corporal. También fue posible aproximar el grado de inclinación de la cabeza que presentaban las especies ya extintas. También se calculó la agilidad de los Ursidae a partir de la desviación de la ortogonalidad que presentan los *canalis semicircularis*. Así mismo, en este Capítulo se comparan los resultados obtenidos en este trabajo para los osos tremarctinos con los de otros autores previos y con los obtenidos para otras especies de úrsidos actuales que también fueron estudiados en el presente trabajo de Tesis Doctoral.

Finalmente en el Capítulo 5 se presentan las conclusiones del trabajo de Tesis Doctoral. Además, se plantean las perspectivas para futuras investigaciones que se desprenden de los resultados y de los análisis realizados en el marco de este trabajo.

El Tomo II contiene las Tablas en las que se encuentran detallados los especímenes utilizados en cada Capítulo, así como los datos obtenidos de los distintos análisis realizados. Luego se encuentran las abreviaturas de los términos utilizados en cada capítulo, seguidas de las figuras del mismo, y por último contiene un Glosario detallado de los términos anatómicos de la basicraneana y región auditiva

Capítulo II

Anatomía de la región auditiva de los Tremarctinae

II. INTRODUCCIÓN

II.1 INTRODUCCIÓN AL OÍDO DE LOS MAMÍFEROS

II.1.1 Anatomía del oído interno, medio y externo

En los tetrápodos, la función del oído es doble: audición (oído medio y *cochlea* del oído interno) y equilibrio (*vestibulum* y *canalis semicircularis* del oído interno) (*e.g.*, Ekdale, 2009). Si bien la inervación responsable de transmitir los estímulos relacionados con ambas funciones se encuentra en el oído interno (*N. vestibulocochlearis*, VIII), las otras dos regiones en las que se divide el oído en mamíferos (externo y medio) son igualmente necesarias para una audición efectiva (*e.g.*, Anthwal & Thompson, 2016) (Fig. II.1).

En mamíferos, la región auditiva está contenida en general en estructuras óseas que forman parte del complejo óseo temporal (*regio temporalis*) (*e.g.*, Gavrilov, 1959; Thomassin *et al.*, 2008). Este complejo se encuentra ubicado a cada lado del cráneo, y sufre mayores o menores modificaciones en los mamíferos, en relación con la fusión de los distintos huesos que lo constituyen (Gavrilov, 1959). La embriogénesis del hueso temporal muestra que está constituido por la confluencia de tres piezas óseas: el escamoso, que forma la *pars squamosa*, los huesos perióticos (proótico y opistótico) que forman la *pars petrosa* y la *pars mastoidea* y los huesos timpánicos (véase más adelante), que forman la *pars tympanica*. Estos elementos que tienen forma y tamaño diferente en los distintos grupos, forman los recesos y cavidades del oído medio e interno. En la mayoría de los mamíferos, una vez que concluye la osificación, el temporal se observa como un hueso totalmente indivisible, en el que es difícil precisar los límites de los tres componentes iniciales (Thomassin *et al.*, 2008).

La parte escamosa (*pars squamosa del os temporale*) corresponde al hueso escamoso (Fig. II.2A), de osificación dérmica o membranosa, el cual se encuentra

fusionado al resto de los huesos que forman este complejo (Gavrilov, 1959) y unido mediante suturas a otros huesos de la caja craneana. El escamoso forma en dirección anterior una prolongación llamada apófisis zigomática (*processus zygomaticus*), en cuya base se encuentra la cavidad articular para la mandíbula, llamada fosa o cavidad glenoidea (*fossa mandibularis*). En la mayoría de los mamíferos, y en particular en los Carnivora, el *processus zygomaticus* se une con el yugal (*processus temporalis del zygomaticus*) y forman el arco cigomático (Gavrilov, 1959) (Fig. II.2A). En los Ursidae el arco cigomático se extiende lateralmente, separándose más de la caja craneana a medida que avanza su ontogenia, dándole un aspecto más redondeado al contorno del cráneo (Stucchi & Figueroa, 2013). En *Ailuropoda* el cráneo es dominado por arcos cigomáticos muy expandidos lateralmente (Davis, 1964) (Fig. II.3).

La parte petrosa del temporal (*pars petrosa del os temporale*) corresponde al hueso petroso, petromastoideo de los mamíferos (Fig. II.2B). Este hueso de forma piramidal se encuentra circundando al laberinto del oído interno y surge de la fusión del proótico y el opistótico (Jollie, 1962). La porción posterior de la *pars petrosa* (opistótico) queda expuesta en vista occipital, formando la *pars mastoidea* del *os temporale*; algunos autores proponen que esta porción se forma por adición de otro hueso, el mastoideo, el cual se forma a partir de su propio centro de osificación membranosa (Schimkiewitsch, 1921), mientras que para otros autores (e.g., Beccari, 1955) solo el petroso en sentido estricto se origina a partir del proótico y el mastoideo se origina a partir del opistótico. La *pars mastoidea* del petroso se expone en vista lateral y occipital, y forma la llamada apófisis mastoidea o *processus mastoideus*. Esta se encuentra presente en varios mamíferos y se localiza en posición lateral al exoccipital, el cual en la mayoría de los casos presenta una apófisis paraoccipital o *processus paraoccipitalis*. Ambos procesos sirven de anclaje o inserción para la musculatura del cuello y el músculo digástrico (*M. digastricus*; Gavrilov, 1959). Al *processus mastoideus* se unen los músculos flexores laterales de la cabeza (Sisson & Grossman, 1977): el *M. sternomastoideus*, que se inserta en los bordes lateral y ventral de este proceso; el *M. rectus capitis lateralis*, que se inserta en la superficie posterior del *processus mastoideus*, próximo a su borde lateral; y una de las dos cabezas del *M. longissimus capitis*, que surge de las apófisis transversas de las tres últimas vértebras

cervicales. El *M. digastricus* se une a la apófisis occipital y a la arista que conecta este proceso con el *processus mastoideus*.

La parte timpánica (*pars tympanica* del *os temporale*) que forma la bula timpánica (= *bulla tympanica*; Fig. II.2C, véase más adelante) puede estar conformada por uno, dos o más elementos, y presentar distinto grado de desarrollo dependiendo del grupo. En algunos mamíferos basales (*e.g.*, monotremas, marsupiales, insectívoros) el timpánico tiene forma de un anillo incompleto (anillo timpánico o *anulus tympanicus*), sobre el que se extiende la membrana timpánica o *membrana tympani*. En otros casos (*e.g.*, Primates) se convierte en un tubo que crece internamente (Gavrilov, 1959). En los Carnívora, la cavidad del oído medio se encuentra contenida en la *bulla tympanica*, ósea, formada en la ontogenia por tres o cuatro elementos: un ectotimpánico lateral dérmico (= timpánico) que sostiene la *membrana tympani* y dos o tres entotimpánicos condrales (rostral y caudal/es), que forman los aspectos medial y posterior de la bulla (Hunt, 1974). Según la mayoría de los autores el ectotimpánico es homólogo al angular de sinápsidos no mamalianos (*sensu* Van Kampen, 1905), aunque otros lo han homologado al suprangular (Gavrilov, 1959). En especímenes adultos de *Ursus americanus*, la *bulla tympanica* está formada por cuatro osificaciones: ectotimpánico, entotimpánico rostral, entotimpánico caudal anterior y entotimpánico caudal posterior (Hunt, 1974). La fusión del entotimpánico rostral con el entotimpánico anterior caudal forma el *canalis caroticus* óseo que encierra la arteria carótida interna (Hunt, 1974). En úrsidos la *bulla tympanica* se proyecta lateralmente más allá de la región en la que se inserta la *membrana tympani*, formando parte del meato acústico externo o *meatus acusticus externus* (véase más adelante; Fig. II.4).

Como fue mencionado anteriormente, el *os temporale* en mamíferos se encuentra en parte unido al basicráneo. En Ursidae, en vista ventral, se observa que el basicráneo presenta los siguientes forámenes en torno a la *bulla tympanica*: el *foramen lacerum* (medial) y la abertura del tubo de Eustaquio o tuba auditiva (lateral), que abren en la región antero-medial de la bula timpánica; el *foramen caroticus* y el *foramen jugulare*, que abren en la región postero-medial de la *bulla tympanica* y el *foramen stylomastoideum*, que abre en la región postero-lateral de la bulla (Fig. II.4). En la base

del *foramen lacerum* abre el *canalis caroticus*, por medio del cual la *A. carotis interna* deja el cráneo. El tubo de Eustaquio, es largo y está formado enteramente por el timpánico (van der Klaauw, 1931) y conecta la nasofaringe con el *cavum tympani*, igualando las presiones de aire a cada lado de la *membrana tympani*. En algunos casos, tanto el *foramen lacerum* como el tubo de Eustaquio pueden estar cubiertos parcialmente por una expansión anterior del timpánico (o apófisis de Eustaquio; véase el glosario). En el margen postero-medial de la *bulla tympanica*, se encuentran el *foramen caroticus* y el *foramen jugulare* (Fig. II.4). El primero constituye el orificio por medio del cual la *A. carotis interna* ingresa al cráneo, mientras que el segundo es el orificio para el paso de los siguientes nervios: *N. glossopharyngeus* (IX), *N. vagus* (X), y *N. accessorius spinalis* (XI). En la región postero-lateral de la *bulla* se encuentra el *foramen stylomastoideum* por el que pasan la *ramus auricularis* del *N. vagus*, la *arteria stylomastoidea* y el *N. facialis* (VII; Fig II.4). Este último deja la cavidad craneana pasando por el *meatus acusticus internus* junto al *N. vestibulocochlearis* (VIII), luego pasa a la cavidad del oído medio por medio del *canalis facialis* que se ubica dorsal al *vestibulum* y sale del cráneo por el *foramen stylomastoideum*. En la región posterior del cráneo, entre el *foramen jugulare* y el *condylus occipitalis* sobre la *fossa condylaris ventralis*, se encuentra el foramen del *N. hypoglossi* que conecta con el canalis *N. hypoglossi* (XII) (Fig. II.4).

Lateralmente a la *bulla tympanica*, anteriormente al *meatus acusticus externus* y en la base posterior del *processus postglenoideus* (o proceso retroarticular; véase Glosario) se encuentra el *foramen postglenoideum* (Fig. II.4). Este foramen conecta el seno temporal con la *venae facialis* interna. Medialmente al *processus postglenoideus* se encuentra el *canalis chordae tympani* por el que pasa el *N. chorda tympani*.

II.1.1.1 Oído externo

El oído externo comprende el pabellón auricular, el cual es visible a cada lado de la cabeza. Su función es la de facilitar la captura y realizar la transmisión inicial de los

sonidos canalizándolos a través del *meatus acusticus externus* hacia la *membrana tympani* (esta última constituye el límite lateral del oído medio) (Fig. II.1).

Para la mayoría de los amniotas, durante mucho tiempo fue propuesto que el *meatus acusticus externus* se desarrolla lateralmente a la primera hendidura faríngea, en el límite entre el primer y segundo arco visceral (Mallo & Gridley, 1996; Schoenwolf *et al.*, 2012; Carlson, 2014; Anthwal & Thompson, 2016). El desarrollo del *meatus acusticus externus* comienza como una invaginación del ectodermo que se extiende hacia las estructuras del oído medio en formación. Hacia el final de la invaginación se forma un “tapón”, el cual posteriormente se abre para formar el conducto auditivo y la superficie de la *membrana tympani* (Fig. II.5). La extensión del *meatus acusticus externus* hacia las estructuras del oído medio en desarrollo probablemente esté dado por un crecimiento directo hacia el anillo del hueso timpánico (véase más adelante), debido a una posible señal de orientación que se secreta durante la embriogénesis en esta región. El meatus acusticus está revestido por glándulas sebáceas apócrinas llamadas glándulas ceruminosas, y por glándulas sebáceas asociadas a los folículos de los pelos (Anthwal & Thompson, 2016).

El pabellón auricular es cartilaginoso; surge a partir de unos montículos que crecen y se fusionan para formar una estructura cartilaginosa que rodea la entrada del *meatus acusticus*. El pabellón, difiere en tamaño según los grupos presentando una forma variable. En muchos mamíferos, es capaz de moverse independiente de la cabeza, debido a la presencia de musculatura propia, optimizando la audición espacial.

En los tremarctinos, el hueso timpánico forma la porción proximal del *meatus acusticus externus*, que es un breve tubo óseo ubicado lateral a la *membrana tympani* y que abre postero-ventralmente en la pared lateral del cráneo (Fig. II.4).

II.1.1.2 Oído medio

La formación de la cavidad del oído medio comienza con la invaginación y extensión de la primera bolsa faríngea hacia el oído interno en desarrollo, para

convertirse en el receso tubotimpánico (Fig. II. 2A,B). Esta invaginación se rompe cerca de su extremo distal y comienza a llenarse de células de las crestas neurales que rodeaban esta estructura (Thompson & Tucker, 2013; Fig. II. 6C). Este proceso inicial ocurre mientras los huesecillos del oído medio están en los primeros estadios de desarrollo. Mientras los huesecillos sufren procesos de condrogénesis, la futura cavidad del oído medio se llena completamente con mesénquima formado a partir de las crestas neurales y con epitelio endodérmico monoestratificado. Este epitelio tapiza la superficie interna de la *membrana tympani* en desarrollo y la región ventral de la futura cavidad del oído medio (Fig. II. 6C). Posteriormente se produce una regresión de las células de las crestas neurales que llenan la cavidad, quedando los huesecillos libres en la cavidad llena de aire. Este proceso comienza en la región ventral de la cavidad (*hypotympanum* y *mesotympanum*), cuando las células de las crestas neurales comienzan a despegarse del endodermo que se encuentra en la región ventral de la cavidad timpánica y “migran” hacia la región de la cápsula ótica. Luego se produce la regresión en la región dorsal (*recessus epitympanicus*) (Anthwal & Thompson, 2016) (Fig. II. 6C).

Una vez ocurrida la cavitación, las células de las crestas neurales sufren una transformación de mesénquima a epitelio. Este epitelio cubre la región medial y dorsal de la cavidad y se continúa con el epitelio derivado del endodermo (que se encuentra en la región ventro-lateral de la cavidad). Este origen doble que presenta el epitelio del oído medio es único para los mamíferos (Thompson & Tucker, 2013) (Fig. II. 6C).

El anillo tympanico (= *anulus tympanicus*) deriva de las crestas neurales del primer arco branquial y está formado por una osificación intramembranosa que sirve de soporte a la *membrana tympani* (Novacek, 1993). Posteriormente se integra a la *pars tympanica* del *os temporale* (Anthwal & Thompson, 2016).

El oído medio es primariamente un dispositivo mecánico que transforma las vibraciones del aire en vibraciones lo suficientemente fuertes para mover los fluidos dentro del oído interno (Webster, 1966). El sistema funciona como un pistón en el cual cambios leves de presión (*i.e.*, vibraciones del sonido) en el aire activan la *membrana tympani*, y llegan al *stapes*. Para que las vibraciones del aire causen una vibración eficiente en los fluidos del oído interno, la presión debe ser aumentada en un factor de

veinte a uno. Esta impedancia (que es la resistencia que opone el medio a que las ondas se propaguen en él) está generada posiblemente por la geometría y mecánica de la *membrana tympani* y de los huesecillos. Dos procesos mecánicos diferentes son los que hacen que se incremente la presión y esta resistencia sea vencida. Por un lado el sistema de palanca que forman los tres huesecillos (Webster, 1966), y por otro el gran tamaño de la *membrana tympani* en relación a la placa del estribo (= *basis stapedis*) funciona como un amplificador de las vibraciones sobre el fluido del oído interno (Hopson, 2011).

Para una mejor comprensión de la estructura y funcionamiento del oído medio en mamíferos se recomienda ver a Fleischer (1978)

II.1.1.2.1 Cavity timpánica

La cavidad del oído medio (= *cavum tympani*) de los mamíferos euterios en general se encuentra delimitada por seis caras, cinco de ellas son óseas y una es en gran parte membranosa: la *membrana tympani* (Gray, 1858; Thomassin *et al.*, 2008) (Fig. II.7).

La pared membranosa (pared lateral; Fig. II.7A) o *paries membranacea* es la pared más externa y se relaciona con el *meatus acusticus externus*. Consta de dos porciones, la *membrana tympani* y la parte ósea peritimpánica. La *membrana tympani* tiene una capa externa que se continúa con del ectodermo del *meatus acusticus externus*, y una capa interna que, según varios autores, está formada por el endodermo (Schoenwolf *et al.*, 2014; Cochard, 2012; Carlson, 2014). La *membrana tympani* de los mamíferos se puede dividir en dos regiones basadas en su morfología: la *pars tensa*, (ventral), que es una estructura tensa, de naturaleza fibrocartilaginosa y poco móvil; y la *pars flaccida* que es más elástica (Thomassin *et al.*, 2008; Anthwal & Thompson, 2016). La *pars flaccida* se sitúa dorsalmente a la *pars tensa*, por encima de los pliegues del *malleus* y es relativamente más frágil que la segunda. Este último forma la mayor parte de la *membrana tympani* (Anthwal & Thompson, 2016). Ambas regiones de la

membrana están formadas por tres capas: una epidérmica externa, una capa media de tejido conectivo suelto y una capa interna que es una simple mucosa. La porción ósea peritimpánica (*anulus tympanicus*) se encuentra alrededor de todo el orificio constituido por la *membrana tympani* (Thomassin *et al.*, 2008). El *anulus tympanicus*, está anclado al *malleus* a través de su apófisis anterior (*processus gracilis, folianus o longus*) (Tucker *et al.*, 2004; Anthwal *et al.*, 2013; Anthwal & Thompson, 2016).

La pared laberíntica medial (*paries labyrinthica*) está formada solo por una parte del hueso temporal. Es, a su vez, la pared lateral del oído interno. En esta pared se destaca un abultamiento redondeado (el *promontorium*), producido por la primer espira del *ductus cochlearis* (estructura del oído interno, véase más adelante) (Gray, 1918). En la membrana mucosa que tapiza al promontorio se encuentra el plexo nervioso (plexo timpánico) compuesto principalmente por fibras de la rama timpánica del *N. glossopharyngeus* (IX), y del plexo carotideo interno. En la pared laberíntica también se encuentran dos orificios (*fenestra vestibuli* y *fenestra cochleae*) y dos elevaciones prominentes: la prominencia del conducto del *N. facialis* (relieve óseo producido por el recorrido del conducto del *N. facialis*), ubicado postero-dorsalmente a la *fenestra vestibuli*, y la prominencia del *canalis semicircularis* lateral, localizada dorsalmente a la prominencia del conducto del *N. facialis* (Thomassin *et al.*, 2008) (Fig. II.7B).

La pared tegmentaria (*paries tegmentalis*; (Fig. II.7A-B) forma el techo de la cavidad de la caja del tímpano y su constitución es petroescamosa. El *tegmen tympani* representa la parte petrosa del techo y se completa con una expansión de la parte horizontal de la escama. La unión de estos dos huesos constituye la fisura petroescamosa interna (*fissura petrosquamosa*) y se relaciona con la cresta petroescamosa superior, que recorre la pared en sentido anteroposterior. La pared es oblicua en sentido antero-inferior, de modo que la caja es más estrecha en la parte anterior. Aunque la pared es relativamente gruesa en su tercio anterior, en sus dos tercios posteriores es delgada.

El borde lateral del techo de la cavidad esta excavado por el *recessus epitympanicus*. Este aloja la articulación incudomalleolar (*articulatio incudomallearis*; véase Glosario), por lo tanto su desarrollo refleja el tamaño de los huesecillos. En

mamíferos actuales la pared lateral del *recessus epitympanicus* puede estar menos desarrollada y ser membranosa; en este caso dicha pared es dorsal a la *membrana tympani* y por lo tanto está formada por la *pars flaccida* (membrana de Shrapnelli) (Novacek, 1993). La composición de la pared ósea varía notablemente en los mamíferos, pudiendo participar el *squamosus*, ectotimpánico, *tegmen tympani* o el *processus mastoideus* (Van der Klaauw, 1931; Novacek, 1993) (Fig. II.7A).

La pared yugular (*paries jugularis*) constituye el suelo del *cavum tympani* y se sitúa por debajo del nivel de la pared inferior del *meatus acusticus externus*. La separación que se forma, sobre todo muy clara en la parte anterior, forma el receso hipotimpánico (Thomassin *et al.*, 2008) y separa la *V. jugularis* interna del oído medio. El piso presenta un grosor mayor debido a la presencia de las celdillas mastoideas (*annexae mastoideae*) (Gray, 1918) (Fig. II.7A-C).

La pared carotidea (*paries caroticus*) se encuentra en la región anterior del *cavum* y se separa en tres segmentos: dorsal, medio y ventral. El segmento dorsal corresponde a la pared anterior del *recessus epitympanicus*. El segmento medio está situado en el mismo plano que el *meatus acusticus externus* y la *membrana tympani*, y está ocupado por el orificio del tubo de Eustaquio. En la región dorsolateral de este nivel desemboca el orificio de entrada del ligamento anterior del *malleus* y de la *arteria tympanica* anterior, así como el orificio de salida del *N. chorda tympani*. Por último, el segmento ventral está en contacto estrecho con el *canalis caroticus*, del que está separado por una lámina ósea perforada en distintas partes para el paso de estructuras vasculonerviosas (Fig. II.7A,B) (Gray, 1918; Drake *et al.*, 2005; Thomassin *et al.*, 2008).

La pared posterior o mastoidea (*paries matoideus*) de la cavidad timpánica no es una pared totalmente completa. La porción inferior de esta pared es un tabique óseo que separa a dicha cavidad de las celdillas mastoideas (*annexae mastoideae*), mientras que dorsalmente el *recessus epitympanicus* se continúa con la entrada del antro mastoideo. Esta pared se asocia con la eminencia piramidal, a través de la cual accede al oído medio el tendón del *M. stapedis* y el orificio de acceso al oído medio del *N. chorda tympani* (una rama del *N. facialis*) (Fig. II.7C; Gray, 1918; Drake *et al.*, 2005; Thomassin *et al.*, 2008).

II.1.1.2.2 Tubo de Eustaquio

El tubo de Eustaquio se forma a partir del extremo proximal de la primer bolsa faríngea (receso tubotimpánico) que permanece abierto, y por lo tanto se encuentra revestido por un epitelio de origen endodérmico, el cual se continua desde la región ventro-lateral de la cavidad del oído medio. Su función es la de comunicar dicha cavidad con la nasofaringe, el epitelio que recubre el tubo de Eustaquio presenta células caliciformes secretoras de moco y células ciliadas que son las encargadas de atrapar y remover posibles patógenos que estén invadiendo la nasofaringe y así proteger el oído medio (Park *et al.*, 1992).

Generalmente en mamíferos, el tubo está formado por una parte ósea lateral que surge de la pared anterior de la *bulla tympanica* y una porción cartilaginosa que cubre la región dorsal a lo largo de la longitud del tubo. En algunos carnívoros como Felidae, Canidae, Hyaenidae y Viverridae este tubo está formado por el timpánico y por el alisfenoides, mientras que en Ursidae y Procyonidae participa solo el timpánico (Van der Klaauw, 1931).

II.1.1.2.3 Anexos mastoideos (*annexae mastoideae*)

Forman una de las tres partes del oído medio, junto al *cavum tympani* y a la trompa de Eustaquio. Están constituidos por celdillas aéreas excavadas en el interior de la *pars mastoidea* del *os temporale*. Su desarrollo está condicionado por la neumatización del hueso temporal que es variable en los distintos grupos. En todos los casos se distingue una celdilla más grande y de localización anatómica constante, el antro mastoideo (*antrum mastoideum*), alrededor del cual se disponen las celdillas mastoideas (*cellulae mastoideae*) (Thomassin *et al.*, 2008) (Fig. II.7C).

II.1.1.2.4 Septa

Otras estructuras que se encuentran presentes dentro de la cavidad del oído medio son las *septa*, que varían dependiendo los grupos. Según Hunt (1974), el aumento de la sensibilidad auditiva en varios linajes de carnívoros está dado por el aumento del volumen de la cavidad del oído medio, ya sea por una hipertrofia del entotimpánico caudal o por una invasión del hueso mastoideo en el espacio del oído medio. Aunque la división de la *bulla tympanica* a partir de las *septa* también podría vincularse a un aumento de la sensibilidad (véase más adelante). El grado de división de la *bulla tympanica* también tiene importancia filogenética y es usado para clasificar a los principales taxones de carnívoros (véase Introducción del Capítulo I). El Suborden Feliformia (incluye a Hespertidae, Hyaenidae, Nandinnidae, Felidae, Viverridae) presenta un *septum* longitudinal, bilaminar, formado por el crecimiento expansivo de dos porciones separadas de las paredes de la *bulla*- el entotimpánico caudal y el ectotimpánico- que contactan previamente por el borde o el borde de uno con la superficie del otro, y este contacto se mantiene durante toda la longitud de la sutura entre los dos huesos; este *septum* se conoce como *septum bullae* (Ivanoff, 2001). El infraorden Cynoidea (Canidae), dentro del suborden Caniformia, también presenta una partición intrabullar pero a diferencia de los feliformes el *septum* se forma debido a que solo se expande la porción ventral de la mitad posterior del entotimpánico caudal (Ivanoff, 2001), por lo tanto, el *septum bullae* presente en los Feliformia y el *septum* ventral de los Canidae no son homólogos. Dentro del suborden Caniformia se encuentra también el infraorden Arctoidea (incluye a Ailuridae, Ursidae, Mustelidae, Mephitidae, Procyonidae, Otariidae, Phocidae y Odobenidae) cuya *bulla tympanica* no presenta *septum* alguno, aunque según Ivanoff (2001) algunos arctoideos como los mustélidos, presentan particiones en la *bulla* pero estas son ignoradas como carácter sistemático (Fig. II.8).

Una posible explicación a la presencia del *septum* en la *bulla tympanica* es que a bajas frecuencias las dos subcavidades se acoplan acústicamente de tal manera que el funcionamiento eficaz general de la cavidad se basa en sus dos volúmenes combinados (el *septum* colabora en la transmisión de la energía desde la *membrana tympani* hacia la

fenestra vestibuli). A frecuencias más altas, en cambio, las dos subcavidades se encuentran desacopladas y la cavidad timpánica actúa como una sola cavidad contribuyendo a la disipación de las ondas sonoras (impedancia) desde la *membrana tympani* hacia la *fenestra vestibuli*, y por lo tanto el volumen del *cavum tympani* eficaz se reduce (Mason, 2016).

II.1.1.2.5. Huesecillos

Los tres huesecillos del oído medio de los mamíferos están formados por un proceso de osificación endocondral a partir de células de las crestas neurales del primer y segundo arco visceral. El martillo (= *malleus*) y el yunque (= *incus*) están predominantemente formados por la cresta del primer arco, y la cresta del segundo arco solo contribuye a la formación de la apófisis orbicular del *malleus* (O’Gorman, 2005).

El *malleus* y el *incus* se forman a partir del cartílago de Meckel, este presenta una barra continua de cartílago que se extiende a lo largo de la mandíbula inferior, el extremo caudal de esta estructura se subdivide posteriormente para formar los dos huesecillos por separado (Amin & Tucker, 2006; Anthwal & Thompson, 2016). La porción de cartílago a partir de la que se forma el *malleus* está unido al borde mesial del hueso dentario y se trata de la porción posterior del cartílago de Meckel, el cual es homólogo al hueso articular. El *malleus* presenta un proceso anterior (*processus rostralis*) de osificación dérmico, homologado al prearticular o gonial de la mandíbula de un sinápsido no mamífero, por lo que este hueso es de osificación mixta. El *incus* es claramente derivado de la región del palatocadrado a partir de la cual osifica el cuadrado de vertebrados no mamíferos (Novacek, 1993; Maier & Ruf, 2016).

El estribo (= *stapes*) es homólogo a la porción estapedial de la collumela auris en la región ótica de los tetrápodos no mamalianos. El *stapes*, al menos en mamíferos, tiene un origen mixto; la cabeza, los brazos y la placa basal interna están compuestas de células de crestas neurales del segundo arco visceral, mientras que la región externa de la *basis stapedis* es de origen mesodérmico (O’Gorman, 2005; Thompson *et al.*, 2012).

El *malleus* está formado por la cabeza (*caput mallei*), que se sitúa en el *recessus epitympanicus* por encima de la *membrana tympani*. Es de forma ovoide, más voluminosa que el resto del huesecillo y lisa, excepto por la superficie articular destinada al cuerpo del *incus*. El cuello (*collum mallei*), es corto y aplanado. El mango (*manubrium mallei*) es la continuación del cuello y desciende en oblicuo, tiene dos caras (anterior y posterior) y dos bordes (medial y lateral). La apófisis lateral (*processus lateralis*) se origina en la porción latero-ventral del cuello y es donde se insertan los dos ligamentos timpanomaleolares. Por último la apófisis anterior (*processus rostralis*, *processus gracilis* o *processus Folii*) se origina en la región antero-medial del cuello y se continúa con el ligamento anterior del martillo (Thomassin *et al.*, 2008) (Fig. II.9A).

El *incus* se sitúa en la porción medial de la cadena de huesecillos. Está formado por un cuerpo (*corpus incudis*) y dos ramas: una corta (*crus brevis*), y una larga (*crus longum*) que articula con el estapes por medio de la apófisis lenticular (*processus lenticularis*) (Thomassin *et al.*, 2008) (Fig. II.9B).

El *stapes* es el huesecillo más pequeño, está situado entre *processus lenticularis* del *incus* y la *fenestra vestibuli*. Está formado por una cabeza (*caput stapedis*) que presenta una cavidad glenoidea que articula con el *incus*. Las ramas anterior y posterior (*crus rostrale* o *anterior* y *caudale*) forman el arco estapedial que une la *caput stapedis* con la base del estribo (*basis stapedis*). Esta última es una delgada lamina ósea de forma ovalada o reniforme que se adapta perfectamente a la *fenestra vestibuli* (Thomassin *et al.*, 2008). La *basis stapedis* se fija a los bordes de la *fenestra vestibuli* por medio del ligamento anular o *lig. anulare stapedis* (Lane & Witte, 2010) (Fig. II.9C).

II.1.1.2.6 Otras estructuras presentes en el oído medio

Los músculos de la cavidad del oído medio comprenden el *M. tensor tympani* y el *M. stapedis* (Fig. II.10), cuya función es la de amortiguar las vibraciones del *malleus* y del *stapes* en respuesta a sonidos fuertes o a ruidos internos causados por la masticación

y al hablar, y protegen, en parte, el oído interno de los sonidos perjudiciales (Borg, 1972; Brask, 1979).

El *M. tensor tympani* se origina en un conducto óseo ubicado dorso-medialmente al *meatus acusticus externus*, se inserta en el manubrium del *malleus* y tira de este hueso en sentido lateral, hacia la *membrana tympani*, reduciendo las vibraciones de la misma y por lo tanto el volumen de los sonidos. Esta inervado por el *N. tensoris tympani*, una rama mandibular del *N. trigeminus* (V) (Kierner *et al.*, 2002; Anthwal & Thompson, 2016).

El *M. stapedis* se forma a partir de dos primordios de células: uno forma el tendón y el otro forma el cuerpo principal del músculo, este deriva del núcleo mesodérmico del segundo arco visceral. Se origina a partir de una fosa profunda sobre la ventana redonda (*fenestra cochleae*) y se inserta en el cuello del *stapes*. Está inervado por el *N. facialis* (Densert & Wersall, 1974; Thomassin *et al.*, 2008; Lane & Witte, 2010; Anthwal & Thompson, 2016).

Además, dentro de la cavidad del oído medio también se encuentran unos ligamentos suspensorios asociados con los huesecillos (*Ligamento ossiculorum auditus*), estos son el *Ligamento mallei*, *Ligamento incudis*, *Ligamento anulare stapedis* (Fig. II.10). Los ligamentos son fundamentales para mantener la posición suspensoria de los huesecillos permitiendo una correcta conducción de las vibraciones del sonido a lo largo del oído medio.

Por último se encuentra la *A. stapedis* que pasa a través del oído medio y entre las dos ramas (*crus*) del *stapes* en mamíferos. Esta arteria solo persiste en ratones (Muridae), ratas (Muridae) y damanes (Hyracoidea) mientras que en el resto de los grupos es una estructura embrionaria transitoria que luego se reduce (Anthwal & Thompson, 2016).

II.1.1.3 Oído interno

El oído interno, que es parte del sistema sensitivo especial del sistema nervioso de los vertebrados, se encuentra contenido dentro de la capsula ótica y junto a las cápsulas óptica y olfatoria es en una de las tres principales cápsulas sensoriales de la cabeza, (e.g., Liem *et al.*, 2000; Kardon, 2012).

La porción membranosa del oído interno se desarrolla embriológicamente a partir de las placodas óticas que se forman a partir de unos engrosamientos de la superficie del ectodermo que comienzan a hundirse hacia el interior para formar receptores sensoriales específicos. Las placodas óticas forman las vesículas oticas, las cuales originan las células ciliadas o “hair cells” junto con la porción preganglionar del *N. vestibulococlearis*, las neuronas del ganglio ótico y el aparato vestibular (Anthwal & Thompson, 2016). La porción membranosa del oído interno se aloja dentro de la cápsula ótica, la cual es de origen esclerotómico. A medida que los cartílagos paracordales se desarrollan, se unen en la línea media para formar la placa basal del piso craneano cartilaginosa; esta placa se desarrolla entre ambas capsulas óticas, a las que se fusiona luego durante el desarrollo embrionario. Sobre esta cápsula cartilaginosa osifican los huesos anteriormente mencionados que forman la *pars petrosa* del *os temporale* propiamente dicha: el proótico (rostral), el opistótico (caudal) y el epiótico (dorsal) que no osifica en mamíferos (Gabrilov, 1959). La cápsula ótica forma entonces una serie de recesos de cartílago o hueso conocidos en conjunto como laberinto, el cual contiene la porción membranosa, que está formada por una serie de sacos membranosos y ductos llenos de endolinfa. El espacio entre el laberinto membranoso y el óseo se encuentra relleno de otro líquido, la perilinfa (Drake *et al.*, 2005; Ekdale, 2016).

El laberinto membranoso está formado por el aparato vestibular y por el sistema auditivo cuyas funciones son las de detectar cambios en la posición y responder al sonido, respectivamente.

El aparato vestibular contiene endolinfa y está rodeado de perilinfa por fuera. Este aparato está formado por los canales semicirculares (*canalis semicircularis*) y por dos estructuras más: el sáculo (*sacculus*) y el utrículo (*utrículus*) (Fig. II.11). Los *canalis* se

ubican, generalmente, postero-dorsalmente a la cóclea (*cochlea*). Cada uno de los *canalis semicircularis* (anterior, posterior y lateral) es un tubo que describe un recorrido de dos tercios de circunferencia y que se une por cada extremo al *vestibulum*; en esta región, uno de los extremos de cada canal se dilata para formar la ampolla membranosa (*ampullae membranaceae*) (Gray, 1918). El *canalis semicircularis* anterior y posterior están unidos por medio de la *crus commune*. En algunos grupos, como en los úrsidos, además de la *crus* mencionada anteriormente existe una *crus commune* secundaria, que se forma entre un extremo del *canalis semicircularis* posterior y el extremo más próximo del *canalis semicircularis* lateral.

El *sacculus* y el *utrículus* son estructuras de posición media y se encuentran tapizadas por el epitelio vestibular, a nivel del cual se encuentran agrupamientos celulares, o neuromastos, de estructuras celulares simples o células ciliadas, que son las células sensoriales que actúan como mecanoreceptores. Su nombre se debe a que sus membranas plasmáticas presentan estructuras microscópicas en forma de pelos que se encuentran en su ápice. Estas estructuras pequeñas están formadas por kinocilios y por estereocilias que cuando se agrupan forman manojos o “hair bundles”. Las células ciliadas que forman los neuromastos son células transductoras que transforman los estímulos mecánicos en señales eléctricas. Una particularidad es que estas células no tienen axones propios, por lo que “se asocian” a fibras sensoriales de las neuronas sensibles a los cambios iónicos en las células ciliadas. Entonces los estímulos mecánicos que se producen sobre las células ciliadas son traducidos a estímulos eléctricos hacia estas células sensoriales de las neuronas sensitivas, y estas últimas lo transmiten al sistema nervioso central. Por lo tanto, los neuromastos están conformados por las células ciliadas células de soporte y por las fibras nerviosas sensoriales. Cada neuromasto presenta la región apical inmersa en una masa gelatinosa llamada *cupula* que actúa acentuando la estimulación mecánica de las células ciliadas, incrementando de esta forma su sensibilidad. Cambios en las estereocilias producidos por movimientos de la *cupula* causan una señal que es traducida por las células ciliadas y transmitida hacia los aferentes vestibulares primarios. La información colectada por estas fibras nerviosas se transmite hacia el sistema nervioso central. Ahí es combinado con otros estímulos (visuales, propioceptores y otros) generando una impresión multisensorial a la

cabeza e informando sobre la orientación y el movimiento del cuerpo en el espacio. Esta información es enviada al reflejo vestibulo-ocular, el cual asiste en la estabilización de la cabeza en el espacio y provee de sentido de la dirección durante la locomoción, entre otras funciones (Hullar & Williams, 2006).

En el aparato vestibular, los neuromastos se encuentran en la *ampullae membranaceae*, en la base de los *canalis semicircularis*, donde se denominan *cristae* (Fig. II.11). Cuando la linfa contenida en los canalis se acelera, la inercia del fluido causa una acción sobre la cupula, la cual estimula las células ciliadas alterando el ritmo de descarga de impulsos eléctricos al sistema nervioso. En el *sacculus* y *utrículus* los receptores sensoriales se conocen como *maculae*. Presentan la misma conformación que la *cristae* pero además presentan unas concreciones muy pequeñas de carbonato de calcio que están embebidas dentro de la superficie de la cúpula. Estas detectan cambios en la orientación del cuerpo o movimientos de la cabeza.

Así, el aparato vestibular es el encargado de detectar si el animal está en reposo o en movimiento y en qué orientación se produce ese movimiento; la *maculae* percibe la gravedad y la aceleración linear, mientras que la *cristae* responde a la aceleración angular.

El sistema auditivo está formado por la lagena, la cual se origina a partir del aparato vestibular. En los mamíferos, la lagena se enrolla formando la *cochlea*. Dentro de la *cochlea* se encuentra el órgano de Corti, que es el receptor de sonidos y está formado por neuromastos que están conectados al cerebro por el nervio auditivo. Este órgano se apoya sobre la *membrana basilaris*, y es la que separa la *scala tympani* de la *scala vestibuli*. Las células sensoriales del órgano de Corti se encuentran embebidas en la membrana tectoria (Kardong, 2012). El órgano de Corti corre como un tubo ubicado en el medio de la lagena, por encima y por debajo de este tubo se encuentran dos canales llenos de líquido; estos son la *scala tympani*, dorsal, y la *scala vestibuli*, ventral. El canal medial se conoce como *scala media* y es el que contiene el *ductus cochlearis*. Cuando las vibraciones de los huesecillos alcanzan el oído interno a través de la *fenestra vestibuli*, son recibidas por el líquido perilinfático (*perilympha*) que se encuentra en la *scala vestibuli*, corren por todo este tubo a un lado del *ductus cochlearis* y vuelven por

la *scala tympanica* al otro lado del *ductus* (Ekdale, 2016). En este sector, las ondas se liberan a través de la *membrana tympani* secundaria que se encuentra cerrando la *fenestra cochleae*. Estas ondas activan las células ciliadas, las cuales a su vez inician los impulsos nerviosos. Las dos *scalae* están parcialmente separadas (en los Theria actuales) por un par de puentes espiralados que se ubican en las paredes opuestas del *ductus cochlearis*, llamados *lamina spiralis ossea* y *lamina spiralis ossea* secundaria. La *lamina spiralis ossea* se extiende a lo largo de la mayor longitud de la *cochlea* en la pared axial (o interna), alrededor del *modiolus* y aloja el *ganglion spirale cochleae* del nervio auditivo. La *lamina spiralis ossea* secundaria generalmente se extiende por una distancia corta a lo largo de la pared radial (o externa) del *ductus cochlearis* de forma opuesta a la *lamina spiralis ossea*, pero nunca entran en contacto. Las dos laminas óseas sirven de anclaje a una porción de la membrana basilaris (Ekdale, 2016).

La *cochlea* se enrolla alrededor del *modiolus*, el cual contiene la rama *cochlear* del N. VIII conocido como *N. vestibulocochlearis*, en mamíferos. La cantidad de vueltas de la *cochlea* varía según los grupos. En el ápice de la *cochlea* se sitúa la *helicotrema* que es una pequeña apertura que sirve de conexión entre la *scala vestibuli* y la *tympani* (Liem *et al.*, 2001; Fig. II.11).

El laberinto membranoso presenta, además, dos componentes no sensitivos llenos de *endolympha*, el *ductus endolymphaticus* y el *saccus endolymphaticus*. El primero corre desde el *ductus utriculosaccularis* dentro del *vestibulum*, a través del *aqueductus vestibuli*, que constituye un canal óseo, hacia el *saccus endolymphaticus*. Este último se extiende desde la porción distal del *aqueductus vestibuli*, hacia afuera de la abertura externa del *aqueductus* para terminar en el espacio epidural de la fosa craneana posterior Lo *et al.* (1997). La función de estos dos elementos es la de absorción, secreción, inmunodefensiva y fagocítica (Lo *et al.*, 1997).

El hueso petroso, en su cara ventral se divide en una región anterior, coclear (*pars cochlearis*) y una región posterior, piramidal (*pars canalicularis*) (Torres, 1987). Este hueso presenta una región más notable en la cara ventro-lateral que es el *promontorium*, el cual corresponde a la primera espiral de la *cochlea*. En la región lateral del *promontorium* se encuentran la *fenestra vestibuli*, donde apoya la *basis stapedis* y la

fenestra cochleae; mientras que en la cara medial de la *pars petrosa* se encuentran dos aberturas: el *meatus acusticus internus*, por el que pasan el *N. vestibulocochlearis* (VIII) y el *N. facialis* (VII) y la apertura de la *fossa subarcuata*, generalmente ubicada postero-dorsal. El *N. vestibulocochlearis* se divide en dos ramas, la *ramix cochlearis* que proviene de las células ciliadas de la *membrana basilaris* y la *ramix vestibularis* que proviene de las células sensoriales que se encuentran en las *ampullae membranaceae*, en el *sacculus* y en el *utrículus*.

La *fossa subarcuata* es un receso que se ubica en la *pars petrosa*, es de forma variable, puede ser esférica, lenticular o con forma de dedo. Aloja el *paraflocculus* del *cerebellum* (Wible *et al.*, 1995, Jeffery & Spoor, 2006; Walsh *et al.*, 2013), que es responsable de controlar la amplitud y el ritmo (o frecuencia) de los movimientos compensatorios de los ojos y del reflejo vestibulo-ocular. La *pars petrosa* crece rodeando al *paraflocculus* del *cerebellum*, generando una concavidad en la pared medial de la *pars petrosa*, la *fossa subarcuata*, la cual se proyecta lateralmente y ocupa una gran parte del espacio entre los *canalis semicircularis*. Desde un punto de vista funcional los *canalis semicircularis* y el *paraflocculus* se encuentran estrechamente relacionados. Los canales contribuyen a la estabilización de la cabeza y los ojos por medio de los reflejos vestibulo-oculares, mientras que el *paraflocculus* actúa como coordinador de los estímulos proveniente de la posición de la cabeza y los ojos durante los movimientos voluntarios e involuntarios de los ojos (Glickstein *et al.*, 1994; Xiong & Nagao, 2002; Jeffery & Spoor, 2006; Walsh *et al.*, 2013)

II.1.2 Principales aspectos comparativos entre el oído de los úrsidos y el resto de los carnívoros.

Uno de los trabajos más completos en los que se compara la región auditiva (externa y media) de los carnívoros arctoideos fue el que realizó Segall (1943). Este trabajo hace foco en determinadas estructuras que son las que presentan mayor variación entre las distintas familias estudiadas. El *septum* presente en la *bulla tympanica* ya fue discutido anteriormente.

El *meatus acusticus externus* se encuentra orientado lateralmente y está formado por el timpánico en Canidae; en Ursidae y Procyonidae este meatus se orienta lateralmente (excepto en algunas especies de Ursidae en las que el meatus se orienta antero-lateralmente), y está formado por el timpánico y el *squamosus*, que participan formando la región dorsal del *meatus*. En Mustelidae el *meatus* es antero-lateral y la porción en la que el timpánico participa de su formación varía.

En Canidae, el *foramen stylomastoideum*, está delimitado anterior y medialmente por la *bulla tympanica*, posterior y lateralmente por el *processus mastoideus*. Según Segall (1943) en Procyonidae y Ursidae este foramen está delimitado de la misma forma que en Canidae, pero con una diferencia: el borde medial del foramen está dado por la sutura entre el timpánico y el *processus paraoccipitalis*. Por otro lado, en Mustelidae el *foramen stylomastoideum* está completamente rodeado por el timpánico.

La forma de la *bulla tympanica* también difiere en las diferentes familias. En Canidae es muy inflada (globosa) y presenta una sutura diagonal (que se corresponde con el eje longitudinal de la *bulla*) dividiendo la superficie externa en una región medial pequeña y una región lateral, de mayor tamaño. En Procyonidae y Mustelidae, la *bulla tympanica* también es inflada mientras que en Ursidae, generalmente es plana o apenas globular (a excepción de *A. tarijense* y *A. wingei*).

En Canidae, el *canalis caroticus* abre en la región anterior del *foramen jugulare*, que está ubicado en la región postero-medial de la *bulla tympanica*. Tanto en Procyonidae como en Mustelidae, este canal se encuentra en posición bastante más anterior, en la pared medial de la *bulla tympanica*, próximo a la sutura speno-occipital y no está incluido en el *foramen jugulare*. En Ursidae, el *canalis caroticus* abre en el borde postero-medial de la *bulla tympanica*, dorsalmente al *foramen jugulare*.

En Canidae, tanto la *bulla tympanica* como el alisfenoides participan en la formación de la región dorsal de la pared anterior del oído medio. La pared anterior se continúa gradualmente en el tegmen, el cual es formado por la *pars petrosa*. En Procyonidae, la *pars petrosa* también está formando el techo de la cavidad y en Ursidae el *tegmen tympani* está formado por este hueso, e incluye además el *recessus*

epitympanicus. En Mustelidae, la región anterior del techo de la cavidad también está cerrada por el alisfenoides y la *pars petrosa*, al igual que en Canidae.

En Mustelidae puede observarse una expansión del *cavum tympani* posterior al *promontorium* que no está presente ni en Canidae, ni en Procyonidae ni en Ursidae.

II.2 MATERIALES Y MÉTODOS

II.2.1 Materiales

Los especímenes utilizados en las descripciones tanto del oído externo, medio, como interno se encuentran en la Tabla 1 del Tomo II.

II.2.2 Métodos

El estudio comparativo de la región auditiva externa se realizó por observación directa de los ejemplares que fueron fotografiados en vista dorsal, ventral, occipital y lateral a fin de realizar estudios de morfometría geométrica y poder observar las estructuras posteriormente descritas. Las fotografías fueron tomadas con una cámara Lumix Panasonic DMC-ZS10. Para las descripciones anatómicas generalmente se usó la Nomina Anatómica Veterinarium, International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature (2012), para nombrar estructuras específicas se siguió a Torres (1987), Davis (1964) y Gray (1858). La descripción de los petrosos se realizó en base a los trabajos de Wible (1990, 2010) y MacIntyre (1972).

La terminología anatómica utilizada en esta tesis se encuentra compendiada en el Glosario de la Región Basicraneana y Auditiva del Tomo II, que fue modificado de Loza (2016).

La determinación de la edad y el sexo de los especímenes fue realizada siguiendo el método propuesto por Soibelzon (2002) y Soibelzon *et al.* (2009). En este trabajo se tuvieron en cuenta aquellos ejemplares que tenían al menos una de las bullas timpánicas preservadas.

La región auditiva media e interna fue estudiada por medio de tomografías axiales computadas (TACs) y reconstrucciones 3D a partir de dichas TACs. Esta es una herramienta no invasiva que permite estudiar estructuras anatómicas internas sin dañar el ejemplar. Los programas mediante los cuales se realizaron las reconstrucciones 3D permiten no solo realizar reconstrucciones de cavidades del oído sino también de los huesos que rodean las estructuras, tomar medidas lineales y volumétricas y realizar un análisis más detallado de las mismas. Como se mencionó anteriormente, las TACs son muy costosas, por lo que solo se realizó una TAC de cada especie, excepto para *T. ornatus*, del cual se pudieron obtener TACs de dos especímenes. Las TACs de los especímenes de *A. angustidens*, *A. bonariense*, *A. tarijense*, *T. ornatus* y *Ursus spelaeus* fueron realizadas con un scanner Philips/Brilliance 64 de 120 KV, en el Centro de Imágenes Médicas (CIMED) de La Plata (Buenos Aires, Argentina), todas con un intervalo de corte de 0.670 mm, y con una energía de 100mAs, 100.3 mAs, 99.84 mAs, 99.82 mAs y 99.76 mAs, respectivamente. Se realizaron 944 cortes para *A. angustidens*, 531 para *A. bonariense*, 762 para *A. tarijense*, 562 para el ejemplar MLP 1-I-03-62 de *T. ornatus*, 705 para el ejemplar MLP 2329 de *T. ornatus* y 623 para *Ursus spelaeus*. La TAC de *A. vetustum* fue realizada en el Instituto Radiológico de Mar del Plata, con un scanner Philips/Brilliance 64 de 140 KV; se realizaron 1443 cortes a un intervalo de corte de 0.9 mm y con 291.4 mAs. Las tomografías de *T. floridanus* y *Arctodus pristinus* fueron provistas por Franklin Woods Community Hospital de Johnson City, Tennessee. Las TACs se realizaron con un scanner SIEMENS/SOMATOM Definition AS, de 100 KV, se realizaron 527 y 587 cortes respectivamente a un intervalo de corte de 0.6 mm y con 220 mAs. Las tomografías de *Ursus americanus*, *U. arctos* y *U. maritimus* se obtuvieron de Digital Morphology Library de la Universidad de Texas (www.digimorph.org). La TAC de *U. americanus* contiene 475 cortes con un intervalo de corte de 0.325 mm; las de *U. arctos* contienen 351 cortes con un intervalo de 1 mm para el espécimen USNM 98062, y 682 cortes con un intervalo de 1 mm para el

espécimen TMM M 2749; las de *U. maritimus* contienen 542 cortes con un intervalo de 0.75 mm para el espécimen H 001-05, y 408 cortes con un intervalo de 1 mm para el espécimen USNM 275072; la información de la energía utilizada en todas éstas es desconocida. Las tomografías de los ejemplares de *U. thibetanus*, *Helarctos malayanus* y *Melursus ursinus* fueron realizadas en el Hospital Universitário Pedro Ernesto (HUPE) en la Universidade do Estado do Rio de Janeiro, con un scanner Philips/Brilliance 64, de 120 KV y 220 mAs para la primer especie y 80 KV y 149.88 mAs para las dos restantes. Las tres TACs presentan un intervalo de corte de 1.4 mm. Para *U. thibetanus* se realizaron 341 cortes, para *H. malayanus* 365 cortes y para *M. ursinus* 425 cortes.

Desafortunadamente no fue posible obtener TACs de *Arctotherium wingei* y *Arctodus simus* debido a que los curadores a cargo de las colecciones que los preservan no otorgaron el préstamo para tal fin. En el caso de *A. vetustum*, solo se pudieron reconstruir parcialmente los oído internos y medios, tanto derecho como izquierdo debido que este material tiene un estado de preservación malo, además presenta una gran cantidad de sedimento calcáreo en su interior que dificultan la observación y reconstrucción de las estructuras anatómicas. Con respecto a la *pars petrosa*, se pudieron aislar y reconstruir los huesos petrosos de ejemplares adultos. Debido a que éstos están muy fusionados al resto de la región temporal la delimitación de la sutura entre el petroso y el resto de la región ótica es difícil y solo fue posible describir la cara dorsal, ventral, medial y anterior.

Las reconstrucciones 3D se realizaron con un software de licencia libre llamado 3D Slicer 4.4.0 (www.slicer.org) que se llevaron a cabo rellenando las estructuras (cavidad del oído medio, oído interno) en forma manual, corte por corte en vista coronal hasta que se pudo reconstruir la estructura completa. En todos los ejemplares la cavidad del oído medio se reconstruyó completamente, incluyendo el *recessus epytimpanicus*, el recessus en el cual abre el *canalis facialis*, la fosa para el *M. tensor tympani* y el *M. stapedialis* ya que en estas especies son muy pequeños y no influyen en gran medida sobre el volumen total de la *bulla tympanica*.

Lamentablemente no fue posible obtener Micro CT scans del oído medio e interno tanto de fósiles como de actuales. Esto se debió en parte a que no existen fragmentos de la región auditiva lo suficientemente pequeños que quepan en un microtomógrafo y también a que aún no se cuenta con acceso frecuente a los mismos en el país. Por esto, las reconstrucciones realizadas carecen de gran detalle y muchas medidas e inferencias no pudieron ser tomadas y realizadas, como por ejemplo aquellas inferencias sobre la capacidad auditiva basadas en la configuración de la *cochlea*.

Para contar las vueltas que presenta la *cochlea* se siguió a West (1985). El número de vueltas de la *cochlea* se midió comenzando en el punto de inflexión en la *fenestra vestibuli*, donde el *ductus cochlearis* comienza a formar el espiral de la *cochlea* o a partir del centro de la *fenestra vestibuli*, si el punto de inflexión no es observado, hasta el ápice de la misma. Se proyecta una línea desde el punto de inflexión en la *fenestra vestibuli* hasta el ápice central de la *cochlea*, donde termina el espiral. El número de medias vueltas en el espiral puede ser contabilizado contando el número de veces que el espiral de la *cochlea* intersecta la línea de proyección desde ese punto de inflexión hasta el ápice. En este caso se contabilizó el número de vueltas desde el punto medio de la *fenestra vestibuli* al ápice de la *cochlea*, debido a que no es posible determinar la posición exacta del punto de inflexión.

II.2.3 Abreviaturas anatómicas

Las abreviaturas anatómicas utilizadas en esta tesis se encuentran expresadas en el en el Tomo II.

II.3 RESULTADOS

II.3.1 *Arctotherium*

II.3.1.1 *Arctotherium angustidens*

Oído externo y basicráneo. La región auditiva externa de *A. angustidens* se muestra en la Fig. II.12.1. En vista occipital (Fig. II.12.1A), el *processus mastoideus* es robusto, está orientado ventro-lateralmente y se extiende más ventralmente que el *processus paraoccipitalis* (*sensu* Davis, 1964); está lateralmente expandido, comprimido antero-posteriormente, y no alcanza la altura del *processus postglenoideus* (*sensu* Davis, 1964). El *processus paraoccipitalis* es relativamente más pequeño, cónico y está orientado ventralmente. El *processus mastoideus* es generalmente más ancho que el *processus paraoccipitalis* y que el *condylus occipitalis*. Sisson y Grossman (1977) describen que unidos al *processus mastoideus* se encuentran los músculos flexores laterales de la cabeza: el *M. sternomastoideus*, el cual se inserta en los bordes lateral y ventral de este proceso; el *M. rectus capitis lateralis*, que se inserta en la superficie posterior de este proceso cercano al margen lateral y uno o dos cabezas del *M. longissimus capitis*, que surge del proceso trasverso de las últimas tres vértebras cervicales. El *M. digastricus* se une al *processus paraoccipitalis* y a la cresta que conecta este proceso con el *processus mastoideus* (véase también Davis, 1964 para una descripción detallada de los músculos y tejidos blandos de esa región).

El margen dorsal del *os occipitale* es redondeado y el *foramen magnum* es elipsoidal en sección transversal (Fig. II.12.1A).

En todos los especímenes descritos en este trabajo los diferentes huesos (ectotimpánico y entotimpánicos) que conforman la *bulla tympanica* se encuentran fusionados, por lo tanto no fue posible discriminar el número de huesos que la forman al

no poder observar las suturas. Por esto, se describió la *bulla tympanica* como una única entidad (véase descripción del oído medio más adelante en la presente sección).

En vista lateral (Fig. II.12.1B), la *bulla tympanica* forma un *meatus acusticus externus* corto, el cual no sobrepasa lateralmente al *processus mastoideus*. Es un tubo abierto dorsalmente, elipsoidal en sección transversal y orientado sub-horizontalmente, ligeramente inclinado en dirección dorso-medial-lateral. El *meatus acusticus externus* está separado del *processus paraoccipitalis* (posterior) y del *processus postglenoideus* (anterior) por surcos angostos y profundos (Fig. II.12.1C). Antero-ventralmente a la apertura del *meatus acusticus externus* está el *foramen postglenoideum* (*sensu* Davis, 1964) subcircular. Este está ventro-lateralmente orientado; sin embargo en algunos especímenes (MMP 3980, MMP 1491; Fig. II.12.2A,B) se encuentra localizado en la superficie ventral de la caja craneana.

En vista ventral (Fig. II.12.1C), la *bulla tympanica* es ligeramente globular y su pared medial está formada por la *pars basilaris del os occipitale* (basioccipital). Posteriormente, la cresta transversa del *processus paraoccipitalis*, medial al *foramen stylomastoideum* está apenas desarrollada, por lo que este foramen está alojado en un receso poco profundo junto al *foramen jugulare*. Este último es el orificio por donde abren el *canalis caroticus* (anterior) y el canal para la salida de los *N. glossopharyngeus* (IX), el *N. vagus* (X) y el *N. accessorius spinalis* (XI) y la *V. jugularis*. Postero-medialmente al *foramen jugulare* está el foramen *N. hypoglossis*, el cual conecta con el *canalis N. hypoglossi* (XII) y está ubicado en la *fossa condylaris ventralis* (Fig. II.12.1C). Proyectándose medialmente desde el *processus paraoccipitalis* se encuentra la cresta transversa del *processus paraoccipitalis*, que contacta el exoccipital y el timpánico y que delimita posteriormente el *foramen jugulare*. Este último abre independientemente del orificio posterior del *canalis caroticus* (Fig. II.12.1C). Solo se observa una única apertura para la entrada del *foramen stylomastoideum* (Fig. II.12.1C) a través del cual corren el *N. facialis* (VII), el *ramus auricularis* del *N. vagus* y probablemente la *A. stylomastoidea* (Davis, 1964). El piso del *cavum tympani* está formado por el timpánico (véase arriba). En vista ventral, en la mayoría de los especímenes, la *bulla tympanica* apenas sobrepasa la superficie posterior del *processus*

postglenoideus, sin formar un canal como ocurre en otros Ursidae (véase Discusión). En el borde antero-medial de la *bulla tympanica* hay una apertura donde abren el *foramen lacerum* (o foramen anterior del *canalis caroticus*; véase Glosario) y el tubo de Eustaquio. Este último conecta la cavidad nasofaríngea con el *cavum tympani*. Postero-medialmente, la *bulla tympanica* contacta con el *processus mastoideus*. En algunos especímenes (MACN 43; MLP 10-4; MLP 00-VII-10-1; MMP 162S; MMP 1491; Fig. II.12.2C-F), el *foramen lacerum* y la apertura del tubo de Eustaquio están parcialmente cubiertos por una expansión variable de la *bulla tympanica*, la apófisis del tubo de Eustaquio. El borde medial de la *bulla tympanica* contacta con el margen lateral de la *pars basilaris* del *os occipitale*, por lo que los márgenes laterales del *os occipitale* son convexos.

Oído medio. Como se mencionó anteriormente la *bulla tympanica* en *A. angustidens* es ligeramente globular. Delimita un voluminoso *cavum tympani*; el volumen aproximado en el espécimen MLP 82-X-22-1 es 11561.6 mm³ y representa el 0.5 % del total del volumen del cráneo (Fig. II.12.3A,B). Las paredes medial, ventral, y lateral del *cavum tympani* están formadas por huesos timpánicos (véase arriba), mientras que dorsalmente está delimitado por la *pars petrosa* del *os temporale*, el cual se extiende postero-lateralmente, formando en vista occipital, un mastoide de superficie triangular proyectándose ventralmente en un ancho *processus mastoideus* (Fig. II.12.3D).

En la región anterior el *cavum tympani* está incompletamente dividido por un *septum* horizontal en un receso dorsal y uno ventral siendo el receso ventral el más desarrollado (Fig. II.12.3C). El *septum* está formado por una evaginación de la pared lateral de la *bulla tympanica*. Como se mencionó anteriormente, los huesos timpánicos están fusionados, y los límites entre ellos no pudieron ser establecidos; sin embargo, dado que el *septum* está formado por la parte más lateral de la *bulla tympanica*, se interpreta que puede estar formado solo por el ectotimpánico. Este *septum* no es homólogo de los *septa* descritos en otros carnívoros como el *septum bullae* (*sensu* Flower, 1869), que es transverso a la *bulla tympanica*, o el *septum longitudinal* (vertical) formado por el ectotimpánico y el entotimpánico (*sensu* Ivanoff, 2000).

Mientras que el *septum* horizontal divide al *cavum tympani* en un receso dorsal y uno ventral, el *septum* bullae lo divide en un receso anterior y uno posterior y por su parte el *septum* longitudinal lo divide en un receso medial y uno lateral (véase más arriba). Estos dos últimos *septa* no fueron observados en *A. angustidens*. El *cavum tympani* está más desarrollado posteriormente al *meatus acusticus externus*. En este sector la *bulla tympanica* es una cámara simple (Fig. II.12.3B). El *canalis caroticus* está localizado en la pared medial del *cavum tympani*, por debajo de la *pars petrosa* del *os temporale*, y dada su ubicación posiblemente se encuentra formado completamente por el entotimpánico (Fig. II.12.3D).

Dorsal al *cavum tympani*, excavado en la *pars petrosa* del *os temporale*, se observa el *recessus epitympanicus* que es una cámara pequeña, dorso-medial al *meatus acusticus externus*, en la que se encuentra la articulación entre el *malleus* y el *incus* (van der Klaauw, 1931) (Fig. II.12.3A,B,D).

El *anulus tympanicus* se observa en la apertura medial del *meatus acusticus externus*, y representa el área donde la *membrana tympani* está sostenida por el ectotimpánico. En las paredes ventral y lateral del *cavum tympani* hay septas radiales (*sensu* Torres, 1987), que divergen desde el *anulus tympanicus* hacia la pared medial del *cavum tympani* (Fig. II.12.4).

Oído Interno. El oído interno está excavado en la *pars petrosa* del *os temporale*. A partir de la tomografía del espécimen MLP 82-X-22-1, se pudieron reconstruir los *canalis semicircularis* (Fig. II.12.5C-F). El área del arco comprendida por el *canalis semicircularis* posterior (CSP) es de forma oval, está orientado oblicuamente de antero-dorso-medial a postero-ventro-lateral. El área del arco encerrada por el *canalis semicircularis* anterior (CSA) es de forma redondeada. Como es bien conocido, el CSA forma una *crus commune* con el CSP, su otro extremo se expande en la *ampullae membranaceae*, que está conectada con el vestíbulo. El CSA se orienta de antero-dorso-lateral a postero-ventro-medial y el CSL se orienta oblicuamente de antero-dorsal a

postero-ventral; el área descrita por el CSL es oval. Próxima a la *ampullae membranaceae* anterior esta la *ampullae membranaceae* del CSL.

Como en *A. angustidens*, en todos los especímenes estudiados el CSL y el CSP forman la *crus commune* secundaria, también presente en otros mamíferos (e.g., Luo *et al.*, 2011). En el espécimen MLP 82-X-22-1 el radio del arco (es decir, la magnitud del área encerrada por cada canal semicircular; véase Materiales y Métodos del Capítulo 4 para una mejor explicación) del CSA, CSP y CSL es 1.23mm, 1.34mm y 1.02mm respectivamente.

El receso óseo del *sacculus* y del *utrículus* (= parte vestibular del oído interno) fueron reconstruidos, sin embargo no fue posible observar una separación discernible entre estos. El bulto del *utrículus* es ventral al CSA (véase Macrini *et al.*, 2010; Fig. II.12.5C-F). En la región medial del oído interno está el *aqueductus vestibuli* (Fig. II.12.5C-F). A diferencia de otros mamíferos, como marsupiales (Schmelzle *et al.*, 2007) o notoungulados (Macrini *et al.*, 2010), en *A. angustidens* el diámetro del *aqueductus vestibuli* (y probablemente del *ductus endolymphaticus*) y el de los *canalis semicircularis* es similar. El *ductus endolymphaticus* se extiende desde el *ducto utriculosaccularis* (dentro del *vestibulum*) a través del *aqueductus vestibuli*, luego atraviesa la *pars petrosa* del *os temporale* y emerge en el espacio epidural de la fosa craneana posterior (Lo *et al.*, 1997). En esa región el *aqueductus vestibuli* se hace más ancho, probablemente coincidiendo con el incremento de tamaño del *ductus endolymphaticus*, el cual forma un saco extradural, el *saccus endolymphaticus*.

La *cochlea* de *A. angustidens* es redondeada y está ubicada anteriormente a los *canalis semicircularis* (Fig. II.12.5C-F). Dada la resolución de las TACs (véase Materiales y Métodos), el receso óseo del *ductus cochlearis* del ejemplar MLP 82-X-22-1 no pudo ser reconstruido con mayor detalle, y por lo tanto se puede inferir que en *A. angustidens* la *cochlea* presenta dos vueltas del espiral *cochlear* (contadas siguiendo a West, 1985). La *lamina spiralis ossea* (o lámina espiral ósea; véase Glosario) y la *lamina spiralis ossea* secundaria de la *cochlea* también están presentes en este espécimen.

La cara ventral de la *pars petrosa* del *os temporale* está dividida en la *pars cochlearis*, anterior y en la *pars canicularis* (o *pars vestibular*; véase Glosario), posterior (Torres, 1987). En esta región, la porción más notoria de este hueso es el *promontorium*, que corresponde a la primera vuelta del espiral de la *cochlea*. Postero-ventral a este se encuentra la *fenestra cochleae*, que es ovalada, y cierra al oído medio por la *membrana tympani* secundaria en vida (Fig. II.12.5A). Dorsalmente al *promontorium*, está la *fenestra vestibuli* (o ventana oval; véase Glosario) (Fig. II.12.5B), donde se aloja la *basis stapedis* en vida. Esta fenestra es de menor tamaño que la *fenestra cochleae*. En el ejemplar MLP 96-XII-1-1, que constituye un fragmento óseo, se observó también que el *foramen stylomastoideum* se ubica posteriormente a la *fenestra cochleae*. En el espécimen MLP 82-X-22-1 las proporciones del estribo estimadas en función de las proporciones de la *fenestra vestibuli* (largo/ancho de la *fenestra vestibuli*) fueron calculadas obteniéndose un valor aproximado de 1,41. En esta cara de la *pars petrosa* también es posible observar el *sulcus sigmoideus sinus* que separa la *pars cochlearis* de la *pars canicularis*, el cual en esta especie es angosto. En la región anterior de la cara ventral de la *pars petrosa* se encuentran el *recessus epitympanicus* (véase Oído Medio) y el foramen del *canalis facialis profundo*, donde abre el *canalis facialis*.

La cara dorsal de la *pars petrosa* del *os temporale* presenta el *porus acusticus internus*, que es la apertura del *meatus acusticus internus*. El *porus* es ovalado y está ubicado medialmente. En el fondo del *meatus* se observa un pequeño *septum* que lo divide en dos canales, por los que pasan el *N. facialis* (dorsal) y el *N. vestibulocochlearis* (ventral). Postero-dorsalmente al *porus acusticus internus* se encuentra la *fossa subarcuata*, que presenta una forma alargada. En la región dorsal de la apertura de la *fossa* se encuentra la eminencia arqueada, que es una elevación que bordea posteriormente a la *fossa subarcuata* y es recorrida internamente por el *canalis semicircularis* anterior; en este ejemplar de *A. angustidens* encuentra poco desarrollada. Otra estructura que se pudo reconocer en esta región es la cresta de la parte petrosa, (*crista partis petrosae*, véase Glosario) que es una elevación que se encuentra entre el *porus acusticus internus* y la *fossa subarcuata* (forma el techo del *meatus acusticus internus* y es conocida como comisura suprafacial). En la región posterior de la cara

dorsal de la *pars petrosa* se encuentra la *fossa cerebellaris posterior* (o petromastoidea; véase Glosario), esta es de forma elíptica, poco profunda y se extiende en un ala posterior o ala petromastoidea que contacta con el mastoides.

Finalmente, la cara medial de la *pars petrosa* del *os temporale* es de forma laminar, en esta región se observa la apertura del *aqueductus vestibuli*.

II.3.1.2 *Arctotherium bonariense*

Oído externo y basicráneo. En vista occipital se observa que el *processus mastoideus* es robusto, está orientado antero-lateralmente y se extiende más ventralmente que *processus paraoccipitalis*. El *processus paraoccipitalis* es más pequeño en relación al *processus mastoideus* y al *condylus occipitalis*; se encuentra orientado dorso-ventralmente, aunque el ápice está inclinado levemente medialmente. El *condylus occipitalis* es apenas más robusto que el *processus mastoideus*. El *foramen magnum* es elipsoidal transversalmente (Fig. II.13.1A).

En vista lateral (Fig. II.13.1B), se observa que el timpánico forma el *meatus acusticus externus* y que este no sobrepasa lateralmente al *processus mastoideus*. El *meatus acusticus externus* es un tubo corto, elipsoidal en su sección transversal, abierto en su extremo distal. El ejemplar MLP 09-I-5-1 presenta el meato de ambos lados cubierto con sedimento calcáreo, pero en los otros ejemplares se encuentra orientado postero-medial a antero-lateral, con una leve inclinación dorso-ventral. El *meatus acusticus externus* se encuentra separado del *processus postglenoideus* (anterior) y del *processus mastoideus* (posterior) por un surco muy estrecho y profundo. Anteriormente a la apertura del *meatus acusticus externus* se encuentra el *foramen postglenoideum* (*sensu* Davis, 1964), también visible ventralmente.

En vista ventral, se observa que la *bulla tympanica* es plana excepto en la región postero-medial donde está levemente inflada. En el ejemplar MARC 10232 ambas *bullas tympanicas* están rotas y no es posible observar esta característica. En la región

posterior de la *bulla tympanica* se observa una pequeña cresta que corresponde al área de unión entre el ecto- y el entotimpánico (Fig. II.13.1C).

En la región postero-medial de la *bulla tympanica* se observa el *foramen jugulare*, dentro del cual abren dos forámenes, de tamaño similar. El *canalis caroticus*, que está ubicado dorsalmente, y el otro foramen es ventral a este. Por el primero pasa la *A. carotis interna*, y por el segundo pasan el *N. glossopharyngeus* (IX), el *N. vagus* (X), el *N. accessorius spinalis* (XI) y la *V. jugularis* (Fig. II.13.1C). En el margen postero-lateral de la *bulla tympanica* hay un solo foramen, el *foramen stylomastoideum* (para el paso del *N. facialis*, el *ramus auricularis* del *N. vagus* y la *A. stylomastoidea*; Davis, 1964). Entre el *foramen stylomastoideum* y el *foramen jugulare* existe una cresta que contacta el timpánico con el *processus paraoccipitalis*, la cresta transversa del *processus paraoccipitalis*. En este espécimen la cresta está poco desarrollada por lo que el *foramen stylomastoideum* y el *foramen jugulare* abren en una misma fosa (Fig. II.13.1C).

En la región antero-lateral de la *bulla* se encuentra el *foramen postglenoideum*, el cual es visible tanto en vista ventral como lateral. El timpánico alcanza el borde posterior del *processus postglenoideus*, formando el margen posterior del *foramen postglenoideum* (Fig. II.13.1C).

En la región antero-medial de la *bulla tympanica* se observan dos aberturas: una lateral por la que abre la trompa de Eustaquio, y otra medial para el *foramen lacerum* que corresponde a la salida del *canalis caroticus* (Fig. II.13.1C).

La *pars basilaris* del *os occipitale* es muy convexa y cubre el borde medial de la *bulla tympanica*, con la que limita lateralmente. El *canalis N. hypoglossi* se encuentra en la *fossa condylaris ventralis*, que es bastante pronunciada (Fig. II.13.1C).

Oído medio. La TAC se obtuvo sobre el espécimen MLP 00-VII-1-1 (*A. bonariense*). (Fig. II.13.2A,B). A partir de la reconstrucción 3D del oído medio se calculó que el *cavum tympani* de este ejemplar tiene un volumen de 10994,54 mm³. Por medio de la TAC se observó que esta cavidad se encuentra delimitada ventral, medial y

lateralmente por el timpánico, mientras que dorsalmente está delimitada por la *pars petrosa* del *os temporale*, el cual se extiende postero-lateralmente, formando un ancho *processus mastoideus* de superficie triangular que se proyecta ventralmente (Fig. II.13.2C,D). La región auditiva media derecha se encuentra mejor preservada que la izquierda, donde hay sedimento calcáreo depositado.

En la región anterior del *cavum tympani* se observa un *septum* horizontal incompleto que la divide en dos cámaras, una dorsal y una ventral, ambas de tamaño similar (Fig. II.13.2C).

El resto del *cavum tympani* está formado por una sola cámara, globosa, en la que no se observan tabiques; esta condición permite agrupar a los osos dentro del grupo de los Arctoidea según Flower (1869), o dentro del suborden Caniformia (Eisenberg, 1989; Wozencraft, 1989, 2005; Wyss & Flynn, 1993) según la clasificación actual. Sobre la *bulla tympanica* izquierda del ejemplar MLP 00-VII-1-1, en la región postero-ventral del *cavum tympani* se observa un pequeño tabique vertical, el cual podría ser interpretado como septa radial (*sensu* Torres, 1987) (Fig. II.13.2D). En esta región el *cavum tympani* se observa como comprimido en sentido latero-medial. La región posterior del *cavum tympani* es lisa y globosa; sin embargo la morfología de esta región no se puede observar detalladamente debido a que tanto la *bulla tympanica* izquierda como la derecha están un poco deterioradas.

Debajo de la *pars petrosa* del *os occipitale* se encuentra el *canalis caroticus*, el cual estaría formado por el entotimpánico, según su ubicación en la región medial del *cavum tympani* (Fig. II.13.2C,D). El tubo de Eustaquio abre en la región anterior del *cavum tympani*, enfrente del *promontorium*. Los huesecillos del oído medio (*malleus*, *incus* y *stapes*) no se encuentran preservados.

En la región dorsal del *cavum tympani* se observa la presencia del *recessus epitympanicus*, que es una cámara pequeña excavada en la *pars petrosa* del *os temporale*, en la que articulan el *malleus* y el *incus* (Fig. II.13.2A,B,D).

Oído interno. Está excavado dentro de la *pars petrosa* del *os temporale*. A partir de la TACs se reconstruyeron los tres *canalis semicircularis* del ejemplar MLP 00-VII-1-1 (Fig. II.13.3A-E). El área que encierra el arco del *canalis semicircularis* posterior (CSP) es elipsoidal, con la mayor longitud en sentido antero-posterior. Tanto el *canalis semicircularis* anterior (CSA) como el *canalis semicircularis* lateral (CSL) presentan un área de forma circular (Fig. II.13.3D,E,F). Cada *canalis semicircularis* se une al *utrículus* a través de las *ampullae membranaceae* las cuales se encuentran excavadas en las *ampullae osseae* (Ladevèze *et al.*, 2008), en el ejemplar MLP 00-VII-1-1 estas últimas fueron reconstruidas pero con poco detalle. El CSP forma la *crus commune* con el CSA, esta estructura es típica de amniotas, y en MLP 00-VII-1-1 como en todos los Ursidae estudiados (véase Materiales y Métodos) también se observa una *crus commune* secundaria (Arnaudo *et al.*, 2014) (Fig. II.13.3A,C,E). La *crus commune* secundaria está compuesta por la parte posterior del CSL y la parte inferior del CSP; por lo tanto los *canalis semicircularis* alcanzan el *utrículus* solo por cuatro aperturas (Meng & Fox, 1995; Sánchez-Villagra & Schmelzle, 2007; Ladevèze *et al.*, 2008, 2010; Ruf *et al.*, 2009; Ekdale y Rowe, 2011; Luo *et al.*, 2011, 2012); mientras que en aquellas especies que no presentan esta estructura los *canalis semicircularis* llegan al *utrículus* por cinco aberturas, una para cada *ampullae*. Al encontrarse presentes tanto la *crus commune* típica como la *crus commune* secundaria, solo se forman *ampullae* en los extremos libres del CSA y del CSL. El CSA se orienta antero-dorso-lateral a postero-ventro-medial, el CSP está orientado de antero-dorso-medial a postero-ventro-lateral y el CSL orientado oblicuamente antero-dorsal a postero-ventral. La altura del CSA y del CSP es la misma; esta característica fue reportada para especies cuadrúpedas como marsupiales diprotodontios (Schmelzle *et al.*, 2007).

Si bien el receso óseo en el que se encuentran el *sacculus* y el *utrículus* fue reconstruido en este ejemplar, no fue posible observar una separación entre ellos. La *cochlea* se encuentra ubicada anteriormente a los *canalis semicircularis* y presenta tres vueltas (contadas siguiendo a West, 1985) (Fig. II.13.3A-C).

En la región medial del oído interno se encuentra el *aqueductus vestibuli*. Este forma un canal para el paso del *ductus endolymphaticus* en vida (Fig. II.13.3A-F). Se

extiende desde la *cochlea* a través la *pars petrosa* del *os temporale* y emerge en el espacio epidural de la fosa craneana posterior (Lo *et al.*, 1997). En el ejemplar MLP 00-VII-1-1 el *aqueductus vestibuli* está orientado dorso-lateralmente a ventro-medialmente, por lo que presenta una orientación diferente a *A. angustidens* y *A. tarijense*. En *Arctotherium bonariense* el diámetro del *aqueductus vestibuli* y de los *canalis semicircularis* es igual.

En *Arctotherium bonariense* la *lamina spiralis ossea* de la *cochlea* se encuentra preservada. La *lamina spiralis ossea* se curva alrededor del *modiolus* (pilar óseo central que resulta de enrollamiento de la *cochlea*), en la pared axial de la *cochlea*. En el ejemplar MLP 00-VII-1-1, esta estructura se encuentra mejor preservada del lado izquierdo mientras que del lado derecho solo se conservó la porción apical del *modiolus*, por eso solo se pueden contar las vueltas de la *cochlea* del oído izquierdo.

La cara ventral de la *pars petrosa* del *os temporale* está dividida en dos regiones: la *pars cochlearis*, anterior, y la *pars canicularis* (o *pars vestibular*; véase Glosario), posterior (Torres, 1987). En esta región, la porción más notoria es el *promontorium*, consecuencia de la primera vuelta del espiral de la *cochlea*. Postero-ventral a este se encuentra la *fenestra cochleae*, que es amplia y ovalada (Fig. II.13.3G). Dorsalmente al *promontorium*, está la *fenestra vestibuli* (Fig. II.13.3G), donde se apoya la *basis stapedis*, en vida. Esta fenestra es de menor tamaño que la *fenestra cochleae*. En el espécimen MLP 00-VII-1-1 la proporción estapedial (largo/ancho de la *fenestra vestibuli*) fue calculada como de aproximadamente 1.27. En la cara ventral también fue posible observar el *sulcus sigmoideus sinus* que separa la *pars cochlearis* de la *pars canicularis*, que es angosto. En la región anterior de la cara ventral se encuentran el *recessus epitympanicus* (véase Oído Medio) y el foramen del *canalis facialis* profundo, donde abre el *canalis facialis*.

La *pars petrosa* del *os temporale* presenta en su cara dorsal una apertura, el *porus acusticus internus*, que es la apertura del *meatus acusticus internus*. Este orificio es de contorno cuadrangular y está ubicado medialmente. En la región más profunda del meato se observa un pequeño *septum* denominado cresta transversa (o falciforme; véase Glosario) que lo divide en dos canales, por los que pasan el *N. facialis* (dorsal) y el *N.*

vestibulocochlearis (ventral). En el corte coronal en la TAC se observa que el *meatus acusticus internus* corre lateralmente desde la región cerebelar del cráneo hacia el interior del oído interno. Por adentro de este canal corren dos canales más pequeños, uno para el paso del *N. facialis* (VII) y el otro ventral para el paso del *N. vestibulocochlearis* (VIII). El *N. facialis* pasa desde el sistema nervioso central, atraviesa el *cavum tympani* y luego sale del cráneo por el *foramen stylomastoideum* (De Iullis & Pulerà, 2007) (Fig. II.13.3G). A partir de la TAC se pudo reconstruir parcialmente el *N. vestibulocochlearis*. De la rama común que sale del *N. vestibulocochlearis* se observa la rama *cochlear* y dos ramas vestibulares, una de las cuales es próxima a la *ampullae* del CSA (*N. ampullaris anterior*; Meng & Fox, 1995; Macrini *et al.*, 2010) y la otra a la *crus commune* secundaria (Fig. II.13.4A). Posterodorsalmente al *porus acusticus internus* se encuentra la *fossa subarcuata* (Fig. II.13.3H), que es alargada pero en su región posterior es de forma angulosa (Fig. II.13.4B). Dorsalmente a la apertura de la *fossa subarcuata* se encuentra la eminencia arqueada, esta es una elevación conspicua que bordea posteriormente a la *fossa subarcuata* y es recorrida internamente por el *canalis semicircularis* anterior. En este ejemplar se observó que la cresta de la parte petrosa, una elevación que se encuentra entre el *porus acusticus internus* y la *fossa subarcuata*, es conspicua. La *fossa cerebellaris* no pudo ser reconstruida.

La cara medial de la *pars petrosa* del *os temporale* es de forma laminar y sobre ella se observa la apertura del *aqueductus vestibuli*.

La parte anterior de la *pars petrosa* del *os temporale* está apoyada pero no fusionada al *tentorium cerebelli osseum* (Fig. II.13.4C). La *pars petrosa* contacta con el exoccipital postero-medialmente y forma el *processus mastoideus*, lateralmente. Este proceso contacta con el *processus postglenoideus* y el *processus paraoccipitalis*.

En la superficie ventral de la *pars petrosa* del *os temporale* hay dos depresiones para inserciones musculares (Torres, 1987): la *fossa musculus tensor tympani* (anterior) y la *fossa musculus stapedialis* (posterior). La *fossa musculus tensor tympani* es más larga y profunda que la *fossa musculus stapedialis*, la cual está ubicada postero-ventralmente al *canalis facialis*.

II.3.1.3 *Arctotherium tarijense*

Oído externo y basicráneo. Las vistas ventral, lateral y posterior del basicráneo de *A. tarijense* se muestran en la Figura II.14.1. En vista occipital el *processus mastoideus* está antero-lateralmente orientado y se extiende más ventralmente que el *processus paraoccipitalis* (*sensu* Davis, 1964), el cual está posteriormente orientado y su ápice es aguzado. En dos de los tres especímenes estudiados, el *processus mastoideus* es más ancho que el *condylus occipitalis*, mientras que el *processus paraoccipitalis* es relativamente pequeño. Sin embargo, en el ejemplar MLP 10-5 el *condylus occipitalis* es más ancho que las otras dos estructuras (Fig. II.14.1C,F,I), probablemente debido a una variación presente en esta especie que debería ser chequeada sobre la base de un mayor número de ejemplares.

Los huesos ectotimpánico y entotimpánicos (*sensu* Hunt, 1974) están fusionados formando un hueso timpánico simple, como en *A. angustidens* (Arnaudo *et al.*, 2014). Este hueso forma la *bulla tympanica* y el *meatus acusticus externus* (Fig. II.14.1A,D,G).

En vista lateral, en los ejemplares MLP 10-5 y MHJ 544, la *bulla tympanica* apenas alcanza el *processus mastoideus* ventralmente. Esta condición está presente en el lado izquierdo de la *bulla* del ejemplar MACN 971, mientras que en el lado derecho la *bulla tympanica* excede el *processus mastoideus* ventralmente. La pared dorsal del *meatus acusticus externus* está abierta distalmente, es elíptica en sección longitudinal y está orientada antero-lateralmente. Está separada del *processus postglenoideus*, anteriormente y del *processus mastoideus*, posteriormente, por un surco profundo. En todos los especímenes conocidos de *A. tarijense* el *foramen postglenoideum* también es visible en vista lateral y está ubicado anteriormente al *meatus acusticus externus*. En el ejemplar MACN 971 este foramen está parcialmente cubierto por una pequeña cresta denominada apófisis del tubo de Eustaquio, mientras que en el ejemplar MLP 10-5 esta está ausente (Fig. II.14.1B,E,H).

En vista ventral (Fig. II.14.1A,D,G), el *meatus acusticus externus* no sobrepasa lateralmente al *processus mastoideus*. En el borde antero-medial de la *bulla tympanica* se encuentra el *foramen lacerum* que junta las aberturas del tubo de Eustaquio (lateral) y

el *canalis caroticus* (medial). Este foramen está parcialmente cubierto por una expansión anterior del timpánico, la apófisis del tubo de Eustaquio. En posición postero-medial a la *bulla tympanica* se encuentran el *foramen jugulare* que presenta dos aberturas, una para el paso del *N. glossopharyngeus* (IX), *N. vagus* (X), el *N. accessorius spinalis* (XI) y la *V. jugularis* y otra (el *canalis caroticus* ubicado anteriormente al *foramen jugulare*) para el paso de la *A. carotis interna*. Lateralmente a ambos forámenes abre el *foramen stylomastoideum* (por donde pasa el *N. facialis* (VII), el *ramus auricularis* del *N. vagus* y probablemente la *A. stylomastoidea*; Davis, 1964). El *foramen jugulare* y el *canalis caroticus* están separados del *foramen stylomastoideum* por una cresta conspicua, la cresta transversa del *processus paraoccipitalis*, que conecta el *processus paraoccipitalis* con la *bulla tympanica*. En *Arctotherium tarijense* hay un pequeño foramen en la base medial del *processus paraoccipitalis*, probablemente para el pasaje de la rama de un nervio craneano. La *bulla tympanica* contacta medialmente con la pars basilaris del *os occipitale*, el cual en esta especie no sobrepasa la *bulla tympanica*.

Oído medio. A partir de la reconstrucción 3D se observó que la *bulla tympanica* del ejemplar MACN 971 es globular y presenta un volumen de 11902.33 mm³ (Fig. II.14.2A,B). El *cavum tympani* es más estrecho y alto que el de *A. angustidens*. A partir de la TAC se observó que las paredes medial, lateral y ventral están formadas por el hueso timpánico. Esta cavidad está delimitada dorsalmente por la *pars petrosa* del *os temporale*. Esta pars conforma el *processus mastoideus* que está orientado anteriormente (veáse abajo). En la pared anterior del *cavum tympani* hay un septo horizontal el cual delimita un receso ventral incipiente, mientras que el dorsal, presente en otras especies (e.g., *A. angustidens*), está ausente (Fig. II.14.2C). Como en otros Ursidae, en *A. tarijense* las septas radiales (*sensu* Torres, 1987) son bien visibles en las paredes ventral y lateral del *cavum tympani* (Arnaudo *et al.*, 2014).

El *canalis caroticus* está ubicado en la pared medial del *cavum tympani*, debajo de la *pars petrosa* del *os temporale* (Fig. II.14.2D) y dada su ubicación estaría completamente formado por el entotimpánico (Arnaudo *et al.*, 2014).

Dorsal al *meatus acusticus externus* (dorsalmente a la articulación entre el *malleus* y el *incus*) se observa una pequeña cámara excavada en la *pars petrosa* del *os temporale*. Esta corresponde al *recessus epitympanicus* el cual en MACN 971 es más pequeña que en *A. angustidens* y en otros tremactinos (e.g., *A. bonariense* y *Tremarctos ornatus*) (Fig. II.14.2D).

Oído interno. El oído interno está contenido dentro de la *pars petrosa* del *os temporale*. A partir de las TACS se reconstruyeron los tres *canalis semicircularis* del ejemplar MACN 971 (Fig. II.14.3A-D). El área del arco comprendido por el *canalis semicircularis* posterior (CSP) y el *canalis semicircularis* lateral (CSL) es oval mientras que el área del arco debajo del *canalis semicircularis* anterior (CSA) es redondeada. Como fue mencionado, cada *canalis semicircularis* se une al *utrículus* a través de la *ampullae* (Ladevèze *et al.*, 2008), pero en el ejemplar MACN 971 no fue posible reconstruirlas. El CSP forma la *crus commune* con el CSA y como en otros Ursidae, en el ejemplar MACN 971 también se observa una *crus commune* secundaria (Arnaudo *et al.*, 2014) (Fig. II.14.3A-C). Esta está compuesta por la parte posterior del CSL y la parte inferior del CSP; por lo tanto el *canalis semicircularis* alcanza el *utrículus* solo por cuatro aperturas (véase mas arriba; Meng & Fox, 1995; Sánchez-Villagra & Schmelzle, 2007; Ladevèze *et al.*, 2008, 2010; Ruf *et al.*, 2009; Ekdale & Rowe, 2011; Luo *et al.*, 2011, 2012). El CSA se orienta de antero-dorso-lateral a postero-ventro-medial, el CSP está orientado de anterior-dorso medial a postero-ventro-lateral y el CSL orientado oblicuamente antero-dorsal a postero-ventral. El CSP y el CSA tienen la misma altura, esta característica fue reportada para especies cuadrúpedas como marsupiales diprotodontios (Schmelzle *et al.*, 2007) (Fig. II.14.3A-C).

El receso óseo en el que se encuentran contenidos el *sacculus* y *utrículus* también fue reconstruido. Sin embargo no fue posible observar una separación discernible entre ellos (Fig. II.14.3A-C).

En posición medial a la *fenestra cochleae* se encuentra el *aqueductus vestibuli*, el cual en vida forma el canal para el pasaje del *ductus endolymphaticus*. Este se desplaza desde la *cochlea* al *cavum cranii* a través de la *pars petrosa* del *os temporale* y abre en la superficie medial de este hueso (Fig. II.14.3A-C). Como en *A. angustidens*, está

orientado antero-lateralmente a postero-medialmente. En *Arctotherium tarijense* el diámetro del *aqueductus vestibuli* y de los *canalis semicircularis* es igual.

La *cochlea* se encuentra anteriormente a los *canalis semicircularis* y presenta tres vueltas y media, aproximadamente (contadas siguiendo a West, 1985; Fig. II.14.3A-C). En *Arctotherium tarijense* la *lamina spiralis ossea* de la *cochlea* se encuentra preservada. Como fue mencionado, esta es una estructura que sirve como conducción para los axones de las células ciliadas y del ganglion spirale *cochleae*, y físicamente soporta el margen medial de la *membrana basilaris*. Así, la *lamina spiralis ossea* es el correlato óseo más confiable para inferir la presencia de la inervación coclear “moderna” del tipo de los Theria, y la medida de tales inervaciones a lo largo de la longitud del *ductus cochlearis* (Luo *et al.*, 2012). La *lamina spiralis ossea* se curva alrededor del *modiolus* (pilar óseo central alrededor del cual se curva la *cochlea*) en la pared axial de la *cochlea*. La *lamina spiralis ossea* secundaria también está preservada en la pared opuesta (radial) de la *cochlea* (Ekdale, 2009).

En la *pars petrosa* del *os temporale*, la porción más desarrollada de la cara ventral es el *promontorium*. En *Arctotherium tarijense* es de contorno ovalado. La *fenestra cochleae*, que en vida está cubierta por la *membrana tympani* secundaria, presenta una apertura amplia y ovalada ubicada postero-ventralmente a la *fenestra vestibuli*, la cual tiene un tamaño menor (Fig. II.14.3E,F). En la reconstrucción 3D, en vista posterior del oído interno se observa que la *fenestra cochleae* se localiza ventro-medial a la *crus commune* secundaria, y está orientada oblicuamente (de dorso-postero-lateral a ventro-antero-medial) en relación al plano horizontal del cráneo. La *fenestra vestibuli* sostiene la *basis stapedis* en mamíferos. El *stapes* no está preservado en este espécimen, pero la proporción estapedial (largo/ancho de la *fenestra vestibuli*) fue estimada como 1.22 aproximadamente. Latero-dorsalmente a la *fenestra vestibuli* se encuentra el *sulcus sigmoideus sinus* que es bastante ancho con respecto a las otras especies (*e.g.*, *A. angustidens*, *A. bonariense*) siendo el más desarrollado de todos. En la región anterior de la cara ventral de la *pars petrosa* se encuentra el *recessus epitympanicus* (véase la descripción del oído medio para esta especie). Además en la superficie ventral de la *pars petrosa* del *os temporale* de *A. tarijense* hay dos depresiones para inserciones

musculares (Torres, 1987): la *fossa musculus tensor tympani* (anterior) y la *fossa musculus stapedialis* (posterior).

En la cara dorsal de la *pars petrosa* del *os temporale* se puede observar un orificio que constituye la apertura del *porus acusticus internus*, que es la apertura del *meatus acusticus internus*. Este orificio está orientado medialmente y es de forma ovalada. Hacia la región más profunda del meatus, que corre lateralmente, se observa la cresta transversa que lo divide en dos canales: uno dorsal (el *canalis facialis*), para el paso del *N. facialis* (VII) y el otro ventral (el *canalis vestibulocochlearis*) para el paso del *N. vestibulocochlearis* (VIII) (Fig. II.14.3D-F). El *N. facialis* pasa al oído medio desde el oído interno (*auris interna* y *auris media*) antes de emerger por el *foramen stylomastoideum* (De Iullis & Pulerà, 2007). En *Arctotherium tarijense*, el *canalis vestibulocochlearis* se divide en tres ramas, una gruesa y anterior que abre en la *cochlea* para el paso del *N. cochlearis*, y otras dos posteriores y más pequeñas que corren dorso-lateralmente y entran en la base de la *ampullae* anteriormente (*N. ampullaris* anterior) y posteriormente (*N. ampullaris* posterior) (Meng & Fox, 1995; Macrini *et al.*, 2010; Fig. II.14.3D). Dorsalmente al *porus acusticus internus* se encuentra la apertura para la *fossa subarcuata*, que es de forma cuadrangular; anteriormente a esta apertura es posible observar una depresión muy notoria. La *fossa* es de forma esférica y aplanda dorso-ventralmente y aloja el *paraflocculus* del *cerebellum* (Wible *et al.*, 1995)(Fig. II.14.4A); pasa a través del arco delimitado por el CSA y en *A. tarijense* ocupa casi todo el espacio entre los tres *canalis semicircularis* (Fig. II.14.4B). Dorsalmente a la apertura de la *fossa subarcuata* se encuentra la eminencia arqueada, que es plana. La cresta de la parte petrosa está poco desarrollada y la *fossa cerebellaris* no pudo ser reconstruida.

La *pars petrosa* presenta su cara medial de forma laminar y contiene al *aqueductus vestibuli* que abre justo en la parte más angulosa de esta cara.

La parte anterior de la *pars petrosa* del *os temporale* está apoyada pero no fusionada al *tentorium cerebelli osseum* (Fig. II.14.4C). La *pars petrosa* contacta con el exoccipital postero-medialmente y forma el *processus mastoideus* lateralmente. Este proceso contacta con el *processus postglenoideus* y el *processus paraoccipitalis*.

II.3.1.4 *Arctotherium vetustum*

Oído externo y basicráneo. En vista occipital se observa que el *processus mastoideus* está orientado antero-lateralmente. Es robusto y es más ancho que el *processus paraoccipitalis* pero no más ancho que los *condylus occipitalis*. Del lado izquierdo falta una porción del *processus mastoideus*. El *processus paraoccipitalis* falta por completo del lado izquierdo, mientras que del lado derecho falta la porción distal pero es posible deducir que el *processus paraoccipitalis* está orientado dorso-ventralmente. Los *condylus occipitalis* son robustos (Fig. II.15.1A).

El *meatus acusticus externus* está formado por una proyección del timpánico. Esta proyección está rota en el extremo lateral de ambos lados, pero según lo que se observa, puede inferirse que estaría orientado anteriormente (Fig. II.15.1B,C).

Ventralmente, la *bulla tympanica* es apenas globosa (en este punto es importante aclarar que el ejemplar MMP 1233 que se está describiendo presenta esta zona bastante reconstruida. A partir de las TACs se observó que la *bulla tympanica* izquierda se encuentra preservada mientras que la *bulla tympanica* izquierda se ha reconstruido casi completamente). Postero-medialmente se observa que la cresta formada por el contacto entre el timpánico y el *processus paraoccipitalis* es conspicua (la bulla inflada en la región posterior hace que el contacto entre el timpánico y el *processus paraoccipitalis* se vea más desarrollado, aunque nuevamente hay que tener en cuenta que toda esa zona ha sido parcialmente reconstruida), y por lo tanto el *foramen jugulare* (medial) y el *foramen stylomastoideum* (lateral) están en fosas separadas. Tanto el *foramen jugulare* como el *foramen stylomastoideum* tienen sedimento y no es posible ver la apertura del *canalis caroticus* ni del *foramen jugulare* propiamente dicho, y lo mismo sucede con el *foramen stylomastoideum*. Se observa la cresta transversa del *processus paraoccipitalis* que delimita posteriormente el *foramen jugulare* (esta cresta es visible en algunos ejemplares de *A. angustidens* en los cuales la cresta entre el timpánico y el *processus paraoccipitalis* es baja y los forámenes *stylomastoideum* y *jugulare* quedan en la misma fosa), como esta área a ambos lados del cráneo está reconstruida, podría ser que en realidad la bulla no fuera tan globosa y que la cresta entre timpánico y el *processus paraoccipitalis* se encuentre menos desarrollada. En la región antero-lateral de la *bulla*

tympanica se observa el *foramen postglenoideum*, el cual también está cubierto por sedimento. Este foramen es visible tanto en vista ventral como lateral. En la región antero-medial no se observan el foramen para la apertura de la trompa de Eustaquio ni el *foramen lacerum*. Del lado derecho apenas se ve una depresión en la zona correspondiente a la apertura de dichos forámenes ya que toda esa área, de ambos lados, ha sido reconstruida con poco detalle (Fig. II.15.1C).

El borde medial de la *bulla tympanica* contacta con la pars basilaris del *os occipitale*. Por lo que se observa en el ejemplar, este hueso presenta los márgenes apenas convexos que solapan en menor medida a la *bulla tympanica* (Fig. II.15.1C).

Oídos medio e interno. A partir de la TAC realizada al ejemplar MMP 1233 (Fig. II.15.2) se pudo observar que tanto la región auditiva media como la interna se encuentran muy modificadas debido a la reconstrucción que ha sufrido. Además muchas estructuras no se preservaron durante el proceso de fosilización. El *cavum tympani* parece globoso en este ejemplar, en el que gran parte de los bordes de esta región se observan reconstruidos, mientras que la región dorsal presenta una gran cantidad de sedimento calcáreo, el cual debido a su densidad, se confunde con el hueso haciéndolos imposible distinguir uno de otro.

En la región anterior del *cavum tympani*, el *septum* anterior incompleto no fue preservado. Tampoco se observa el *canalis caroticus* ni se distingue el *recessus epitympanicus* en la región dorsal del *meatus acusticus externus*.

La región auditiva interna también está muy poco preservada. La *pars petrosa* del *os temporale* no se encuentra preservada. Se observó un pequeño fragmento de la *cochlea* de ambos lados del cráneo pero sin embargo, no se pudo determinar la cantidad de vueltas que presenta a partir del modelo 3D. También se observó del lado izquierdo del cráneo la *fossa subarcuata*. Las demás estructuras como la *fenestra vestibuli* y *cochleae*, el *canalis semicircularis*, el *vestibulum* y el *aqueductus endolymphaticus* no pudieron ser reconocidos.

II.3.1.5 *Arctotherium wingei*

Oído externo y basicráneo. En vista occipital se observa que el *processus mastoideus* es pequeño y está orientado latero-medialmente y dorso-ventralmente. El *processus paraoccipitalis*, es un poco más robusto que el *processus mastoideus*, está orientado dorso-ventralmente y su ápice es romo. El *condylus occipitalis* es más ancho que el *processus mastoideus* y el *processus paraoccipitalis*. El *foramen magnum* es elipsoidal en sección transversal (Fig. II.16.1A).

En vista lateral se observa el *meatus acusticus externus*, circular y dispuesto horizontalmente. El hueso timpánico constituye la porción ósea del *meatus acusticus externus* y forma un tubo abierto dorsalmente en su porción distal. Está separado del *processus postglenoideus* (anterior) y del *processus mastoideus* (posterior) por un surco. El *foramen postglenoideum*, ubicado anteriormente al *meatus acusticus externus*, es de gran tamaño, circular y a diferencia de otras especies no se encuentra cubierto por el timpánico. En vista lateral también se puede observar la *bulla tympanica* que alcanza ventralmente al *processus mastoideus* (Fig. II.16.1B).

En vista ventral se observa que la *bulla tympanica* es globosa en toda su extensión, a diferencia de lo que ocurre en *A. tarijense*, cuya *bulla tympanica* también es globosa pero solo en la región posterior. La *bulla tympanica* está formada por el ecto- y los entotimpánicos que se encuentran fusionados formando un solo hueso, el timpánico. Este hueso forma también el *meatus acusticus externus*; este último no sobrepasa al *processus mastoideus* y es más corto del lado derecho. En el margen antero-lateral de la *bulla tympanica* se encuentra el *foramen postglenoideum*, el cual es conspicuo. En el borde antero-medial de la bulla se encuentra el *foramen lacerum*, en el que abren conjuntamente el tubo de Eustaquio (lateral) y el *canalis caroticus* (medial). Este foramen no se encuentra cubierto por la apófisis del tubo de Eustaquio. Postero-medialmente a la *bulla tympanica* se observa el *foramen jugulare* que presenta dos aberturas, una por la que pasan el *N. glossopharyngeus* (IX), el *N. vagus* (X), el *N. accessorius spinalis* (XI) y la *V. jugularis* y otra, laertura del *canalis caroticus*, ubicada dorso-medial a la anterior, y por la que pasa la *A. carotis interna*. Lateralmente a estos dos forámenes se encuentra el *foramen stylomastoideum* (por el que pasan el *N.*

facialis (VII), el *ramus auricularis* del *N. vagus* y la *A. styломastoidea*; Davis, 1964). Posteriormente, la *bulla tympanica* contacta con el *processus paraoccipitalis* formando una cresta transversa conspicua, la cresta transversa del *processus paraoccipitalis*, que separa el *foramen jugulare* del *foramen styломastoideum*. Esta característica es propia de los Ursinae y también es compartida por *A. tarijense*, que al igual que *A. wingei*, presentan la *bulla tympanica* muy globosa en esta región. Medialmente, la *bulla tympanica* contacta con la pars basilaris del *os occipitale*, que es cóncavo pero no sobrepasa a la *bulla tympanica*. En la región postero-lateral del basicráneo de este ejemplar, se observa la sutura entre el *processus paraoccipitalis* y el *processus mastoideus*, más notoria del lado izquierdo que del derecho (Fig. II.16.1C).

II.3.2 *Tremarctos*

II.3.2.1 *Tremarctos ornatus*

Oído externo y basicráneo. La región auditiva externa de *T. ornatus* se muestra en la Fig. II.17.1. En general, en la mayoría de los ejemplares estudiados en vista occipital se observa que el *processus mastoideus* es poco robusto y se encuentra orientado apenas antero-lateralmente. El *processus paraoccipitalis* (*sensu* Davis, 1964) está orientado dorso-ventralmente, es aguzado en su extremo distal y sobrepasa ventralmente al *processus mastoideus*. El *condylus occipitalis* es más robusto que el *processus paraoccipitalis* y este a su vez lo es más que el *processus mastoideus* (Fig. II.17.1A); excepto en los ejemplares USNM 210323, USNM 210324 y USNM 271418, en los cuales tanto el *processus paraoccipitalis* como el *processus mastoideus* son más similares y el *condylus occipitalis* está más reducido (Fig. II.17.2).

En vista lateral, el timpánico forma el *meatus acusticus externus*, cuyo extremo distal es un tubo abierto dorsalmente. Este está orientado horizontalmente y es elíptico

en sección longitudinal. Se trata de un tubo extenso que casi alcanza al *processus mastoideus* lateralmente. En posición anterior al *meatus acusticus externus* se encuentra el *foramen postglenoideum*, que es pequeño, oval o circular y visible lateralmente. El *meatus acusticus externus* se separa del *foramen postglenoideum* anteriormente y del *processus mastoideus* posteriormente, por un surco muy angosto y extenso, que se condice con el extenso *meatus acusticus externus* (Fig. II.17.1B).

En vista ventral se observa que la *bulla tympanica* es plana (Fig. II.17.1C). En la región postero-medial de la misma se observa una pequeña cresta, que podría corresponder a la fusión de los huesos ecto- y entotimpánico (*sensu* Hunt, 1974). En el margen antero-medial de la *bulla tympanica* se encuentra el *foramen lacerum* por el que abren la *A. carotis interna* (medial), el tubo de Eustaquio (lateral) y una tercera abertura ventral a la del *canalis caroticus*, que constituye la entrada al *sinus cavernosus*. Este foramen se encuentra cubierto por una expansión anterior del timpánico, la apófisis del tubo de Eustaquio (véase Glosario) (Fig. II.17.1C). En el borde antero-lateral de la *bulla tympanica* se encuentra el *foramen postglenoideum*, también visible lateralmente. En todos los ejemplares estudiados el timpánico se encuentra formando el límite posterior del mismo, pero sin formar un canal. En el margen postero-lateral de la bulla se encuentra el *foramen stylomastoideum*, mientras que en el margen postero-medial se observan dos aberturas, una dorsal que es la entrada del *canalis caroticus* y una más ventral para el paso del *N. glossopharyngeus* (IX), *N. vagus* (X) y el *N. accessorius spinalis* (XI), y la *V. jugularis*, ambas aberturas conforman al *foramen jugulare*. Estos últimos dos forámenes se encuentran separados del *foramen stylomastoideum* por una cresta poco conspicua, la cresta transversa del *processus paraoccipitalis*, que contacta el *processus paraoccipitalis* con la región posterior de la *bulla tympanica* (Fig. II.17.1C).

Oído medio. A partir de las reconstrucciones 3D se observó que la región auditiva media de los ejemplares MLP 2329 y MLP 01-I-03-62 es globosa pero en menor medida que la de *A. angustidens*. El *cavum tympani* de los ejemplares estudiados presenta un volumen de 1523,29 mm³ y de 1363,97 mm³, respectivamente (Fig. II.17.3A,B). Al comparar el *cavum tympani* con aquel de *A. angustidens*, se observa que en *T. ornatus* está más comprimido latero-medialmente. A partir de las TACs de

observó que las paredes medial, ventral y lateral del *cavum tympani* están delimitadas por el timpánico, mientras que dorsalmente están delimitadas por la *pars petrosa* del *os temporale* el cual se extiende postero-lateralmente formando el *processus mastoideus*.

En la región anterior el *cavum tympani* está apenas dividido por un *septum* horizontal anterior incompleto. En ambos especímenes el *septum* es poco conspicuo y delimita dos cámaras, una ventral muy pequeña y otra dorsal de mayor tamaño. A través de las TACs se observa que el *septum* está formado por una evaginación de la pared lateral de la *bulla tympanica* (Fig. II.17.3A-C). Como fue postulado por Arnaudo *et al.*, (2014) no es posible establecer los límites entre los ecto- y entotimpánicos; sin embargo debido a que el *septum* está formado por la parte más lateral de la *bulla tympanica* es posible proponer que estaría formado por el ectotimpánico. Tampoco se encuentran en estos ejemplares de *T. ornatus* los otros septos mencionados por Arnaudo *et al.* (2014).

El *cavum tympani* presenta el mismo desarrollo a lo largo de toda su extensión, sin presentar una región más voluminosa como en *A. angustidens*. En la cara lateral del *cavum tympani*, es posible observar una constricción que corre antero-posteriormente y que lo divide en una porción dorsal y otra ventral. En la tomografía no se observan septas radiales (*sensu* Torres, 1987) en la región ventral ni la lateral del *cavum tympani* (Fig. II.17.3).

Ventralmente a la *pars petrosa* del *os temporale*, en la región medial del *cavum tympani*, se encuentra el *canalis caroticus*. Debido a su ubicación medial, puede inferirse que este canal se encuentra formado completamente por el entotimpánico (Fig. II.17.3D).

Dorsalmente al *meatus acusticus externus*, excavado en la *pars petrosa* del *os temporale*, se encuentra el *recessus epitympanicus*, donde articulan el *malleus* y el *incus*. En esta especie se trata de una cámara conspicua, como en *A. angustidens*, y a excepción de lo observado en *A. tarijense*, donde apenas se distingue una pequeña cámara en la región dorsal (Fig. II.17.3A,B,D).

Medialmente al *meatus acusticus externus*, en la superficie dorsal del *cavum tympani* se encuentra el *promontorium*, el cual constituye la porción más prominente de la *pars petrosa* del *os temporale* (Fig. II.17.3D).

El *anulus tympanicus*, donde se está apoyando la *membrana tympani*, es una estructura en forma de anillo grácil que apenas se diferencia bien en el extremo medial del meato acústico externo.

Oído interno. El oído interno está excavado en la *pars petrosa*. A partir de las TACs se reconstruyeron los oídos internos completos (elementos del oído interno que forman parte al laberinto membranoso, el cual se aloja en el laberinto óseo: los tres *canalis semicircularis*, el *vestibulum*, la *cochlea* y el *aqueductus vestibuli*; Fig. II.17.4A-F) tanto del lado derecho como izquierdo, de los dos ejemplares MLP 2329 y MLP 1-I-03-62. El área del arco comprendido por el *canalis semicircularis* posterior (CSP) y el *canalis semicircularis* lateral (CSL) es oval mientras que el área del arco debajo del *canalis semicircularis* anterior (CSA) es redondeada (Fig. II.17.4D-F). El CSP forma la *crus commune* con el CSA y como en otros osos, en los especímenes de *T. ornatus* que fueron tomografiados se observa también la *crus commune* secundaria. Esta está compuesta por la parte posterior del CSL y la parte inferior del CSP (Fig. II.17.4A-C). Cada *canalis semicircularis* se une al *utrículus* a través de la *ampullae* (Ladevèze *et al.*, 2008); en los dos ejemplares son conspicuas y se pudieron reconstruir el receso de la *ampullae osseae* posterior y de la *ampullae osseae lateralis* (Fig. II.17.4A,B). También se reconstruyó la *ampullae osseae* de la *crus commune* secundaria. Debido a esto, los *canalis semicircularis* alcanzan el *utrículus* solo por cuatro aperturas (véase más arriba; Meng & Fox, 1995; Sánchez-Villagra & Schmelzle, 2007; Ladevèze *et al.*, 2008, 2010; Ruf *et al.*, 2009; Ekdale & Rowe, 2011; Luo *et al.*, 2011, 2012). Los *canalis semicircularis* están orientados en forma oblicua; el CSA se orienta antero-dorso-lateral a postero-ventro-medial, el CSP está orientado de antero-dorso medial a postero-ventro-lateral y el CSL está orientado oblicuamente de antero-dorsal a postero-ventral. El CSP y el CSA tienen la misma altura, dicha característica fue reportada para especies cuadrúpedas como marsupiales diprotodontios (Schmelzle *et al.*, 2007).

A partir de las TACs se pudo reconstruir el molde del receso óseo en el que se encuentran alojados el *sacculus* y *utrículus* en vida, pero en ninguno de los dos ejemplares fue posible reconstruir estas estructuras. La *cochlea* se ubica anteriormente a los *canalis semicircularis*, y presenta dos vueltas y media (contadas siguiendo el protocolo de West, 1985) (Fig. II.17.4A-C).

Medial a la *fenestra vestibuli* se encuentra el *aqueductus vestibuli*, que forma el canal por donde pasa el *ductus endolymphaticus* en vida. Este canal corre desde la *cochlea* hacia el *cavum cranii* atravesando la *pars petrosa* del *os temporale* para abrir en la cara medial de este, en el espacio epidural de la fosa craneana (Fig. II.17.4A-F). El *aqueductus vestibuli* es horizontal, y está orientado de antero-lateral a postero-medial. Tanto éste, como los *canalis semicircularis*, tienen el mismo diámetro a diferencia de lo que ocurre en otros mamíferos, como en marsupiales (Schmelzle *et al.*, 2007) o notoungulados (Macrini *et al.*, 2010).

En *T. ornatus* se observa la *lamina spiralis ossea* en la pared axial de la *cochlea* y el *modiolus* que es la estructura alrededor del cual se curva la *cochlea*. En la pared radial de ésta se encuentra la *lamina spiralis ossea* secundaria (Ekdale, 2009).

En la *pars petrosa* del *os temporale*, en la cara ventral la porción más desarrollada es el *promontorium*. La *fenestra cochleae*, que en vida está cubierta por la *membrana tympani* secundaria, presenta una apertura amplia y ovalada ubicada postero-ventralmente a la *fenestra vestibuli*, la cual tiene un tamaño menor (Fig. II.17.4G,H). La *fenestra vestibuli* es donde se apoya la *basis stapedis* en mamíferos. El *stapes* no está preservado en este espécimen, pero la proporción estapedial (largo/ancho de la *fenestra vestibuli*) fue estimada como 1,21 aproximadamente. Latero-dorsalmente la *fenestra vestibuli* se encuentra el *sulcus sigmoideus sinus*, que es angosto. En la región anterior de la cara ventral de la *pars petrosa* se encuentra el *recessus epitympanicus* (véase la descripción del oído medio para esta especie). Además en la superficie ventral de la *pars petrosa* del *os temporale* de *T. ornatus* hay dos depresiones para inserciones musculares: la *fossa musculus tensor tympani* (anterior) y la *fossa musculus stapedialis* (posterior).

En la cara dorsal de la *pars petrosa* del *os temporale* se encuentra el *porus acusticus internus* (Fig. II.17.4G), que es la apertura del *meatus acusticus internus* que corre lateralmente; este orificio es conspicuo, está orientado medialmente y es de sección triangular. En la región más profunda del *meatus acusticus internus* se encuentra la cresta transversa que divide a este canal en dos más pequeños: uno dorsal (el *canalis facialis*), para el paso del *N. facialis* (VII) y el otro ventral (el *canalis vestibulocochlearis*) para el paso del *N. vestibulocochlearis* (VIII) (Fig. II.17.5A). El *N. facialis* pasa al oído medio desde el oído interno para luego emerger del cráneo por el *foramen stylomastoideum* (De Iullis & Pulerà, 2007). Al igual que en otros especímenes de Ursidae estudiados, en *T. ornatus* se pudo observar que el *canalis vestibulocochlearis* se divide en una rama gruesa y anterior que abre en la *cochlea* para el paso del *N. cochlearis*, pero no así a aquellas ramas que llegan al *vestibulum* (Meng & Fox, 1995; Macrini *et al.*, 2010; Fig. II.17.5A). Dorsalmente al *porus acusticus internus* se encuentra la apertura para la *fossa subarcuata*, que es de forma circular (Fig. II.17.4H); esta apertura está precedida por una depresión apenas visible. La *fossa* es de forma esférica y bilobulada en su porción distal; aloja el *paraflocculus* del *cerebellum* (Wible *et al.*, 1995). Dorsalmente a la apertura de la *fossa subarcuata* se encuentra la eminencia arqueada, que en este ejemplar es conspicua y forma un reborde. La cresta de la parte petrosa es notoria, siendo elevada y plana.

La cara medial es de forma laminar y contiene al *aqueductus vestibuli* que abre justo en la parte más angulosa de esta cara.

La parte anterior de la *pars petrosa* del *os temporale* está apoyada pero no fusionada al *tentorium cerebelli osseum* (Fig. II.17.5B). La *pars petrosa* contacta con el exoccipital postero-medialmente y forma el *processus mastoideus* lateralmente. Este proceso contacta con el *processus postglenoideus* y el *processus paraoccipitalis*. La superficie está dividida en dos regiones, la *pars cochlearis*, antero-ventral, que encierra la *cochlea*, y la *pars canicularis*, postero-dorsal, la cual aloja el *vestibulum* y los *canalis semicircularis*.

II.3.2.2 *Tremarctos floridanus*

Oído externo y basicráneo. La vista externa de los ejemplares AMNH F 98965 y UF 7454 de *T. floridanus* se muestra en la figura II.18.1. En vista occipital se observa que el *processus mastoideus* es robusto y está orientado antero-ventralmente siendo esta característica más notoria en el AMNH F 98965 (Fig. II.18.1A,B). El *processus paraoccipitalis* (*sensu* Davis, 1964) está dorso-ventralmente orientado y es aguzado en el ápice. En los dos ejemplares, los *condylus occipitalis* son más robustos que el *processus mastoideus* y que el *processus paraoccipitalis*, aunque en el ejemplar AMNH F 98965 la diferencia de tamaño entre el *condylus occipitalis* y el *processus mastoideus* es menor. Este último ejemplar es en apariencia más senil que el ejemplar UF 7454 (Fig. II.18.1A,B).

En vista lateral se observa que el timpánico se proyecta lateralmente formando un *meatus acusticus externus*, este es corto y no sobrepasa lateralmente al *processus mastoideus*. El *meatus acusticus externus* es un tubo abierto dorsalmente, circular, que se encuentra orientado lateralmente. Tanto en el ejemplar AMNH F 98965 como en el UF 7454 este tubo es tan corto que no se forma el surco que lo separa anteriormente del *processus postglenoideus* y posteriormente del *processus mastoideus*. El *foramen postglenoideum* se encuentra anteriormente al *meatus acusticus externus*, es circular y pequeño (Fig. II.18.1C).

En vista ventral se observa que la *bulla tympanica* es plana, el piso del *cavum tympani* está formado por los huesos timpánicos y la pared medial está formada por la *pars basilaris* del *os occipitale* (basioccipital). Postero-medialmente a la *bulla tympanica* el contacto entre el timpánico y el *processus paraoccipitalis* (la cresta transversa del *processus paraoccipitalis*) es conspicuo, de manera que el *foramen stylomastoideum* (lateral) se encuentra separado del *foramen jugulare* (medial) (Fig. II.18.1D). Este último está formado por el *canalis caroticus*, que constituye la entrada de la *A. carotis interna* al cráneo, y por otro foramen que consiste en la apertura para la salida de los nervios *N. glossopharyngeus* (IX), *N. vagus* (X), *N. accessorius spinalis* (XI) y la *V. jugularis*. En el margen postero-lateral de la *bulla tympanica* se encuentra el *foramen stylomastoideum*. Postero-medial al *foramen jugulare* está el foramen *N.*

hypoglossis, que conecta el *canalis N. hypoglossi* (XII) y se encuentra en la *fossa condylaris ventralis*. En el borde antero-lateral de la *bulla tympanica* se observa el *foramen postglenoideum*, el cual es visible tanto lateral como ventralmente. A diferencia de lo que ocurre en *A. angustidens*, en estos ejemplares el foramen no está cubierto por ninguna expansión del timpánico. Antero-medial a la *bulla tympanica* se encuentra la apertura donde abre el *foramen lacerum* y el tubo de Eustaquio (*sensu* Davis, 1964) (Fig. II.18.1D). Este último conecta la faringe con el *cavum tympani*. En estos ejemplares tampoco se observan proyecciones del timpánico sobre este foramen. El borde medial de la *bulla tympanica* contacta con el borde lateral de la *pars basilaris* del *os occipitale*, pero en ningún caso este último sobrepasa la *bulla tympanica* (Fig. II.18.1D).

Oído medio. La región auditiva media del ejemplar UF 7454 tiene forma cuadrangular, sin mostrar la apariencia globosa de, por ejemplo, *A. angustidens*. El *cavum tympani* tiene un volumen de 2658,7 mm³, siendo este más aproximado al volumen del *cavum tympani* de *T. ornatus* que de otros tremarctinos. Al igual que todos los ejemplares de Ursidae estudiados, las paredes medial, ventral y lateral del *cavum tympani* están formadas por el timpánico, y dorsalmente, esta cavidad está delimitada por la *pars petrosa* del *os temporale* (Fig. II.18.2A-B).

En la región anterior, el *cavum tympani* está incompletamente dividido por un *septum* horizontal en dos recesos, uno dorsal y otro ventral. En el ejemplar UF 7454 el receso dorsal es el que presenta mayor tamaño mientras que el ventral es apenas visible (Fig. II.18.2C). Este *septum* está formado por una evaginación de la pared lateral de la *bulla tympanica*. Como los huesos que forman el timpánico (véase Hunt, 1974) están fusionados, los límites entre estos no pudieron ser establecidos; a partir de la TAC es posible inferir que estaría formado mayormente por la región más lateral de la *bulla tympanica* y por lo tanto el *septum* estaría formado por el ectotimpánico. El resto del *cavum tympani* está formado por una única cámara en la que no se diferencian otras septa (Fig. II.18.2). En la región ventral del *cavum tympani* es posible observar una septa radial (*sensu* Torres, 1987).

El *canalis caroticus* se encuentra ubicado ventralmente a la *pars petrosa* del *os temporale*, y por su ubicación estaría formado por el entotimpánico (Fig. II.18.2D).

En la región dorsal al *meatus acusticus externus* y excavado en la *pars petrosa* del *os temporale* se encuentra el *recessus epitympanicus*, donde articulan el *malleus* y el *incus* (Fig. II.18.2D). En este ejemplar se trata de una cámara conspicua, a excepción de lo ocurre en *A. tarijense*, donde apenas se distingue una pequeña cámara en la región dorsal.

El *anulus tympanicus*, donde se apoya la *membrana tympani*, es una línea una estructura en forma de anillo grácil que se diferencia bien en el extremo medial del *meatus acusticus externus*.

Oído interno. El oído interno del ejemplar UF 7454 se encuentra representado en la figura II.18.3. A partir de la TAC de este ejemplar se pudieron reconstruir tanto el oído derecho como el izquierdo, completos (Fig. II.18.3A-C). El área del arco comprendido por el CSP es oval, mientras que el CSL y el *canalis semicircularis* anterior encierran un área que es redondeada (Fig. II.18.3D-E). Cada *canalis semicircularis* se une al *utrículus* a través de la *ampullae* (Ladevèze *et al.*, 2008), pero en este ejemplar no pudieron ser reconstruidas en detalle. En el ejemplar UF 7454 se observó la *crus commune* típica de los mamíferos formada por el CSP y CSA; además, y como en otros osos, también se observó la *crus commune* secundaria (Arnaudo *et al.*, 2014; Fig. II.18.3B,C) compuesta por la parte posterior del CSL y la parte inferior del CSP. Es así que los *canalis semicircularis* alcanzan el *utrículus* solo por cuatro aperturas (véase mas arriba; Meng & Fox, 1995; Sánchez-Villagra & Schmelzle, 2007; Ladevèze *et al.*, 2008, 2010; Ruf *et al.*, 2009; Ekdale & Rowe, 2011; Luo *et al.*, 2011, 2012). El CSP está orientado de dorso-medial a ventro-lateral, el CSA está orientado de postero-dorsal a antero-ventral. El CSL está orientado antero-dorsalmente a postero-ventralmente. El CSP y el CSA tienen la misma altura, característica que fue reportada para especies cuadrúpedas como marsupiales diprotodontios (Schmelzle *et al.*, 2007) (Fig. II.18.3A-F).

El receso óseo en el que se encuentran contenidos el *sacculus* y *utrículus* también fue reconstruido, pero no fue posible observar una separación discernible entre ellos (Fig. II.18.3A-F). Medial a la *fenestra cochleae* está el *aqueductus vestibuli*, el cual forma el canal para el pasaje del *ductus endolymphaticus* en vida. Se desplaza desde la región vestibular al *cavum cranii* a través de la *pars petrosa* del *os temporale* y abre en la superficie medial de este hueso (Fig. II.18.3B,C). El *ductus* es horizontal y está orientado de antero-lateral a postero-medial. El diámetro del *aqueductus vestibuli* y de los *canalis semicircularis* es igual.

La *cochlea* se encuentra ubicada anteriormente a los *canalis semicircularis* y presenta dos vueltas y medias, aproximadamente (contadas siguiendo a West, 1985; Fig. II.18.3A-F). En *Tremarctos floridanus* la *lamina spiralis ossea* de la *cochlea* se encuentra preservada. Esta es una estructura que sirve como conducción para los axones de las células ciliadas y del *ganglion spiralis cochleae*, y físicamente soporta el margen medial de la *membrana basilaris*. Así, *lamina spiralis ossea* es el correlato óseo más confiable para inferir la presencia de inervaciones cocleares modernas del tipo de los Theria, y la medida de tales inervaciones a lo largo de la longitud del *canal cochlear* (Luo *et al.*, 2012). La *lamina spiralis ossea* se curva alrededor del *modiolus* (pilar óseo central) en la pared axial de la *cochlea*. La *lamina spiralis ossea* secundaria también está preservada en la pared opuesta (radial) de la *cochlea* (Ekdale, 2009).

El oído interno está excavado en la *pars petrosa* del *os temporale*. En la cara ventral de este hueso la porción más notoria es el *promontorium*. La *fenestra cochleae* es amplia, ovalada, y se orienta postero-ventral al *promontorium*, mientras que la *fenestra vestibuli*, de posición antero-lateral a éste, tiene un tamaño menor (Fig. II.18.3G-H). Esta última sostiene la *basis stapedis* del *stapes* en mamíferos, mientras que la *fenestra cochleae* está cubierta por la *membrana tympani* secundaria en vida. El *stapes* no está preservado en este espécimen, pero la proporción estapedial (largo/ancho de la *fenestra vestibuli*) fue estimada aproximadamente como 1,25. En esta región se encuentra el *sulcus sigmoideus sinus* que separa la *pars cochlearis* de la *pars canalicularis*, y en este ejemplar es angosto. En la región anterior de esta superficie se

encuentran el *recessus epitympanicus* (véase la descripción del oído medio para esta especie) y la apertura del *canalis facialis*.

En la cara dorsal de la *pars petrosa* del *os temporale*, se observa el *porus acusticus internus*, que es la apertura del *meatus acusticus internus* (Fig. II.18.3G). Este orificio es grande, está orientado medialmente y es de sección circular. El meatus corre lateralmente y en la porción más interna del canal es posible observar la cresta transversa o falciforme que lo divide en dos canales más pequeños: uno dorsal (el *canalis facialis*), para el paso del *N. facialis* (VII), y otro ventral (el *canalis vestibulocochlearis*), para el paso del *N. vestibulocochlearis* (VIII) (Fig. II.18.4A,B). En vista coronal, se observa que el *canalis facialis* abre en un receso pequeño cercano al *recessus epitympanicus* y a la *fenestra cochleae*. Este canal conecta con el *cavum tympani* de manera que el *N. facialis* pasa al oído medio desde el oído interno, antes de emerger por el *foramen stylomastoideum* (De Iullis & Pulerà, 2007). En *Tremarctos floridanus*, solo fue posible reconstruir completamente la rama (*N.*) *cochlear* del *N. vestibulocochlearis*, mientras que la rama (*N.*) *vestibularis* solo se reconstruyó parcialmente (Fig. II.18.4). En posición postero-dorsal al *porus acusticus internus* se encuentra la apertura de la *fossa subarcuata*, que es circular. Esta *fossa* aloja el *paraflocculus* del *cerebellum* (Wible *et al.*, 1995). La *fossa subarcuata* es alargada y en la región anterior se encuentra una depresión similar a la que se observa en *A. tarijense* (Fig. II.18.3H). Dorsalmente a la apertura de la *fossa* se encuentra la eminencia arqueada, la cual es bastante conspicua. En este ejemplar de *T. floridanus* la cresta de la parte petrosa es recta, mientras que la *fossa cerebellaris posterior* está débilmente desarrollada pero forma un ala petromastoidea posterior.

En la superficie ventral de la *pars petrosa* del *os temporale* de *T. floridanus* hay dos depresiones para inserciones musculares (Torres, 1987): la *fossa musculus tensor tympani* (anterior) y la *fossa musculus stapedialis* (posterior). La *fossa musculus tensor tympani* es más larga y profunda que la *fossa musculus stapedialis*, la cual está ubicada postero-ventralmente al *canalis facialis*.

En la TAC del ejemplar UF 7454 no se observa una sutura entre la parte anterior de la *pars petrosa* del *os temporale* y el *tentorium cerebelli osseum*. Postero-

medialmente la *pars petrosa* contacta con el exoccipital y forma el *processus mastoideus* lateralmente. Este proceso contacta con el *processus postglenoideus* anteriormente y con el *processus paraoccipitalis* posteriormente.

II.3.3 *Arctodus*

II.3.3.1 *Arctodus pristinus*

Oído externo y basicráneo. En vista occipital se observa que el *processus mastoideus* del ejemplar AMNH 95696 está orientado antero-lateralmente, mientras que el ejemplar UF 154288 presenta el *processus mastoideus* menos robusto y orientado antero-ventralmente (Fig. II.19.1A,D). Este último ejemplar presenta gran parte del cráneo reconstruido, incluidos el *processus mastoideus* y el *processus paraoccipitalis* izquierdo. En ambos ejemplares el *processus paraoccipitalis* está orientado posteriormente, es aguzado en el ápice y los *condylus occipitalis* son más robustos que el *processus mastoideus* y que el *processus paraoccipitalis*. El *foramen magnum* es elipsoidal en sección transversal.

En vista lateral se observa que el *meatus acusticus externus* es un tubo abierto dorsalmente, formado por la proyección lateral del ectotimpánico. En el ejemplar AMNH 95696 esta expansión está rota de ambos lados por lo que no es posible distinguir su extensión, y en el ejemplar UF 154288 esta expansión está completa solo del lado derecho, mientras que del lado izquierdo ha sido reconstruida; en el lado derecho se observa que la proyección del timpánico casi alcanza al *processus mastoideus* pequeño (Fig. II.19.1B,E). El *meatus acusticus externus* se orienta anteriormente (de postero-medial a antero-lateral) y está separado del *processus mastoideus* y del *processus postglenoideus* por un surco. En la región anterior al *meatus acusticus externus* se encuentra el *foramen postglenoideum*, también visible en esta

vista. Este foramen es circular y de gran tamaño en el ejemplar AMNH 95696, mientras que en el ejemplar UF 154288 es bastante más pequeño (Fig. II.19.1B,E).

En vista ventral se observa que la *bulla tympanica* es plana en el ejemplar AMNH 95696, mientras que en el ejemplar UF 154288 es globosa (Fig. II.19.1C,F). En el primer ejemplar la *bulla tympanica* izquierda solo está parcialmente preservada, pero se alcanza a reconocer en la región posterior, cercana al *processus paraoccipitalis*, una cresta que podría ser la unión entre ecto- y entotimpánico. En el segundo ejemplar (UF 154288) esta región está reconstruida. Posteriormente a la *bulla tympanica* se observa la cresta transversa del *processus paraoccipitalis*, que contacta el timpánico con el *processus paraoccipitalis*. En el ejemplar AMNH 95696 esta cresta es conspicua, y por lo tanto el *foramen stylomastoideum* se encuentra separado del *foramen jugulare*. En el ejemplar UF 154288, esta cresta fue reconstruida como conspicua en ambos lados del cráneo y no así el *foramen jugulare* ni el *canalis caroticus*. Este último tampoco se pudo observar en el ejemplar AMNH 95696, ya que la región postero-medial de la *bulla tympanica* está rota de ambos lados (Fig. II.19.1C,F).

En el borde antero-lateral se observa el *foramen postglenoideum*, el cual es visible tanto lateral como medialmente (Fig. II.19.1C,F). En la región antero-medial se encuentra el *foramen lacerum* donde abre el *canalis caroticus* (medial) y el foramen por donde abre el tubo de Eustaquio (lateral). En el ejemplar UF 154288 esta región no está preservada y no es posible observar la abertura de los dos forámenes; mientras que en AMNH 95696 se observan ambos forámenes (*lacerum* y tubo de Eustaquio) del lado izquierdo. El borde medial de la *bulla tympanica* se ve parcialmente solapado por la *pars basilaris* del *os occipitale* en el ejemplar AMNH 95696, mientras que en el ejemplar UF 154288, al estar reconstruida esta región, no se puede aseverar con seguridad que ese sea el margen original de la par basilaris del *os occipitale*.

Oído medio. Como se indicó anteriormente en el ejemplar UF 154288, la *bulla tympanica* se observa globosa, pero cabe mencionar que tanto del lado derecho como del lado izquierdo, están reconstruidas (Fig. II.19.2A,B). A partir de la tomografía solo

se pudo reconstruir la *bulla tympanica* de manera aproximada y la *pars petrosa* del *os temporale* derecha, mientras que del lado izquierdo solo se pudo reconstruir la *bulla tympanica* hasta la mitad y las demás estructuras del oído interno faltan por completo. El volumen aproximado de la región auditiva media derecha es de 5926,68 mm³. El volumen relativo de esta cavidad, con respecto al volumen del encéfalo, tampoco ha podido ser calculado debido a que el *cavum cranii* no pudo ser construido por falta de los huesos que lo delimitan. Las paredes medial, ventral y lateral de la *bulla tympanica* están formadas por el timpánico, mientras que el techo está delimitado por la *pars petrosa* del *os temporale*.

La región anterior del *cavum tympani* está dividida incompletamente por un *septum* horizontal. Este *septum* divide a dicha región en dos cámaras, una dorsal y otra ventral, siendo de mayor tamaño la dorsal, este *septum* es más conspicuo y se extiende algo más posteriormente que en los otros tremarctinos estudiados (Fig. II.19.2C). El resto de la *bulla tympanica* es una única cámara que no presenta septas radiales, ni se diferencian otras septa.

El *canalis caroticus* falta completamente del lado izquierdo, y del lado derecho solo se observa una pequeña parte en la región anterior del *cavum tympani*. Dorsalmente en la región anterior del *cavum tympani*, medial al *meatus acusticus externus*, se encuentra el *recessus epitympanicus* donde articulan el *malleus* y el *incus*. Éste es conspicuo y parece presentar un pequeñísimo *septum* en su interior (Fig. II.19.2D).

La región ventral de la *bulla tympanica* está reconstruida, tanto del lado derecho como del izquierdo, y por eso no es posible observar si existen septas radiales.

Oído interno. A partir de la TAC realizadas sobre el ejemplar UF 154288 se pudo reconstruir solo el oído interno derecho. De los *canalis semicircularis* se reconstruyeron el CSP y el CSL (Fig. II.19.3A-E). El área encerrada por el CSP es de forma oval mientras que el área debajo del CSL es circular. El CSP está orientado de dorso-medial a ventro-lateral y el CSL está orientado de latero-dorsal a medio-ventral. Como el CSA

no pudo ser reconstruido, no se observa la *crus commune* típica de los mamíferos, pero sí pudo ser reconstruida la *crus commune* secundaria, formada por el CSP y el CSL (Fig. II.19.3A-E). De las *ampullae osseae*, por medio de las cuales los *canalis semicircularis* se unen al *utrículus* (Meng & Fox, 1995; Sánchez-Villagra & Schmelzle, 2007; Ladevèze *et al.*, 2008, 2010; Ruf *et al.*, 2009; Ekdale y Rowe, 2011; Luo *et al.*, 2011, 2012), solo se observaron la *ampullae* que se forma en la *crus commune* secundaria y la *ampullae osseae* del CSA.

También se reconstruyó el *vestibulum* del oído interno, pero ni el *sacculus* y el *utrículus* pudieron ser diferenciados en el modelo 3D. En la región vestibular y próxima a la *fenestra cochleae* se encuentra el *aqueductus vestibuli*, el cual es horizontal y está orientado postero-medialmente. Este canal transmite el *ductus endolymphaticus* desplazándose por la *pars petrosa* del *os temporale* hasta desembocar en el *cavum cranii* (Fig. II.19.3A-E).

La *cochlea* se encuentra ubicada anteriormente a los *canalis semicircularis*. Ésta presenta dos vueltas aproximadamente (contadas según West, 1985) (Fig. II.19.3A-E).

El oído interno se encuentra excavado en la *pars petrosa* del *os temporale*. En la cara ventral de este hueso la porción más notoria es el *promontorium*. La *fenestra cochleae* es amplia, ovalada, y se orienta postero-ventral al *promontorium*, mientras que la *fenestra vestibuli*, de posición antero-lateral a éste tiene un tamaño menor (Fig. II.19.3F,G). Esta última es donde se apoya la *basis stapedis* del *stapes* en mamíferos, mientras que la *fenestra cochleae*, en vida, está cubierta por la *membrana tympani* secundaria. El *stapes* no está preservado en este espécimen, pero la proporción estapedial (largo/ancho de la *fenestra vestibuli*) fue estimada aproximadamente como 1,15. En esta región se encuentra el *sulcus sigmoideus sinus* que separa la *pars cochlearis* de la *pars canalicularis*, y en este ejemplar es angosto. En la región anterior de esta superficie se encuentran el *recessus epitympanicus* (véase descripción del oído medio) y la apertura del *canalis facialis*. En la superficie ventral de la *pars petrosa* del *os temporale* de *Arctodus pristinus* también hay dos depresiones para inserciones musculares (Torres, 1987): la *fossa musculus tensor tympani* (anterior) y la *fossa musculus stapedialis* (posterior).

En la cara dorsal de la *pars petrosa* del *os temporale*, se observa el *porus acusticus internus*, que es la apertura del *meatus acusticus internus* (Fig. II.19.3G). Este orificio es conspicuo, está orientado medialmente y es de sección circular. El *meatus* corre lateralmente y en la porción más interna del canal, es posible observar la cresta transversa o falciforme que lo divide en dos canales más pequeños: uno dorsal (el *canalis facialis*), para el paso del *N. facialis* (VII) y el otro ventral (el *canalis vestibulocochlearis*) para el paso del *N. vestibulocochlearis* (VIII). En corte coronal, se observa que el *canalis facialis* abre en un receso pequeño cercano al *recessus epitympanicus* y a la *fenestra cochleae*. Este canal conecta con el *cavum tympani* de manera que el *N. facialis* pasa al oído medio desde el oído interno antes de emerger por el *foramen stylomastoideum* (De Iullis & Pulerà, 2007). En posición postero-dorsal al *porus acusticus internus* se encuentra la apertura de la *fossa subarcuata* que es circular (Fig. II.19.3H). Esta fosa aloja el *paraflocculus* del *cerebellum* (Wible *et al.*, 1995). En este ejemplar la *fossa subarcuata* alargada y en la región anterior se encuentra una depresión similar a la que presenta *A. tarijense*. Dorsalmente a la apertura de la fosa se encuentra la eminencia arqueada, esta es una elevación que bordea posteriormente a la *fossa*, la cual es recorrida internamente por el CSA; en esta especie ésta estructura es baja y de forma redondeada. En este ejemplar de *Arctodus pristinus* la cresta de la parte petrosa está elevada, mientras que la *fossa cerebellaris* posterior es de forma elíptica y poco profunda, extendiéndose en un ala posterior o ala petromastoidea que contacta con el mastoide.

En la TAC del ejemplar UF 7454 no se observa una sutura entre la parte anterior de la *pars petrosa* del *os temporale* y el *tentorium cerebelli osseum*. Postero-medialmente la *pars petrosa* contacta con el exoccipital y forma el *processus mastoideus* lateralmente. Este proceso contacta con el *processus postglenoideus* anteriormente y con el *processus paraoccipitalis* posteriormente.

II.3.3.2 *Arctodus simus*

Oído externo y basicráneo. El ejemplar AMNH 25531 es el holotipo de la especie pero no se puede usar para describir la región basicraneana debido a que es un material que ha sufrido deformaciones durante la fosilización.

En vista occipital se observa que el *processus mastoideus* es robusto, excepto en el ejemplar AMNH F AM 8222 en el cual es más pequeño (pero podría tratarse de un ejemplar juvenil), y en todos está orientado antero-lateralmente. El *processus mastoideus* es más robusto que el *processus paraoccipitalis* y que los *condylus occipitalis* (en el ejemplar AMNH F AM 8222 faltan tanto el *processus paraoccipitalis* como los *condylus occipitalis*). El *processus paraoccipitalis* varía, en los ejemplares AMNH 30492 y AMNH F AM 99209, este es aguzado en el extremo y está orientado dorso-ventralmente, mientras que en el espécimen AMNH F AM 95607 el *processus paraoccipitalis* es triangular y está orientado posteriormente. El *foramen magnum* es elipsoidal en sección transversal (Fig. II.20.1A-C).

En vista lateral se observa que el ectotimpánico se proyecta lateralmente formando el *meatus acusticus externus*, esta expansión casi alcanza el *processus mastoideus*. El *meatus* es un tubo abierto dorsalmente y su orientación varía según los distintos especímenes; en el ejemplar AMNH F AM 95607 está orientado de postero-medial a antero-lateral, en el ejemplar AMNH 30492 está orientado anteriormente, mientras que en los ejemplares AMNH F AM 8222 y AMNH F AM 99209 se orienta lateralmente. Anteriormente al *meatus acusticus externus* se encuentra el *foramen postglenoideum*, visible lateralmente también, excepto en AMNH 30492, en el cual se ubica más medialmente. El *foramen postglenoideum* es circular y conspicuo (Fig. II.20.1D-E).

En vista ventral se observa que en general la *bulla tympanica* es plana, pero se encuentran algunas variaciones entre los ejemplares de la misma especie. En AMNH F AM 99209 se observa una pequeña cresta cerca de la cresta transversa del *processus paraoccipitalis*, mientras que en el espécimen AMNH F AM 8222, la *bulla tympanica* forma una pequeña globosidad. En AMNH F AM 95607 la *bulla* está formada por un

hueso plano y en el ejemplar AMNH 30492 están rotas por lo que no se las puede describir. En la región postero-medial de la *bulla tympanica* se observan dos aberturas que forman el *foramen jugulare*, un foramen ventral y de mayor tamaño y el *canalis caroticus* dorsal, más pequeño. El primero constituye la apertura para la salida de los nervios *N. glossopharyngeus* (IX), *N. vagus* (X), *N. accessorius spinalis* (XI) y la *V. jugularis*, mientras que el *canalis caroticus* es por donde la *A. carotis interna* ingresa al cráneo. Postero-medial al *foramen jugulare* se encuentra el *foramen N. hypoglossis*, que conecta el *canalis N. hypoglossi* (XII) y se encuentra en la *fossa condylaris ventralis*. En la región postero-lateral de la *bulla tympanica* se encuentra el *foramen stylomastoideum*. Posteriormente a la *bulla*, se encuentra la cresta transversa del *processus paraoccipitalis*, por medio de la cual contactan el timpánico y el *processus paraoccipitalis*. En *Arctodus simus* esta cresta es conspicua, por lo que el *foramen jugulare* se encuentra separado del *foramen stylomastoideum*. En el borde antero-lateral de la *bulla tympanica* se observa el *foramen postglenoideum*, tanto en vista ventral como lateral (descrito en vista lateral), excepto en el ejemplar AMNH 30492 donde solamente se lo observa ventralmente. Este foramen generalmente es circular y solo en el ejemplar AMNH F AM 8222 está cubierto parcialmente por una expansión del timpánico. En posición antero-medial a la *bulla tympanica* se encuentran el *foramen lacerum*, que constituye la salida del *canalis caroticus* (medial), y el tubo de Eustaquio (lateral) (*sensu* Davis, 1964). El borde medial de la *bulla tympanica* contacta con el borde lateral de la *pars basilaris* del *os occipitale*, este último no sobrepasa la *bulla tympanica*, excepto en el ejemplar AMNH F AM 95607, donde el solapamiento es bien marcado (Fig. II.20.F-I).

II.4 DISCUSIÓN

El *septum* del *cavum tympani* de los carnívoros ha sido estudiado por numerosos autores y usado en taxonomía (Flower, 1869; Wińcza 1896, 1898; Van Kampen, 1905; Segall, 1943; Hough, 1948, 1952; Petter, 1966; Hunt, 1974, 1987, 1991; Ginsburg, 1982; Ivanoff, 2000, 2001). Sin embargo, surgen controversias acerca de estas *septa* debido a la homología incierta y la variabilidad observada entre los taxones (véase Segall, 1943; Hough, 1948; Torres, 1987; Ivanoff, 2000, 2001). Estos son algunos de las *septa* en Carnivora de homología incierta: 1) *septum bullae*, longitudinal (vertical) y formado por el ectotimpánico y el entotimpánico (Ivanoff, 2000), presente en algunos grupos como Felidae; 2) el *septum* transverso que (cuando está completo) divide el *cavum tympani* en dos cámaras (anterior y posterior), presentes en cynoideos y aeluroideos (*sensu* Flower, 1869); y 3) el *septum* horizontal, anterior e incompleto que divide la región anterior del *cavum tympani* en un receso ventral y uno dorsal. Según Van der Klauw (1931) no existe ningún *septum* dentro la región auditiva media de los Ursidae. El *septum* horizontal fue descrito por Segall (1943) como típicamente presente en mustélidos, prociónidos (con excepción de *Bassariscus*), y cánidos, pero no en úrsidos. Ivanoff (2001) mencionó la presencia de un *septum* en úrsidos, señalando la probable homología con el *septum* de Segall (1943). En el presente estudio se observó este *septum* en otros carnívoros como Ursidae (*e.g.*, *A. angustidens*, *T. ornatus*, *U. arctos*, *U. maritimus*, *U. americanus*) y Felidae (*Puma concolor*), y no se lo encontró en *Procyon lotor*. Como se mencionó anteriormente este *septum* divide la *bulla tympanica* en dos recesos (dorsal y ventral); en *A. angustidens* el receso ventral es de mayor tamaño que el receso dorsal, como ocurre en otros carnívoros como *P. concolor*, mientras que en otros osos, como en *Ursus* y en *Tremarctos*, el receso dorsal es el que está más desarrollado.

La *crus commune* secundaria formada por el CSL y el CSP fue observada en todas las especies de Ursidae a las que se les reconstruyó el oído interno (*A. angustidens*, *A. bonariense*, *A. tarijense*, *T. ornatus*, *U. spelaeus*, *U. maritimus*, *U. americanus*, *U. arctos*, *U. tibethanus*, *M. ursinus* y *H. malayanus*, véase Materiales y Métodos). Esta *crus* no fue reportada previamente para úrsidos, mientras que sí lo fue para mamíferos

metaterios extintos (Hyrtl, 1845; Meng & Fox, 1995; Sánchez-Villagra & Schmelzle 2007; Sánchez-Villagra *et al.*, 2007; Macrini *et al.*, 2010; Luo *et al.*, 2011; Ruf *et al.*, 2013). Si bien no hay ninguna hipótesis que explique el significado de la presencia de esta estructura, según Ekdale (2016) se trata de un carácter morfológico ancestral, con importancia filogenética, que presentaba el laberinto óseo de marsupiales y mamíferos placentarios del Mesozoico y que fue perdida en varios clados dentro del grupo corona ("crown group") de los terios, incluyendo primates, roedores, algunos mamíferos carnívoros y una variedad de clados de marsupiales.

En los Ursidae estudiados se observó que los diámetros del *aqueductus vestibuli* y de los *canalis semicircularis* son iguales, a diferencia de otros mamíferos como marsupiales (Schmelzle *et al.*, 2007) o notoungulados (Macrini *et al.*, 2010).

II.4.1 Variación entre tremarctinos estudiados

II.4.1.1 Variación interespecífica de la región auditiva externa

La región auditiva externa de los Tremarctinae difiere dentro de la subfamilia en su forma general y en su tamaño relativo.

En *Arctotherium* la *bulla tympanica* fue descrita como plana posteriormente y usada por Hough (1948) como carácter diagnóstico del género. Hough (1948) no especificó en cuales especies estaba basado este carácter, sin embargo en el presente trabajo se notó que la porción posterior de la *bulla tympanica* no es más plana en *A. angustidens* que en otros osos (*e.g.*, *T. ornatus*). Hough (1948) también observó que la región posterior de la *bulla tympanica* está menos desarrollada en *Ursus* que en *Arctotherium*. Sin embargo, en la muestra aquí estudiada la *bulla tympanica* presenta proporciones similares para estos taxa (Fig. II.12.1C). Por otro lado, Hough (1948) no

tiene en cuenta al hacer esta afirmación que *A. tarijense* y *A. wingei* presentan la *bulla tympanica* inflada; en *A. tarijense* la *bulla tympanica* es apenas aplanada en el margen anterior, volviéndose globular posteriormente y generando una apariencia más globosa (Fig. II.14.1A,D,G), mientras que *A. wingei* presenta la *bulla* inflada en toda su extensión (Fig. II.16.1C).

Van der Klaauw (1930) especificó que las bullas de "*Ursus brasiliensis*" (= *Arctotherium wingei*; Ameghino 1902) y "*U. bonariensis*" (= *A. bonariense*), son redondeadas en diferentes grados; pero esta condición solo la cumple *Arctotherium wingei*, ya que la *bulla* de *A. bonariense* es plana.

El basicráneo de los Tremarctine también varía con respecto a otras características. Una de ellas es la cresta transversa del *processus paraoccipitalis* que contacta la región posterior de la *bulla tympanica* con el *processus paraoccipitalis*; en *A. angustidens*, *A. bonariense*, *A. vetustum* y *T. ornatus* esta cresta está poco desarrollada, y por lo tanto el *foramen jugulare* y el *canalis caroticus* se encuentran en la misma fosa que el *foramen styломastoideum*. En *Arctotherium tarijense* y en *A. wingei*, esta cresta es más conspicua, de manera que el *foramen styломastoideum* se encuentra en una pequeña fosa separada del *foramen jugulare* y del *canalis caroticus*, siendo esta característica más similar a la que presentan los Ursinae (e.g., *Ursus arctos*, *U. maritimus*, *U. americanus*, *U. thibetanus*) y los Tremarctinae de América del Norte, *Arctodus simus*, *Arctodus pristinus* y *T. floridanus*. Si bien, Hough (1948) estableció que los tremarctinos tenían una cresta poco conspicua y por lo tanto los forámenes antes mencionados yacían en la misma fosa poco profunda. En contraposición a esta idea, Segall (1943) mencionó la presencia de una cresta conspicua que separando dichos forámenes, a partir de lo cual se determinó que dicha característica varía dentro de la subfamilia.

En todos los Tremarctinae estudiados (*Arctotherium bonariense*, *A. tarijense*, *Arctodus pristinus*, *Tremarctos floridanus* y *T. ornatus*), excepto por lo observado en algunos ejemplares de *A. angustidens*, el *foramen postglenoideum* es visible tanto en vista lateral y ventral; en aquellos ejemplares de *A. angustidens* que constituyen la excepción, este foramen solo se observa ventralmente.

Otra diferencia morfológica está dada por la presencia de un pequeño foramen en la superficie ventral del *processus paraoccipitalis* de *A. tarijense*, el cual no fue observado en otros tremarctinos ni ursinos.

Generalmente el *processus mastoideus* de los tremarctinos es robusto, excepto en *T. ornatus* y en el ejemplar AMNH F AM 8222 correspondiente a *Arctodus simus*, que es un juvenil. Este *processus* está orientado ventro-lateralmente en *A. angustidens*, en *T. floridanus* y en *Arctodus pristinus*; antero-lateralmente en *A. bonariense*, *A. tarijense*, *A. vetustum* y *Arctodus simus*, mientras que en *A. tarijense* éste se orienta anteriormente. El *processus paraoccipitalis* es cónico y está orientado dorso-ventralmente en *A. angustidens*, al igual que en *A. bonariense* (aunque el ápice está inclinado levemente medialmente en esta especie), *A. vetustum*, *A. wingei*, *T. ornatus*, *T. floridanus* y *Arctodus simus* (excepto por el ejemplar AMNH F AM 95607). En *Arctotherium tarijense*, *Arctodus pristinus* y en el ejemplar AMNH F AM 95607 de *Arctodus simus* el *processus paraoccipitalis* está posteriormente orientado.

La relación entre el *processus mastoideus*, el *processus paraoccipitalis* y el *condylus occipitalis* varía entre las especies de tremarctinos estudiadas. En *Arctotherium angustidens*, *Arctodus pristinus* y *Arctodus simus* el *processus mastoideus* es generalmente más ancho que el *processus paraoccipitalis* y que el *condylus occipitalis*. En dos de los tres especímenes de *A. tarijense*, el *processus mastoideus* es más ancho que el *condylus occipitalis*, mientras que el *processus paraoccipitalis* es relativamente pequeño; sin embargo, en el ejemplar MLP 10-5 de *A. tarijense* el *condylus occipitalis* es el más ancho. En *Arctotherium vetustum* el *processus mastoideus* es más ancho que el *processus paraoccipitalis* pero no más ancho que los *condylus occipitalis*. En *Arctotherium bonariense*, *A. wingei*, *T. ornatus*, *T. floridanus* y *Arctodus pristinus* los *condylus occipitalis* son más anchos que el *processus mastoideus* y el *processus paraoccipitalis*, aunque en *T. ornatus* el *processus paraoccipitalis* es más grande que el *processus mastoideus*. En los ejemplares USNM 210323, USNM 210324, USNM 271418, correspondientes a *T. ornatus*, el *processus paraoccipitalis* y el *processus mastoideus* son más similares y el *condylus occipitalis* está más reducido.

Confirmando lo expresado por Van der Klaauw (1931), Segall (1943) y Hough (1948), el *meatus acusticus externus* es largo y tubular, y es oval en sección longitudinal, excepto en algunas especies en las que el meato es oval en sección transversal, contraponiéndose a lo expresado por esos autores. El piso está formado por el timpánico, que se extiende lateralmente y el techo está formado por la *pars squamosa* del *os occipitale*. Según Segall (1943) en los Ursidae el *meatus acusticus externus* está orientado lateralmente y apenas anteriormente. Esta característica la presentan los ejemplares de *A. tarijense*, *A. vetustum* y *Arctodus pristinus*. No obstante en el presente estudio se observó que la orientación del *meatus* en osos tremarctinos es variable. En *Arctotherium wingei*, *T. ornatus* y *T. floridanus* el *meatus* es horizontal; mientras que en *A. angustidens*, *A. bonariense*, *Arctodus pristinus* y *Arctodus simus* se observan variaciones mayores. *Arctotherium angustidens* presenta una leve inclinación de dorso-medial a lateral; en *A. bonariense* el *meatus acusticus externus* se encuentra orientado de postero-medial a antero-lateral, con una leve inclinación dorso-ventral. En *Arctodus simus*, en el ejemplar AMNH F AM 95607 está orientado de postero-medial a antero-lateral, en el ejemplar AMNH 30492 está orientado anteriormente, mientras que en los ejemplares AMNH F AM 8222 y AMNH F AM 99209 se orienta lateralmente.

II.4.1.2 Variación interespecífica del oído medio.

Según Van der Klaauw (1931), en los verdaderos Arctoidea (*i.e.*, Canidae, Procyonidae, Ursidae, y Mustelidae), no se conoce una distinción en la osificación del entotimpánico en las formas modernas, siendo que estas presentan bullas simples. Sin embargo Hunt (1974), a partir del estudio la *bulla tympanica* de los Carnivora, establece que los taxones estudiados, entre los cuales figuran los úrsidos, presentan la *bulla tympanica* formada por al menos tres o cuatro elementos. En los miembros de la familia Ursidae aquí estudiados, los contactos entre el ecto- y entotimpánico se pierden por fusión de estos huesos, excepto por unos pocos ejemplares en los cuales se aprecia una pequeña cresta en la región postero-medial de la *bulla tympanica* donde se estarían fusionando el ecto- y los entotimpánicos.

Con respecto al *cavum tympani*, este es mayor en *Arctotherium tarijense* que en otros tremarctinos. Comparando *A. tarijense* (una especie de tamaño medio, con un volumen de cráneo de 1465263,27 mm³ en el ejemplar MACN 971), con el “gigante” *A. angustidens* (volumen de cráneo 3235289,37 mm³ para el ejemplar de MLP 82-X-22-1), se observa que la relación volumen del *cavum tympani*/volumen del cráneo x 100 es el doble de grande en *A. tarijense* (0,8%) que en *A. angustidens* (0,4%) (Fig. II.14.2A,B y Fig. II.12.3A,B). Esta relación también se aplicó para los ejemplares de *Arctodus pristinus* (0,6%), *T. ornatus* (MLP 2329= 0,42% y MLP 01-I-03-62= 0,5%), *T. floridanus* (0,47%), *A. vetustum* (0,35%; para este ejemplar se obtuvo un volumen aproximado del *cavum tympani* ya que la región interna del cráneo de este espécimen no está muy bien preservada, e incluso ha sido reconstruido en varias regiones). Por lo tanto, el ejemplar MACN 971 (*A. tarijense*) es el que tiene la *cavum tympani* más grande. *Arctotherium bonariense* no pudo ser incluido en la comparación debido a que el único ejemplar tomografiado de esta especie no presenta el cráneo completo. En Ursidae la región anterior del *cavum tympani* está parcialmente dividido en dos recesos (dorsal y ventral) (Figs. II.12.3; II.13.2; II.14.2; II.17.3; II.18.3 y II.19.2) por un *septum* horizontal incompleto, que es el único *septum* presente en osos en el oído medio (Arnaudo *et al.*, 2014; véanse Flower (1869) e Ivanoff (2000) para una detallada descripción del *septum* vertical y transversal presente en otros Carnivora). El tamaño relativo de los dos recesos varía en los osos, siendo los dos de tamaño similar en *A. bonariense*, el dorsal mayor que el ventral en *T. ornatus* y en la mayoría de los Ursinae (véase Materiales usados para comparación), el ventral más grande que el dorsal en *A. angustidens* y el dorsal extremadamente reducido en *A. tarijense* (Figs. II.12.3; II.13.2; II.14.2; II.17.3; II.18.3 y II.19.2).

El *recessus epitympanicus* también está presente en los Tremarctinae. En *Arctotherium tarijense* es pequeño y prácticamente no se distingue en el techo del *meatus acusticus externus*, contrastando con el largo *recessus epitympanicus* observado en otras especies como *A. angustidens*, *A. bonariense*, *Tremarctos floridanus* y *T. ornatus* (Figs. II.12.3; II.13.2; II.14.2; II.17.3; II.18.3 y II.19.2).

Con respecto a las septas radiales, estas se observan en la mayoría de los Ursidae, en mayor o menor número. Tanto en *A. angustidens* como en *A. tarijense* son bien visibles, en *A. bonariense*, y *T. floridanus* solo se observa una cresta conspicua, mientras que en *T. ornatus* faltan. En los ejemplares de *A. vetustum* y *Arctodus pristinus* no se observan debido a que la *bullae tympanica* no está preservada. Según Ivanoff (2001), en Arctoidea las crestas transversas ocurren más frecuentemente que en los Canidae.

II.4.1.3 Variación interespecífica del oído interno

Los *canalis semicircularis* de los Ursidae muestran la estructura típica de los mamíferos, pero se observan algunas diferencias entre las especies de Tremarctinos estudiadas respecto a la forma del arco que encierran los *canalis* y el ángulo que forman los *canalis semicircularis* ipsilaterales, estos son aquellos *canalis* que pertenecen al oído interno de un mismo lado (para más detalles véase el Capítulo 4). En relación a la forma del arco de los *canalis* se observa que tanto en *A. angustidens* como en *A. tarijense* el CSP y CSL presentan forma oval y el CSA es de forma circular. En *Arctotherium bonariense* y en *T. floridanus* el área encerrada por el CSP es oval, mientras que tanto el CSA como el CSL presentan un área, encerrada por el arco de estos canales, de forma circular. En *Tremarctos ornatus* el área del arco comprendido por el CSP y CSL es oval mientras que el área del arco debajo del CSA es circular. Por último, en *Arctodus pristinus* el área encerrada por el CSP es de forma oval mientras que el área debajo del CSL es circular, y el CSA no pudo ser reconstruido. Además se observó que los *canalis semicircularis* presentan la misma orientación, pero lo que varía es el ángulo que forman con respecto a los planos del espacio (coronal, axial y sagital).

La forma de los *canalis semicircularis* no es estrictamente circular sino que pueden ser elipsoidales, triangulares o de varias otras formas (Dickman, 1996; Georgi, 2008; Gray, 1907, 1908; Lindenlaub *et al.*, 1995; Oman *et al.*, 1987; Sipla, 2007). Los *canalis* no presentan formas constantes, ya que tanto el radio de curvatura de los *canalis semicircularis* ipsilaterales como el diámetro del ducto que contienen pueden variar

levemente o no, incluso en los tres *canalis* ipsilaterales (Blanks *et al.*, 1985; Lindenlaub *et al.*, 1995; Dickman, 1996; McVean, 1999; Müller, 1999; Calabrese & Hullar, 2006; Hullar & Williams, 2006). Una discusión más detallada acerca de este tópico se encuentra en el Capítulo 4.

El CSP y el CSA tienen la misma altura, este patrón es reportado entonces para vertebrados cuadrúpedos (Spoor & Zonneveld, 1998; Witmer *et al.*, 2003; Schmelzle *et al.*, 2007; Figs. II.12.5; II.13.3; II.14.3; II.17.4; II.18.3 y II.19.3).

La *fenestra vestibuli* es de forma oval como en la mayoría de los mamíferos euterios (Ekdale *et al.* 2004; Macrini *et al.*, 2010) y en la mayoría de los marsupiales (Segall, 1970; Rougier *et al.*, 1998; Horovitz *et al.*, 2008). La *fenestra vestibuli* está situada anteriormente a la *fenestra cochleae*, al igual que en la mayoría de los mamíferos (excepto en algunos notoungulados y en algunos primates "stem"; Wible *et al.*, 2007, Macrini *et al.*, 2010). La *fenestra cochleae* es de mayor tamaño que la *fenestra vestibuli*, condición observada en algunos marsupiales y notoungulados (Sánchez-Villagra & Schmelzle, 2007; Schmelzle *et al.* 2007). Si bien el *stapes* en el oído medio no se preservó en los especímenes estudiados, se calculó la proporción stapedia. El valor más alto obtenido fue para *A. angustidens* (1,41) y el valor más bajo para *A. pristinus* (1,15). De acuerdo a lo expresado por Segall (1970) aquellos mamíferos (*e.g.*, algunos marsupiales) con oídos más especializados presentan la *fenestra vestibuli* de contorno elíptico (de proporciones mayores a uno) mientras que aquellos con oídos menos especializados (de proporciones cercanas a uno) presentan la *fenestra vestibuli* de contorno redondeada (*e.g.*, monotremas y algunos marsupiales). Segall (1970) reportó que la forma "primitiva" para el *stapes* de mamíferos se encuentra en monotremas, en donde este hueso presenta una *columella* sin foramen estapedial y un *basis stapedis* de contorno circular (proporción 1.0); en algunos generos de marsupiales la forma del *stapes* se aproxima a la de monotremas, mientras que en otros es más "avanzada", de esta manera el rango de la proporción estapedial en este grupo varía de 1.1 to 2.1 (véase también Horovitz, 2008). Wible *et al.* (2001), Ekdale, (2009); Macrini *et al.* (2010), entre otros encontraron que en euterios basales la proporción estapedial es

menor a 1.8. Este mismo resultado fue obtenido para los Ursidae estudiados en este trabajo de tesis.

Con respecto a la *cochlea*, si bien no se pudo reconstruir detalladamente, se observa una variación en la cantidad de vueltas que la constituyen. En *A. tarijense* presenta tres vueltas y media, en *A. bonariense* presenta tres vueltas, *T. ornatus* tiene dos vueltas y media, mientras que *A. angustidens*, *T. floridanus* y *Arctodus pristinus* presentan dos vueltas.

En relación a la *pars petrosa* del *os temporale*, se observó que diferentes estructuras presentes en este hueso varían entre las especies de tremarctinos. Una de ellas es la forma del *porus acusticus internus*, que es ovalado (e.g., *Arctodus pristinus* y *Arctotherium tarijense*), circular (e.g., *A. angustidens* y *T. floridanus*), cuadrangular (e.g., *A. bonariense*) o triangular (e.g., *T. ornatus*). La eminencia arqueada, que bordea posteriormente a la *fossa subarcuata* y que está atravesada por el *canalis semicircularis* anterior se encuentra más o menos notoria; en *Arctodus pristinus*, *A. bonariense*, *T. floridanus* y *T. ornatus* está bien desarrollada; mientras que en *A. angustidens* es pequeña y no se diferencia del resto del hueso. La *fossa cerebellaris* posterior no se observa en ni en *A. tarijense*, ni en *A. bonariense*, mientras que en el resto de las especies estudiadas tiene un desarrollo un tanto variable y por lo general forma una expansión posterior que alcanza el mastoides.

La *fossa subarcuata* también varía dentro de los Tremarctinae. En *Tremarctos ornatus*, *Arctodus pristinus*, y *Arctotherium tarijense* es globosa y ocupa un lugar mucho mayor entre los *canalis semicircularis*; mientras que *A. angustidens*, *A. bonariense* y *T. floridanus* esta fosa es más alargada y más pequeña.

Capítulo III

Morfología y filogenia: análisis de disparidad morfológica

III.1 INTRODUCCIÓN:

Como fue señalado en el Capítulo 1, algunas propuestas sistemáticas que abordaron las relaciones entre los carnívoros se han enfocado en el basicráneo y la región auditiva (*e.g.*, Turner, 1848; Flower, 1869; Wozencratf, 1989).

El basicráneo es una región extremadamente compleja, que abarca una pequeña porción del cráneo en la que se combinan aspectos funcionales y estructurales que determinan su morfología. Allí es posible observar forámenes, depresiones y otras estructuras óseas, las que pueden ser comparadas entre diferentes taxones tanto fósiles como actuales (Wozencratf, 1989). Muchos sistemas de órganos están concentrados en esta región (*e.g.*, inervación craneana, circulación sanguínea, inserciones de los músculos de la cabeza y el cuello), relacionados con distintas funciones biológicas como la masticación, el balance y la audición, entre otras. Según Wozencratf (1989), no debería sorprender que la base del cráneo constituya un elemento crucial para la comprensión de la historia evolutiva de los Carnivora, ya que por un lado muchos aspectos funcionales de la biología animal se pueden deducir de esta región y por otro es una zona ideal para enfocar los estudios sobre las relaciones a un nivel taxonómico superior al de familia. Como fue planteado por Turner (1848) originalmente, esta región es conservativa y muestra poca variación por debajo del nivel de familia. Sin embargo, no hay antecedentes de trabajos que hayan analizado la disparidad morfológica del basicráneo dentro de cada familia y en particular en Ursidae.

Actualmente, las relaciones filogenéticas entre úrsidos basadas en morfología se basan en caracteres dentarios, los que para algunos autores podrían ser conservadores y estar reflejando la presencia de plesiomorfias (*e.g.*, Soibelzon, 2002; Trajano & Ferrarezzi, 1994; Soibelzon *et al.*, 2010). Como fue mencionado en el Capítulo I con respecto a la posición sistemática de los tremarctinos, Soibelzon (2002) plantea distintas hipótesis filogenéticas utilizando caracteres craneanos, mandibulares y dentarios. Por lo tanto, la incorporación de otros tipos de caracteres morfológicos, como los del basicráneo, permitirían proponer hipótesis filogenéticas más robustas basadas en morfología (Arnaudo & Rodriguez, 2010; Arnaudo *et al.*, 2014) y de esta manera

contrastar aquellas hipótesis relacionadas con la señal filogenética presente en los caracteres dentarios y craneanos relacionados con la musculatura masticatoria.

En el marco de los objetivos 2 y 3 del presente trabajo de Tesis [“Realizar un estudio cuantitativo de la variabilidad morfológica (intra e interespecífica) de la región auditiva de los Tremarctinae, utilizando como modelo a los Ursidae actuales” y “generar hipótesis filogenéticas de los Tremarctinae a partir de caracteres relevados en la región auditiva. Este objetivo implica, proponer caracteres de la región auditiva que eventualmente presenten señal filogenética”, respectivamente], se analizó la variación morfológica presente en el basicráneo de los Ursidae, mediante el uso de morfometría geométrica.

III.1.1. Filomorfoespacio

La morfología constituye la base para las descripciones sistemáticas (MacLeod, 2002; Cardini & Elton, 2008). Al realizar estudios morfológicos, los organismos primero son agrupados según sus similitudes morfológicas y luego se los compara para realizar así inferencias sobre las relaciones que presentan entre ellos. De esta manera se establecen hipótesis de homología primaria entre los caracteres, que luego son testeadas a través de un análisis filogenético, que opera mediante un algoritmo (*e.g.*, parsimonia). Como resultado aquellos caracteres que son explicados por ancestralidad común (homologías secundarias o sinapomorfías) son a su vez el soporte empírico de los grupos de taxones de la hipótesis filogenética resultante (topología del árbol filogenético). Así, el análisis morfológico comparativo resulta crucial en el estudio de la filogenia, tanto en organismos actuales como extintos (MacLeod, 2002; Cardini & Elton, 2008). Los análisis filogenéticos permiten reconstruir la historia de las especies y proponer cuáles y de qué forma actuaron los mecanismos de la evolución sobre ellas (*e.g.*, evolución de caracteres). Entre otras cosas, esto permite comprender mejor porqué existen grupos taxonómicos más diversos que otros, cómo han evolucionado los rasgos

morfológicos de las especies, y cuáles de ellos son responsables de la diversificación (Paradis, 2012),

Una forma de visualizar y determinar cómo es la historia filogenética del cambio de las formas que ocurren a lo largo de un linaje es a través de la señal filogenética (Sidlauskas, 2008). La morfometría geométrica es una herramienta poderosa que permite traducir la forma en una serie de variables (landmarks) a partir de los cuales es posible analizar y estimar la magnitud de la señal filogenética presente en los datos morfológicos (Cardini y Elton, 2008). A partir de las variables de forma se construye un morfoespacio multivariado, donde se distribuyen los taxones bajo estudio y sobre el cual se puede proyectar la filogenia del grupo (filomorfoespacio). Éste método permite “mapear” la historia filogenética de la diversificación morfológica de un clado e inferir la magnitud y dirección del cambio de la forma a lo largo de cualquier rama de la filogenia (Sidlauskas, 2008). La ventaja de este enfoque es que proporciona pantallas gráficas que permiten visualizar, a partir de la forma de taxones terminales, la manera que en los clados se han diversificados y dispersado a través del espacio de las variables morfométricas (Klingenberg & Ekau, 1996; Linde *et al.*, 2004; Sidlauskas, 2008; Monteiro & Nogueira, 2011; Brusatte *et al.*, 2012; Klingenberg *et al.*, 2012; Meloro & Jones, 2012; Chamero *et al.*, 2013; Klingenberg & Marugán-Lobón, 2013).

La señal filogenética estará presente y/o será mayor en los datos morfométricos si taxones relacionados cercanamente son más similares entre sí (menor distancia filogenética y menor distancia morfológica), que entre aquellos taxones con los que están menos relacionados filogenéticamente (Macholán, 2006). Mientras que estará ausente y/o será menor en aquellos grupos con menor distancia morfológica pero con mayor distancia filogenética, esto es: grupo de taxones en los que ocurren mayor cantidad de procesos que conducen a la homoplasia, tales como las inversiones, evolución paralela, y convergencia.

Si bien el objetivo de esta tesis doctoral no fue realizar un estudio filogenético de los Ursidae, en función de los objetivos planteados en este capítulo se abordó un estudio de disparidad morfológica a modo de explorar la señal filogenética presente en el basicráneo de este grupo. Plotear la forma del basicráneo de las especies de Ursidae

estudiadas en el filomorfoespacio constituye un primer aporte para tratar de entender como fueron evolucionando éstos y sus rasgos de la región basicraneana. Es importante aclarar que este análisis debe ser extendido a las demás regiones que comprenden el oído (región auditiva, media e interna) y completado con un estudio de métodos comparativos más exhaustivo, en donde además se analicen los “residuos” morfológicos resultantes del análisis, esto es la disparidad no explicada por ancestralidad común.

|

III.2 MATERIALES Y MÉTODOS

III.2.1 Materiales

Los materiales utilizados en el presente capítulo se encuentran listados en la Tabla 1 del Tomo II.

III.2.2 Métodos:

III.2.2.1 Análisis morfogeométrico

Se realizó un estudio de morfometría geométrica del basicráneo de úrsidos en 2 dimensiones (Tabla 2). Se utilizaron fotos de cráneos de Ursidae en vista ventral. Se incluyeron 12 individuos (7 hembras y 5 machos) de la subfamilia Tremarctinae, 108 Ursinae (54 hembras y 54 machos) y 9 Ailuropodinae (8 machos y una hembra). Con el objetivo de aumentar el tamaño de la muestra, se adicionaron individuos no sexados (11 de Tremarctinae, 23 de Ursinae y 2 de Ailuropodinae; véase más adelante). El número dispar de individuos por subfamilias se debió a la disponibilidad del material. La mayoría de los individuos se encuentran sexados y con procedencia geográfica (Tabla 3).

Las fotografías fueron tomadas con una cámara Lumix Panasonic DMC-ZS10, la cual se orientó de forma paralela al plano horizontal del basicráneo y se mantuvo fija con un estativo. En cada fotografía se dispuso una escala paralela al eje longitudinal del cráneo. Para la descripción de dicha región se seleccionaron 22 landmarks (Fig. III.1) con homologías de tipo I y II (Bookstein, 1991). Los landmarks de tipo I, también llamados tradicionales o anatómicos, son puntos matemáticos cuya homología de un individuo a otro es respaldada por una sólida evidencia o significación biológica, la intersección de suturas craneanas o como un patrón local de yuxtaposición de tejidos,

mientras que los landmarks de tipo II, son puntos matemáticos cuya supuesta homología de un individuo a otro es respaldada únicamente por la geometría y no por evidencia anatómica, es decir que los landmarks de este tipo son definidos por una estructura biológica que está en una región determinada pero que ocupa un área que es mayor a dicho punto. La definición de estos landmarks usualmente incluye una posición de referencia (centroide o ápice) que se corresponde mejor con un lugar en el rasgo y que lo representa como un punto (Dryden y Mardia, 1998; Zelditch *et al.*, 2004). Los landmarks fueron digitalizados con el software tpsUtil (Rohlf, 2013) y tpsdig2 (Rohlf, 2010) y luego las configuraciones fueron exportadas al software MorphoJ 1.05f (Klingenberg, 2011) donde se realizó el Análisis Generalizado de Procrustes (AGP). Este procedimiento minimiza la suma de las distancias al cuadrado de los landmarks homólogos mediante las transformaciones de traslación, rotación y escalación a un tamaño de centroide unitario. En los análisis de morfometría geométrica, la componente de tamaño en la escala geométrica se elimina durante el AGP, mientras que la componente alométrica no. Para evaluar el cambio de forma alométrico, se realizó una regresión de las coordenadas de landmarks alineadas para cada especie contra el logaritmo en base 10 del tamaño del centroide (como estimador de tamaño).

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

Con el fin de detectar patrones comunes de cambio de forma entre especies se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP). Para este análisis se tuvieron en

cuenta las siguientes variables: subfamilia (Ailuropodinae N= 11; Tremarctinae N=23, Ursinae= 131), ubicación (América del Sur N= 19, América del Norte N= 87, Asia N= 58) y sexo (véase más arriba).

III.2.2.2 Filomorfoespacio

Para plotear la filogenia sobre el morfoespacio obtenido a partir del ACP se utilizó el programa MorphoJ 1.6d (Klingenberg, 2011). La filogenia usada en este análisis fue un súper árbol reconstruido a partir de dos fuentes (morfológica y molecular) (Fig. III.2). Debido a la falta de filogenias que incluyan Ursidae fósiles (especialmente Tremarctinae), se usó la filogenia propuesta por Soibelzon (2002), basada en caracteres morfológicos, para el resto de los taxones (principalmente formas actuales), se utilizó la filogenia propuesta por Krause *et al.* (2008), basada en caracteres moleculares. El súper árbol se construyó con el software Mezquite 3.10 (<http://mesquiteproject.org>), luego se lo exportó en formato Nexus para poder importarlo en MorphoJ. Los scores de forma se obtuvieron a partir del estudio de morfometría geometría detallado anteriormente.

Las especies se acomodan en el morfoespacio según su similitud morfológica; cuanto más similares son las especies, más corta es la distancia en el espacio entre ellas. Este análisis se llevó a cabo ploteando la filogenia sobre el componente principal (CP1) y el CP2, que son los que explicaron la variación de la forma con el mayor porcentaje (más del 60% entre los dos). El CP3 no fue tenido en cuenta porque explica la variación en un 7,9 %. Para testear la presencia de señal filogenética en la muestra, se usó un test de permutación que simula hipótesis nula. Ésta es que no hay señal filogenética cambiando al azar las formas entre los nodos terminales de la filogenia (Klingenberg & Gidaszewski, 2010). Este test se corrió con 10.000 rounds de permutación por test (Klingenberg, 2013). Como la filogenia fue ensamblada las longitudes de rama no están disponibles, por lo que se usó el método de squared-change parsimony no pesados (Maddison, 1991).

Para determinar la variación de la forma dentro del género *Arctotherium* se mapeó la filogenia sobre los valores de Procrustes. Este análisis también se realizó con el software MorphoJ 1.6d (Klingenberg, 2011).

III.3 RESULTADOS

III.3.1 Análisis morfogeométrico

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

En el análisis de componentes principales (Fig. III.3) los dos primeros componentes explican la mayor variación de forma. El primer componente explica el 48,33% de la varianza, mientras que el segundo el 15,52% de la misma.

A lo largo del primer componente, los individuos ubicados en los valores negativos (Fig. III.4A) tienen cráneos con cóndilos occipitales (*condylus occipitalis*) más robustos y más posteriores; el borde dorsal del *foramen magnum* es más posterior; los *processus mastoideus* son más angostos; el *foramen postglenoideum* y el contacto más lateral entre timpánico-escamoso y timpánico-*processus mastoideus* son más antero-mediales; el contacto timpánico-basioccipital (*pars basilaris* del *os occipitale*)-basiesfenoides, la sutura timpánico-*processus paraoccipitalis*, la sutura timpánico-basioccipital, el *processus paraoccipitalis* y el contacto basioccipital-basiesfenoides en la línea media varían muy poco. En los valores positivos (Fig. III.4B) se observa que los cráneos tienen cóndilos occipitales más cortos antero-posteriormente; el borde dorsal del *foramen magnum* es más anterior; los *processus mastoideus* más anchos; el *foramen postglenoideum* y el contacto más lateral entre timpánico-escamoso y timpánico-*processus mastoideus* están ubicados más postero-lateralmente; el contacto timpánico-basioccipital-basiesfenoides es más medial; la sutura timpánico-*processus paraoccipitalis* está ubicada más póstero-lateralmente; la sutura timpánico-basioccipital es más antero-medial; y el *processus paraoccipitalis* y el contacto basioccipital-basiesfenoides en la línea media prácticamente no varían.

A lo largo del segundo componente, en los valores negativos (Fig. III.4C), vemos que los cóndilos occipitales son más ensanchados lateralmente; el borde dorsal del *foramen magnum* se ubica más anteriormente; los *processus mastoideus* y el contacto más lateral entre timpánico-escamoso y timpánico- *processus mastoideus* se encuentran más postero-medialmente; el *foramen postglenoideum* es más postero-lateral; el contacto basioccipital-basiesfenoides en la línea media es apenas más anterior; el contacto timpánico-basioccipital-basiesfenoides, la sutura timpánico-*processus paraoccipitalis*, la sutura timpánico-basioccipital y el *processus paraoccipitalis* se localizan antero-lateralmente, dando como resultado una expansión general del basioccipital. En los valores positivos de este componente (Fig. III.4D) se observa que los cráneos presentan una reducción de los cóndilos occipitales; el borde dorsal del *foramen magnum* es más posterior; el *processus mastoideus* es más antero-lateral; el contacto más lateral entre timpánico-escamoso y timpánico- *processus mastoideus* se dispone más antero-lateralmente; el *foramen postglenoideum* se localiza más antero-medialmente; el contacto basioccipital-basiesfenoides en la línea media es apenas más posterior; el contacto timpánico-basioccipital-basiesfenoides y el *processus paraoccipitalis* se ubican más medialmente; y la sutura timpánico-basioccipital y la timpánico-*procesus paraoccipitalis* se ubican más postero-medialmente, dando como resultado una reducción del basioccipital.

A lo largo del primer componente (Fig. III.3) se observa una clara separación entre dos grupos. Uno de ellos se ubica en el rango de valores que va desde -0,15 hasta 0,10 y el otro va desde 0,10 hasta 0,22 aproximadamente. El grupo que se encuentra por encima de los valores de 0,10 está conformado únicamente por *Ailuropoda melanoleuca*. Esta es la única especie que permanece completamente separada del resto de la muestra. En el otro grupo se hallan el resto de las especies de úrsidos pero se distingue un ordenamiento de éstas, desde los valores negativos hacia los positivos del CP1. La mayoría de los ejemplares de las especies pertenecientes a la subfamilia Ursinae (*Melursus ursinus*, *Ursus arctos*, *U. maritimus* y *U. americanus*) se encuentran distribuidas alrededor del 0 y hacia los valores negativos, mientras que alrededor del 0 y hacia los valores positivos encontramos a *U. thibetanus*, *Helarctos malayanus* y a los ejemplares de la subfamilia Tremarctinae analizados en el presente estudio

(*Arctotherium angustidens*, *A. vetustum*, *A. tarijense*, *A. wingei*, *Arctodus simus*, *Tremarctos floridanus* y *T. ornatus*).

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

Con respecto a la procedencia geográfica (Fig. III.5), los ejemplares del hemisferio sur se encuentran agrupados en los valores positivos del primer componente y en los negativos del segundo componente. En los valores que van de -0,15 a 0,05 del CP1, encontramos a la mayoría de los úrsidos del hemisferio norte (*e.g.*, norteamericanos) como *U. arctos*, *U. americanus* y *U. maritimus*, mientras que éstas están dispersas en el CP2. Las especies asiáticas se encuentran dispersas a lo largo de los dos componentes.

No se observaron agrupamientos en relación al sexo.

La variación de forma asociada al tamaño es mínima y se representa en la Figura III.6. El tamaño explicó el 3,99% de la variación de la forma ($p < 0,0003$).

III.3.2 Filomorfoespacio

A partir de la construcción del filomorfoespacio basado en las variables de forma del basicráneo de los Ursidae se obtuvieron los siguientes resultados: la longitud del árbol es de 0,03277996 (en unidades de distancia de Procrustes) y la señal filogenética es fuerte ($p = 0,0005$, $p < 0,01$). El test de permutación dió un resultado significativo, lo que indica que existe una estructura filogenética en los datos. La hipótesis nula del test es la ausencia total de señal filogenética, y el rechazo de la hipótesis nula por lo tanto implica que hay cierto grado de estructura de acuerdo a la filogenia.

La presencia de señal filogenética no solo está dada por el valor de p (que es significativo), sino también por la forma en que las especies se agrupan en el morfoespacio concordando con la distribución que presentan según sus relaciones filogenéticas, al menos en su macro taxonomía. De esta manera las tres subfamilias de Ursidae pueden ser identificadas en el morfoespacio (Fig. III.7); los resultados que se observan en el gráfico del análisis del filomorfoespacio (Fig. III.7) son consistentes con los resultados obtenidos en el ACP. El clado Ailuropodinae, que fue el primero en divergir (Krause *et al.*, 2008), presenta la forma de basicráneo más diferente. Por su parte los Tremarctinae y los Ursinae se encuentran formando dos “clusters” separados uno de otro en el filomorfoespacio.

Dentro de los Tremarctinae, el clado formado por *Tremarctos floridanus* y *T. ornatus* es el que presenta más proximidad entre sí. (Fig. III.7). Por otra parte, las especies de *Arctotherium* se encuentran más dispersas en el cluster Tremarctinae; se observa que *A. tarijense*, *A. vetustum*, *A. wingei* y *A. angustidens* se disponen (en ese orden) en el morfoespacio sobre una línea recta; mostrando una posible tendencia dentro del clado que desde *A. tarijense* hasta *A. angustidens*, estaría dada por una expansión lateral de los *processus mastoideus*, un acortamiento de la región posterior del cráneo, un desplazamiento en sentido postero-lateral del *foramen jugulare* y un desplazamiento en sentido postero-medial del *foramen lacerum* (Fig. III.8). Dentro este cluster, llamativamente *A. tarijense* se encuentre ubicada en el extremo opuesto al de su especie hermana *A. angustidens*. Por su parte, *A. vetustum* y *A. wingei* se encuentran ubicadas en la región media de esta “recta” compartiendo prácticamente el mismo morfoespacio.

Las especies de *Tremarctos* y *A. tarijense* se encuentran ubicadas muy próximas en el filomorfoespacio. Por otro lado se observa que *Arctodus simus* y *A. angustidens* están muy cercanas en el morfoespacio, por lo tanto su basicráneo presenta similitudes morfológicas.

Las especies de la subfamilia Ursinae se encuentran más dispersas en su cluster en el morfoespacio, mostrando en comparación con las de Tremarctinae, una mayor disparidad en el basicráneo. Las especies que componen la subfamilia Tremarctinae

presentan basicráneos mas similares entre si y por lo tanto se encuentran mas agrupadas entre si en el morfoespacio.

III.4 DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos a partir del estudio morfogeométrico de la región del basicráneo analizada en este trabajo de Tesis Doctoral permiten proponer que los úrsidos se separan en tres grupos principales (Fig. III.3). Los Ailuropodinae (que son los primeros en divergir de acuerdo a las filogenias calibradas, Krause *et al.*, 2008; Fig. I.9) se separan claramente del resto de los Ursidae especialmente a lo largo CP1; esto se ve reflejado en la morfología general del basicráneo, el cual en los ailuropodinos es más ancho y acortado antero-posteriormente (Fig. III.3). Esto coincide con lo expresado por O'Brien *et al.*, (1985), Nash *et al.* (1998), Krause *et al.* (2008) y Juárez Casillas & Varas (2011) que en base a estudios moleculares determinaron que la divergencia inicial dentro de la familia Ursidae involucró primero a la subfamilia Ailuropodinae (Mioceno temprano; Fig. I.9) y posteriormente la separación de la subfamilia Tremarctinae y Ursinae (Mioceno medio; Fig. I.9) (Krause *et al.*, 2008).

El hecho de que en el morfoespacio la mayoría de los ejemplares de Tremarctinae (excepto tres) se encuentren ubicados muy próximos entre sí y en los valores negativos del segundo componente, mientras que los Ursinae se distribuyan a lo largo de todo este eje, podría estar indicando que los últimos poseen mayor disparidad en el basicráneo, mientras que la morfología de esta región es más conservadora en los Tremarctinae (véase más abajo la discusión de los resultados del análisis del filomorfoespacio).

Por otra parte, en este análisis no se observó ningún agrupamiento respecto al sexo de los individuos, aunque es bien conocido el enorme dimorfismo sexual en tamaño y algunos aspectos morfológicos del cráneo (*e.g.*, desarrollo de las crestas sagital, lambdoidea y arcos cigomáticos) que presentan los Ursidae (Herrero, 1972; Pasitschniak, 1993; Soibelzon, 2002; Soibelzon & Tarantini, 2009).

Si bien no se descarta que posibles aspectos morfo-funcionales podrían estar involucrados en la disparidad detectada, la disposición de las especies en el morfoespacio se corresponde con los agrupamientos en subfamilia, reflejando un patrón filogenético.

El análisis del basicráneo en el filomorfoespacio corrobora, entonces, los agrupamientos de las especies en subfamilias. La presencia de señal filogenética en la muestra fue significativa (Fig. III.7).

En el cluster Ursinae se observa una mayor dispersión en comparación con el cluster Tremarctinae. Esta mayor disparidad quizás pueda ser explicada por la extensa distribución geográfica de los Ursinae, que a lo largo de su historia evolutiva involucro América del Norte, Eurasia y norte de África. Una amplia distribución geográfica favorece la ocurrencia de eventos vicariantes, y por lo tanto la cladogénesis responsable de la diversificación morfológica y taxonómica del grupo. En contraposición, los Tremarctinae (distribuidos únicamente en América) muestran una mayor homogeneidad morfológica en la región del basicráneo, ubicándose las especies en un espacio morfológico más acotado.

Dentro del cluster Tremarctinae se observa una tendencia morfológica evidenciada por la disposición de las especies alrededor de una recta (Fig. III.7); esta involucra la expansión lateral de los *processus mastoideus*, el acortamiento de la región posterior del cráneo, el desplazamiento del *foramen jugulare* y del *foramen lacerum*. No es sorprendente que *A. tarijense* se encuentre ubicada en el morfoespacio en el otro extremo de su especie hermana *A. angustidens* ya que, de acuerdo a la hipótesis filogenética de Soibelzon (2002) ambas especies forman un clado, siendo *A. angustidens* especie hermana del clado que incluye *A. tarijense* y coincidiendo con la secuencia temporal observada en el registro fósil (*i.e.*, *A. angustidens* es la especie más antigua del género y *A. tarijense* junto a *A. wingei* las más modernas).

Como se dijo más arriba, las especies de *Tremarctos* y *A. tarijense* se encuentran ubicadas muy próximas en el morfoespacio; esto es consistente con la novedosa hipótesis filogenética de Mitchell *et al.* (2016) quienes, a base de datos moleculares, sostienen que *Tremarctos* y *Arctotherium* (particularmente *A. tarijense*; vale aclarar que si bien Mitchell *et al.*, 2016 identifican la muestra como perteneciente a *Arctotherium* sp., Soibelzon, 2004 la identificó con *A. tarijense*) forman un clado que es el grupo hermano de *Arctodus*, contrariamente a lo que indicaban las hipótesis filogenéticas previas, basadas en morfología craneodentaria (*e.g.*, Trajano & Ferrarezzi, 1994; Perea

& Ubilla, 1998 y Soibelzon, 2002) en las que *Arctodus* y *Arctotherium* conformaban un clado (denominado “osos de rostro corto” *sensu* Soibelzon, 2002) que resultaba hermano de *Tremarctos* y *Plionarctos*. En este sentido, estas hipótesis filogenéticas deberían ser testeados en el marco de un análisis filogenético de evidencia total que incluya caracteres del basicráneo, especialmente aquellos relacionados con la expansión del processus mastoideus, el acortamiento de la región posterior del cráneo, y la posición de los forámenes basicraneanos antes descriptos.

En cuanto a la proximidad de *Arctodus simus* y *A. angustidens* en el morfoespacio, dada por las similitudes de su basicráneo, podemos especular que estas dos especies presentarían convergencias morfológicas en esa región. En este sentido, es interesante notar que Soibelzon (2002) había señalado que estas dos especies compartían al menos siete caracteres homoplásicos y además *Arctodus simus* con *Arctotherium* compartían al menos dos más, mientras que la monofilia del clado *Arctotherium* + *Arctodus* estaba soportada solo por tres sinapomorfías.

Capítulo IV

Paleobiología

IV.1 INTRODUCCIÓN

La morfología final de un organismo es el resultado de la interacción entre la ontogenia y el ambiente. Esta relación no puede ser completamente entendida si no se examinan los efectos de estas dos variables sobre los organismos. Así mismo, la variación morfológica no solo puede depender de causas genéticas, sino que también la variación observada se puede producir como respuesta a variables ambientales (Gishlick, 2008). Un objetivo importante de los estudios evolutivos es entender mejor cuan complejas son las morfologías relacionadas a las diferentes funciones y comportamientos en las que están involucradas. Es por esto que el estudio morfológico de algunas estructuras anatómicas, como en este caso el oído de los mamíferos, nos puede dar información acerca del ambiente en que ellos viven o vivían en el pasado y por lo tanto constituye una herramienta importante en paleobiología.

IV.1.1 Oído Interno

A pesar de que los tejidos blandos en general, y aquellos relacionados al oído en particular, no se preservan en los ejemplares fósiles, es posible estudiar estas estructuras reconstruyéndolas a partir de su correlato óseo, como recesos y cavidades que estos ocupan. Tal como fue mencionado en el Capítulo II del presente Trabajo de Tesis, los elementos del oído interno en mamíferos están contenidos dentro de la *pars petrosa* del *os temporale*. Este incluye órganos blandos como la *cochlea*, el *sacculus*, el *utrículus* y los *canalis semicircularis* (contenidos en el laberinto óseo). La *cochlea* es el principal órgano auditivo mientras que las otras estructuras están asociadas a la orientación espacial y el balance del cuerpo (Macrini *et al.*, 2010).

La función más estudiada del sistema de *canalis semicircularis* es la contribución a la estabilización de la vista durante la locomoción (Spoor & Zonneveld, 1998; Spoor, 2003; Spoor *et al.*, 2007). El sistema de *canalis semicircularis* detecta las rotaciones angulares de la cabeza a medida que el animal se mueve en su ambiente, contribuyendo

a la coordinación de la postura y los movimientos del cuerpo durante las actividades locomotoras. Los *canalis semicircularis* contienen un fluido, la *endolympha*, cuyo movimiento producido por las rotaciones de la cabeza activa las células nerviosas ciliadas localizadas en las *ampullae* en la base de cada *canalis*, junto a los otolitos, que detectan movimientos lineales y gravitatorios. Estas señales mecánicas son traducidas en señales eléctricas, generando un flujo de información que viaja por el *N. vestibulocochlearis* (N. VIII) hasta el encéfalo (*e.g.*, *cerebellum*). Aquí se combina también la información proveniente del sistema propioceptivo y los cambios en las imágenes retinales que ocurren durante el movimiento, y constituyen la clave para medir distancias así como detectar la posición del cuerpo. En consecuencia se generan las respuestas motoras necesarias para llevar a cabo la estabilización de la visión y la postura (Grohé *et al.*, 2016). El mecanismo por el cual se produce la estabilización de la visión (a partir de la información proveniente de los *canalis semicircularis*) se conoce como reflejo vestibulo-ocular y es el que permite que se enfoque la vista, evitando la visión borrosa durante el movimiento. El reflejo vestibulo-ocular, por otra parte, es el mecanismo que permite tanto la estabilización del cuello como del cuerpo (también a partir de la información proveniente de los *canalis semicircularis*; Spoor & Zonneveld, 1998). En suma, si bien los *canalis semicircularis* contribuyen en gran medida al control de la postura y la locomoción, no actúan solos sino en conjunto con la información vestibular, visual y propioceptiva.

Spoor & Zonneveld (1998) establecieron que existe una correlación entre los patrones locomotores en Primates y el tamaño de los *canalis semicircularis*, medido en radio de curvatura, y que esta relación podría ser utilizada como una herramienta para estimar el comportamiento locomotor en taxones extintos estrechamente vinculados filogenéticamente, independientemente de aquellos inferidos a partir del esqueleto postcraniano (véase Graf & Vidal, 1996; Spoor & Zonneveld, 1998; Spoor *et al.*, 2007; Yang & Hullah, 2007; Walker *et al.*, 2008; Silcox *et al.*, 2009; Ryan *et al.*, 2012). En base a esto, Spoor *et al.* (2007) y Silcox *et al.* (2009) llevaron a cabo estudios sobre los *canalis semicircularis* de distintas especies de mamíferos y concluyeron que aquellas especies cuya locomoción está caracterizada por aceleraciones frecuentes y de gran magnitud (*e.g.*, saltadores) presentan típicamente *canalis* de mayor tamaño en relación a

su tamaño corporal que aquellas especies de igual tamaño que presentan una locomoción caracterizada por aceleraciones de menor magnitud y menos frecuentes (*e.g.*, arborícolas no saltadores) e incluso de movimientos más lentos (*e.g.*, loris, lémures y perezosos). Por otro lado, determinaron que los animales de movimientos lentos presentan *canalis semicircularis* mucho más pequeños que los esperados para su masa corporal (Silcox *et al.*, 2009). Esta información ha permitido realizar predicciones acerca de la agilidad relativa basadas en la masa corporal y el radio de curvatura de los *canalis semicircularis* (Macrini *et al.*, 2010; Billet *et al.*, 2013).

Algunos autores (*e.g.*, Cummins, 1925; Spoor & Zonneveld, 1998; Witmer *et al.*, 2003; Stokstad, 2004; Callabrese & Hullar, 2006; Hullar & Williams, 2006) relacionaron también el tamaño relativo de los *canalis semicircularis* (radio de curvatura o largo del *canalis*) entre sí con diferentes hábitos locomotores. A partir de estudios realizados en grandes primates (Spoor & Zonneveld, 1998) y en marsupiales diprotodontidos y roedores (Hullar & Williams, 2006; Schmelzle *et al.*, 2007) observaron que el tamaño relativo de los *canalis semicircularis* anterior y posterior está relacionado a una locomoción cuadrúpeda o bípeda. Es característico de especies bípedas que el *canalis semicircularis* anterior presente una altura mayor al *canalis semicircularis* posterior; mientras que en las cuadrúpedas la altura de los dos *canalis* es similar. En mamíferos, el *canalis semicircularis* lateral también refleja un tipo particular de locomoción encontrándose más desarrollado en aquellas especies arborícolas, acuáticas, aéreas y saltadoras (Schmelzle *et al.*, 2007; Spoor *et al.*, 2007; Cox & Jeffery, 2010; Ekdale, 2013).

También se demostró que el tamaño del oído interno, en particular el radio de curvatura de los *canalis semicircularis*, presenta alometría negativa con respecto a la masa corporal (esto es, animales más pequeños tienen *canalis* relativamente más grandes a lo esperado; Ryan *et al.*, 2012)

Otros análisis que se pueden realizar con base en la anatomía del oído interno en mamíferos, son aquellos que relacionan el tamaño de los *canalis semicircularis* con la orientación de éstos en el espacio. Tradicionalmente, el modelo canónico de orientación de los *canalis semicircularis* en mamíferos describe a los *canalis* ipsilaterales (del

mismo lado) dispuestos en planos ortogonales (*i.e.* ortogonalidad) y los *canalis* verticales (anterior y posterior) formando un ángulo de casi 45° con el plano sagital (*e.g.*, Romer & Parsons, 1977; Anson & Donaldson, 1981; Spoor & Zonneveld, 1998). Este modelo también sostiene que los correspondientes pares de *canalis*, izquierdos y derechos (contralaterales), tienen ángulos equivalentes (*i.e.* presentan simetría angular) y que los pares de *canalis* contralaterales sinérgicos (*i.e.* anterior derecho *versus* posterior izquierdo; anterior izquierdo *versus* posterior derecho) ocupan planos paralelos (*i.e.*, presentan coplanaridad) (Spoor & Zonneveld, 1998; Berlin *et al.*, 2013).

Sin embargo, las especies de mamíferos divergen substancialmente de este modelo, y la ortogonalidad, así como la coplanaridad y la simetría angular en general no se cumplen (Ezure & Graf, 1984; Curthoys *et al.*, 1985; Blanks *et al.*, 1985; Dickman, 1996; Malinzak *et al.*, 2012; Berlin *et al.*, 2013). De todos modos, se postula que aquellas especies de mamíferos que presentan *canalis semicircularis* más ortogonales tienden a presentar una sensibilidad vestibular media más alta que aquellas especies que presentan *canalis semicircularis* menos ortogonales (Berlin *et al.*, 2013).

Estudios previos del laberinto vestibular en mamíferos mostraron desviaciones significativas de la ortogonalidad entre los planos de los *canalis semicircularis* en varias especies (Curthoys *et al.*, 1972; Ezure & Graf, 1984; Blanks *et al.*, 1985; Dickman, 1996). Una consecuencia de esta disposición de los *canalis* es que cuando la cabeza se mueve en la dirección del plano de máxima sensibilidad de un *canalis* determinado, puede estimular tanto a ese *canalis* como también otros *canalis semicircularis*. Los *canalis semicircularis* se estimulan en determinadas direcciones relacionadas a su orientación en el espacio, más que en otras. La orientación de los *canalis* ha sido usada para sugerir que los animales son más propensos a moverse en determinadas direcciones que en otras (Hullar & Williams, 2006)

Los estudios realizados sobre la configuración de la *cochlea* para inferir la capacidad auditiva requieren de una observación detallada de las estructuras anatómicas (Macrini *et al.*, 2010; Orliac *et al.*, 2012; Billet *et al.*, 2013; Rodrigues *et al.*, 2013; Ekdale, 2013). El largo de la *cochlea* medido en vueltas de la espira, así como el largo del *modiolus* (y por lo tanto de las *laminas spiralis ossea* y *laminas spiralis ossea*

secundaria), se utilizan como parámetros para medir el tipo y calidad de sonido que un mamífero percibe (Wever *et al.* 1971; Fleischer, 1973; Ramprashad *et al.* 1979; Fleischer, 1976; Ekdale & Racicot, 2015). Del mismo modo el diámetro de la ventana vestibuli es un estimador del tamaño del stapes y por lo tanto de la sensibilidad del sistema auditivo de un mamífero (Rosowski, 1994; Hemilä *et al.*, 1995; Nummela 1995; Huang *et al.*, 2002). Estos estudios anatómicos están condicionados por la posibilidad de realizar observaciones muy detalladas sobre los materiales. En el caso de las reconstrucciones digitales 3D de ejemplares fósiles, estos análisis requieren del uso de microtomografías y de un hardware adecuado para operar con software específico. Lamentablemente durante la realización de este trabajo de Tesis Doctoral no se contó con acceso a este tipo de equipamiento. Los tomógrafos clínicos, utilizados en este trabajo, no llegan a obtener la resolución necesaria para registrar la morfología detallada de estructuras pequeñas, como la *cochlea* o sus partes internas (*e.g.*, longitud exacta del *ductus cochlearis*, largo de la *lamina spiralis ossea* y de la *lamina spiralis ossea* secundaria, región del *modiolus* donde se aloja el *ganglion spiralis cochleae*).

IV.1.2 Oído medio

La *bulla tympanica* es un componente funcional muy importante de la región auditiva (Novacek, 1993). Según Moore (1981) en los mamíferos hay una relación causal entre una *bulla tympanica* grande y los ambientes abiertos, especialmente los áridos (Gishlick, 2008). La *bulla tympanica*, especialmente cuando es globosa o inflada, aísla una gran cantidad de volumen de aire en la cavidad del oído medio y los tejidos circundantes. Debido a que hay una relación inversa entre el volumen del oído medio y la impedancia acústica (*i.e.*, resistencia que opone un medio a las ondas que se propagan) y por lo tanto, es equivalente a la impedancia eléctrica, una cavidad del oído medio más grande debería mejorar la respuesta a frecuencias de onda bajas (Webster & Webster, 1975; Novacek, 1993). Esto implica que a mayor cantidad de aire la resistencia es menor, por lo tanto los sonidos de baja frecuencia (y que vibran más

lento) pueden ser amplificadas correctamente en el oído medio. De forma contraria, la rigidez del aire en una *bulla tympanica* pequeña atenuaría los sonidos de bajas frecuencias. La sensibilidad a los sonidos de baja frecuencia en el oído medio está controlada por la rigidez y ésta a su vez es controlada parcialmente por el volumen del oído medio, por lo que oídos medios con grandes volúmenes de aire son menos rígidos que oídos medios relativamente más pequeños. Mamíferos más pequeños tienden a tener oídos medios más pequeños, y por lo tanto más rígidos que mamíferos más grandes (Rosowski, 1994).

Varios grupos de mamíferos, (*e.g.*, roedores, algunos mustélidos, canidos, félidos, vivérridos y las hienas) presentan cavidades del oído medio más grandes en relación con su tamaño. Varios autores coinciden en que esta característica les conferiría una mayor sensibilidad a sonidos de baja frecuencia, por debajo de los 2000 Hz (*e.g.*, Hunt, 1974; Webster & Webster, 1975; Huang, 2002). Como éstos sonidos tienden a viajar mucho mejor en ambientes abiertos y áridos que los sonidos de alta frecuencia (Huang, 2002), aquellas especies con oídos más grandes son frecuentemente observadas habitando ambientes áridos y abiertos (Webster, 1962; Huang, 2002). Sin embargo, según otros autores (Novacek, 1977; MacPhee, 1981), aquellos mamíferos que presentan una *bulla tympanica* grande no necesariamente tienen una sensibilidad mayor a sonidos de baja frecuencia que aquellos con *bullas tympanicas* más pequeñas, sino que hay que tener en cuenta otra serie de características, como la forma de la cavidad, la rigidez de la *membrana tympanica* y el diseño de los ligamentos y músculos, que también están influyendo en la impedancia acústica del sistema del oído medio (Novacek, 1993). Por otra parte, la presencia de *septa* y recesos en la *bulla tympanica* también contribuyen al funcionamiento eficaz general de la cavidad a bajas frecuencias, ya que el sonido resulta en la combinación de sus dos volúmenes (las dos subcavidades se acoplan acústicamente). Aquellas especies que escuchan frecuencias más elevadas presentan una cavidad desacoplada y la impedancia es producida por la cavidad misma, obteniéndose como resultado una reducción de la efectividad (Mason, 2016).

Correlaciones positivas entre el tamaño de la *bulla tympanica* y los ambientes áridos también fueron observadas en carnívoros. Hunt (1974) notó que había una

correlación entre las *bullas tympanicas* infladas y grupos de especies que habitaban ambientes áridos y abiertos; y sugirió que el desarrollo de una *bulla tympanica* de estas características surgió como una “adaptación a escuchar mejor” en ambientes áridos. Sin embargo, esto no se verifica en todos los grupos, ya que por ejemplo los Procyonidae presentan el oído medio inflado y habitan ambientes cerrados y mayormente húmedos.

IV.1.3 Abreviaturas

Las abreviaturas utilizadas en este capítulo se encuentran enunciadas en el Capítulo IV del Tomo II

IV.2 MATERIALES Y MÉTODOS

IV.2.1 Materiales

Los ejemplares que fueron tomografiados, a partir de los cuales se realizaron reconstrucciones 3D y posteriores inferencias tanto del oído medio como interno se encuentran en la Tabla 1 del Tomo II.

IV.2.2 Métodos

IV.2.2.1. Oído interno

III.2.2.1.1 Mediciones

Las medidas lineales del oído interno se obtuvieron directamente a partir del modelo 3D usando MeshLab 1.3.4 (<http://meshlab.sourceforge.net>), siguiendo a Schmelzle *et al.*, (2007). Para tomar las medidas de los *canalis semicircularis* anterior y posterior (CSA y CSP, respectivamente) en el modelo 3D, se orientó el *canalis semicircularis* lateral (CSL) en el plano horizontal; para obtener medidas del CSL se orientó el canal CSA horizontalmente (Schmelzle *et al.*, 2007; Spoor *et al.*, 2007; Macrini *et al.*, 2010; Billet *et al.*, 2013). La altura de los *canalis semicircularis* (CS) se define como la mayor distancia del arco desde el *vestibulum* y, el ancho es perpendicular a la altura, independientemente de la orientación del *canalis* en el cráneo (Spoor & Zonneveld, 1998). Para esto, se midió el largo del arco (descrito por *canalis semicircularis*) desde el borde interno de los *canalis* (Schmelzle *et al.*, 2007) hacia el *vestibulum* en la zona donde la longitud era mayor y el ancho del arco fue tomado perpendicularmente a esta medida. Para cada espécimen se midieron los tres *canalis*,

tanto en el oído interno derecho como en el izquierdo (cuando fue posible reconstruir los dos), cada medida fue tomada tres veces y luego se calculó el valor promedio. El radio de curvatura (R) de cada *canalis* fue calculado usando la siguiente ecuación: $(0,5[l + a]/2)$ donde l = es el largo (length) del *canalis* y w = es el ancho (width) del *canalis* (Speer & Zonneveld, 1998) (Fig. IV.1, véase Tabla 4).

IV.2.2.1.2 Agilidad locomotora

En relación a la locomoción de los Tremarctinae, se calculó índice de agilidad locomotora (AGIL) y se realizó un análisis del movimiento de la cabeza, a base de los ángulos de los *canalis semicircularis*. Luego se confrontaron y se discutieron los resultados de ambos análisis (véase Discusión en el presente Capítulo).

Para analizar la relación entre distintos parámetros del oído interno y el tamaño corporal en Ursidae, se realizaron las siguientes regresiones: el tamaño de los CS (RCS) *versus* la masa corporal (BM), el AGIL *versus* la masa corporal y ortogonalidad (90_{var}) *versus* la masa corporal; para analizar la correlación entre el tamaño de los *canalis semicircularis* y la ortogonalidad se realizó una regresión entre el RCS *versus* 90_{var} (véase Introducción). En estos análisis se utilizó el método de cuadrados mínimos (*Ordinary Least Squares Regression*) mediante el software PAST (*Paleontological Statistics*, Version 3.13 <http://folk.uio.no/ohammer/past/>).

La regresión entre el tamaño de los CS y la masa corporal se hizo solo con el promedio del radio de curvatura de los *canalis semicircularis* (RCS) ya que Spoor *et al.* (2007) sostienen que la correlación es más fuerte para el RCS. Para realizar este análisis se tomó una muestra de 36 individuos en total pertenecientes al orden Carnivora (17 individuos de Ursidae, Canidae (3), Mustelidae (4), Felidae (5), Viverridae, Procyonidae, Hyaenidae, Phocidae (3) y Odobenidae). A excepción de los Ursidae, los datos de los otros individuos fueron tomados de Spoor *et al.* (2007). La muestra original consta de 210 mamíferos pero aquí solo se incluyeron en el análisis a los carnívora por su mayor afinidad filogenética con los Ursidae. La intención de ampliar la muestra por

fuera de Ursidae es lograr un mejor modelo de regresión y tener un marco comparativo con otros carnívoros.

Para el análisis de regresión del tamaño de los *canalis semicircularis* (RCS) con respecto a la ortogonalidad (90_{var}) se consideró la muestra de Ursidae expresada en la Tabla 1 (Tomo II). La ortogonalidad fue enunciada como las desviaciones de los ángulos formados por los *canalis semicircularis* de cada oído interno con respecto un ángulo de 90° (Malinzak *et al.*, 2012) (véase más abajo).

La masa corporal de los Ursidae fue estimada siguiendo tres ecuaciones desarrolladas por Van Valkenburgh (1990) sobre medidas del cráneo, ya que es el único elemento con el que se cuenta en la mayoría de los casos. Cabe aclarar que para algunos autores el porcentaje de error de las masas estimadas a partir de cráneos es alto (40% según Van Valkenburgh, 1990). Solo se tomaron en cuenta las tres ecuaciones que utilizan la distancia entre el borde anterior de la órbita y los *condylus occipitalis* (LCO) debido a que Soibelzon & Tartarini (2009) sostienen que esta medida es la que predice mejor el tamaño corporal, mientras que la longitud cóndilo-basal (LCB) presenta un error mayor para realizar predicciones.

Ecuaciones utilizadas:

$$\text{CR4- } \log y = 3,44 * \log x - 5,74$$

$$\text{CR5- } \log y = 1,98 * \log x - 2,38$$

$$\text{CR6- } \log y = 1,51 * \log x - 1,25$$

La ecuación CR4 fue obtenida a partir de una muestra de varios Carnivora, CR5 de una muestra de Ursidae y CR6 a partir de especies de mamíferos cuya masa corporal es mayor a 100 kg (véase Van Valkenburgh, 1990). Además, cada valor de masa obtenido fue ajustado de acuerdo a su error corregido (smearing error, SE) (*sensu* Smith, 1993) y luego se calculó la media aritmética entre las tres ecuaciones para obtener un solo valor de masa corporal para cada ejemplar.

Para el ejemplar MLP 00-VII-1-1 correspondiente a *A. bonariense* no fue posible obtener la masa corporal a partir de las medidas del cráneo antes mencionadas, ya que dicho ejemplar solo conserva la región posterior de la caja craneana y el basicráneo con la región auditiva. Por lo tanto para determinar la agilidad de esta especie se utilizó la masa obtenida por Soibelzon & Tarantini (2009) a base otras partes del esqueleto de diversos ejemplares de esta especie y determinaron un rango de masa corporal de 171 a 500 kg para la especie. Cabe destacar que otros autores ya han calculado la agilidad locomotora en mamíferos con base en la masa obtenida de la literatura (*e.g.*, Billet *et al.*, 2013).

Dado que para los ejemplares correspondientes a *Arctotherium angustidens* y *Ursus spelaeus*, los valores de masa obtenidos a partir de las tres ecuaciones antes planteadas, fueron muy inferiores a lo esperado, se ajustaron según las masas obtenidas por Soibelzon & Tarantini (2009) basadas en medidas dentarias y de postcráneo (véase sección Resultados en el presente Capítulo, donde se expresa el rango de masas obtenido a partir de todas las ecuaciones utilizadas).

Índice de agilidad (AGIL)

Para llevar a cabo el análisis de agilidad locomotora (AGIL) en los Tremarctinae se aplicaron ecuaciones desarrolladas por Silcox *et al.* (2009), las que utilizan el valor del radio de cada *canalis semicircularis* (a partir de las mediciones anteriormente explicadas) y la masa corporal de cada taxón (cabe aclarar que recientemente el uso del rango de agilidad locomotora ha sido fuertemente cuestionado ya que existe una gran controversia relacionada al uso de este índice para inferir capacidades locomotoras en taxones extintos; véase Malinzak *et al.*, 2012; Berlin *et al.*, 2013; Ekdale, 2016 y la Discusión en el presente Capítulo).

Ecuaciones de Silcox *et al.* (2009):

$$\text{RCSA: } \log_{10}\text{AGIL} = 0,850 - 0,153 (\log_{10}\text{M}) + 0,706 (\log_{10}\text{RCSA})$$

$$\text{RCSP: } \log_{10}\text{AGIL} = 0,881 - 0,151 (\log_{10}\text{M}) + 0,677 (\log_{10}\text{RCSP})$$

$$\text{RCSL: } \log_{10}\text{AGIL} = 0,959 - 0,1670 (\log_{10}\text{M}) + 0,854 (\log_{10}\text{RCSL})$$

$$\text{RCS: } \log_{10}\text{AGIL} = 0,948 - 0,188 (\log_{10}\text{M}) + 0,962 (\log_{10}\text{RCS})$$

Donde AGIL (agilidad); M (masa corporal en gramos); RCSA (radio del *canalis semicircularis* anterior); RCSL (radio del *canalis semicircularis* lateral); RCSP (radio del *canalis semicircularis* posterior); RCS (promedio del radio de los tres *canalis semicircularis*) que será utilizado en las comparaciones entre especies. Estas ecuaciones fueron desarrolladas usando un set de datos obtenidos por Spoor *et al.* (2007), basado en información de campo cualitativa de mamíferos actuales. Spoor *et al.* (2007) asignaron puntajes de agilidad locomotora a una muestra de 210 especies de mamíferos usando una escala de 1 a 6 donde: 1= extremadamente lento (*Bradypus variegatus*), 2= lento (e.g., *Didelphis virginiana*), 3= medianamente lento (e.g., *Procyon cancrivorus*, *Proteles cristatus*), 4= medio (e.g., *Canis familiaris*, *Panthera tigris*), 5= medio rápido (e.g., *Phoca vitulina*, *Lutra lutra*) 6= rápido (e.g., *Chinchilla laniger*, *Rattus norvegicus*); véase Spoor *et al.*, 2007). Para cada espécimen se obtuvieron 4 valores de AGIL, uno para cada canal y uno que se calculó tomando el promedio de los radios de curvatura de los tres *canalis*. Este último es el que se utiliza como valor de agilidad del espécimen. Además, en aquellas especies para las que se cuenta con más de un ejemplar, se les calculo el índice de agilidad a cada uno y luego se utilizo el promedio para realizar las comparaciones.

Tanto la masa como la agilidad fueron estimadas para aquellos taxones a partir de los cuales se obtuvieron TACs (véase Tabla 1) y para los que se les pudo reconstruir al menos uno de los oídos internos con sus tres *canalis semicircularis*. La agilidad locomotora para *Arctotherium vetustum*, *A. wingei* y *Arctodus simus* no fue calculada ya que no se obtuvieron TACs de las mismas o no presentaron un nivel de resolución mínimo necesario.

Movimientos de la cabeza

Para poder determinar la ortogonalidad, simetría angular y coplanaridad de los *canalis semicircularis* es necesario realizar comparaciones entre los ángulos que forman los canales entre sí y con respecto al plano horizontal. Para obtener el valor de dichos ángulos, fue necesario determinar planos de referencia de la cabeza estables, especialmente para poder comparar ángulos entre *canalis semicircularis* contralaterales.

Cada modelo 3D del cráneo de cada individuo fue orientado según la línea de Reid, que es una línea recta trazada desde el borde inferior de la órbita al centro de la apertura del *meatus acusticus externus* (Malinzak *et al.*, 2012; Berlin *et al.*, 2013) y luego fue calculado el ángulo que esta línea forma con respecto al plano horizontal. Utilizando el programa 3DSlicer 4.4.0 cada modelo 3D se ubicó digitalmente de manera que la línea recta entre el borde inferior de la órbita y un punto en el centro del *meatus acusticus externus* se ubique paralelamente al plano horizontal. Luego se realizó una captura de pantalla y las imágenes obtenidas para cada especie fueron guardadas en formato .jpg. Posteriormente, mediante el programa tpsUtil (Rohlf, 2013) se generó un archivo .tps que fue cargado con tpsdig2 (Rohlf, 2010) para medir los ángulos de orientación general de cada cráneo respecto del plano horizontal. Cada ángulo fue medido 3 veces y luego se realizó un promedio. Posteriormente, se definió el plano frontal/horizontal (XY) y el plano axial (YZ), que contiene la línea que conecta los dos *meatus acusticus externus* (línea interaural) y se encuentra perpendicular a los planos de referencia frontal y sagital (Berlin *et al.*, 2013).

Para calcular las desviaciones de la ortogonalidad (90_{var}) (Malinzak *et al.*, 2012) se tomó el valor absoluto de la diferencia entre el ángulo entre dos *canalis semicircularis* ipsilaterales y 90° , luego se sumaron los valores de estas diferencias obtenidas de cada uno de los seis pares de *canalis* ipsilaterales y se lo dividió por seis (número total de *canalis semicircularis*). El ángulo que se forma entre los *canalis* fue calculado tres veces y luego se realizó un promedio. La desviación de un lado a otro de la simetría angular de los *canalis semicircularis* (Simetría Angular_{dev}) fue calculada como el valor absoluto de la diferencia entre el valor del ángulo formado entre un par de *canalis* izquierdo y el par derecho correspondiente. Por último, para cuantificar la

desviación de la coplanaridad ($Coplanaridad_{dev}$) primero se obtuvo la diferencia entre el valor del ángulo entre cada par de *canalis* contralaterales sinérgicos y 180° , luego se sumaron los resultados de los tres pares de *canalis* sinérgicos y se lo dividió por tres (Berlin *et al.*, 2013) (Fig. IV.2; véase Tabla 5). La variación de los *canalis* con respecto a la ortogonalidad no pudo ser calculada para *Helarctos malayanus* ya que solo fue posible reconstruir el *canalis semicircularis* posterior en ambos oídos internos y solo una porción del CSL en el oído izquierdo.

IV.2.2.2. Oído medio

Los volúmenes de la región auditiva media de los ursinos se obtuvieron a partir de los modelos 3D (véase Tabla 4). El oído medio fue reconstruido considerando el *recessus epitympanicus*, el *recessus* donde abre el *canalis facialis* y la *fossa* del *M. tensor tympani* y *M. stapedis* ya que en estas especies dichas cavidades son muy pequeñas en relación al volumen total de la *bulla tympanica*. Una vez realizadas las reconstrucciones se obtuvo el volumen a partir del programa 3D Slicer 4.4.0.

A fin de establecer una posible relación entre el oído medio y el tipo de ambiente en que habitan las especies, primero se realizó una regresión entre el volumen de la bulla (VOL) y la distancia del *condylus occipitalis* a la órbita (LCO). Se estableció como variable independiente al LCO, mientras que se definió al volumen de la región auditiva media como variable dependiente. A fin de estandarizar ambas medidas (VOL en mm^3 y LCO en cm) las mismas fueron transformadas en logaritmos decimales, y además al volumen se le calculó la raíz cúbica. La regresión fue llevada a cabo utilizando el software PAST (Paleontological Statistics, Versión 3.13 <http://folk.uio.no/ohammer/past/>). Se utilizó el método de MA (Major Axis), este método también se conoce como “Modelo de Regresión II”. El MA se puede utilizar para describir algunos ejes o la línea de mejor ajuste. El propósito de la línea de ajuste no es predecir Y a partir de X, sino que simplemente resume la relación entre dos

variables. Una línea de este tipo es un resumen en el sentido de que se utiliza una sola dimensión para describir los datos de dos dimensiones (Warton *et al.*, 2006).

El LCO se utilizó como parámetro de tamaño a debido a que, como se mencionó anteriormente, Soibelzon & Tartarini (2009) observaron que es una medida que presenta un mejor ajuste al tamaño corporal que la longitud cóndilo-basal (LCB) (véase Materiales y Métodos de la sección III.2.2.1.2 Agilidad locomotora).

Una vez que se investigó la relación entre el volumen del oído medio y el tamaño del cráneo, se calculó un índice que contempla el volumen del oído medio (raíz cúbica del volumen) y el LCO ($R3Vol/LCO$) que fue contrastado con el ambiente para intentar determinar una posible relación entre estas dos variables; a través de un análisis de la varianza (ANOVA). Para esto se utilizó el software STATISTICA 8.0 (StatSoft, Inc). El ambiente considerado fue obtenido de la bibliografía (Garshelis, 2009; Tabla 6) considerando aquel en el que las especies actuales habitan o pasan la mayor parte del tiempo.

IV.3 RESULTADOS

IV.3.1 Oído interno

IV.3.1.1. Relación CS con Masa Corporal

La regresión convencional sobre la muestra total (Ursidae y los otros Carnívora) indica que el log10 de la masa corporal tiene efectos positivos sobre el log10 del promedio del radio de curvatura (tamaño) de los *canalis semicircularis* ($r= 0,87473$; $r^2= 0,76515$; $p= 0,000000000013578$). La relación entre estas dos variables presenta una alometría negativa (*i.e.*, la pendiente de la recta es menor a un tercio; Spoor *et al.*, 2007) en este análisis (véase Tabla 7). El intervalo de confianza del 95% para la pendiente (0.10832, 0.14149) es bastante similar al intervalo obtenido para otros mamíferos (véase Spoor & Zonneveld, 1998; Spoor *et al.*, 2002; Spoor *et al.*, 2007) y se aleja de 0.33, valor que estaría indicando isometría (Spoor *et al.*, 2007).

A partir del gráfico en la Fig. IV.3 se observa que las especies de carnívoros considerados en este análisis se distribuyen próximas a la recta y, a excepción de la especie extinta *Tremarctos floridanus*, se distribuyen en dos grupos: las especies de menor tamaño corporal (*e.g.*, cánidos félicos) presentan menores tamaños de *canalis semicircularis* agrupándose en el sector izquierdo inferior del gráfico, mientras que los carnívoros de mayor tamaño (*e.g.*, úrsidos y pinnípedos) presentan un tamaño mayor de *canalis semicircularis*, ocupando el sector derecho superior. No se observa una separación entre las subfamilias Tremarctinae y Ursinae. *Tremarctos floridanus* presenta *canalis semicircularis* muy pequeños en comparación con el resto de los Ursidae (Fig. IV.3). Por otro lado las especies de mayor tamaño (*A. angustidens*, *A. bonariense*, *A. tarijense* y *U. spelaeus*) presentan los *canalis* más grandes (Tabla 4).

Las regresiones entre el 90_{var} versus el tamaño de los *canalis semicircularis* (RCS) y el 90_{var} y la masa corporal resultaron no significativas ($p=0,77$ y $p= 0,72$; Tablas 8 y 9,

Figs. IV.4 y IV.5, respectivamente); por otro lado, la regresión realizada entre el índice de agilidad y la masa arrojó resultados significativos, mostrando una correlación negativa ($p= 0,019781$; Tabla 10; Fig. IV.6), esto indica que a mayor masa de los individuos estudiados, el valor obtenido para el índice de agilidad es mas pequeño y por lo tanto que aquellos especímenes que son de mayor tamaño tienen movimientos mas lentos, mientras que los mas pequeños realizan movimientos mas rápidos.

IV.3.1.2 Agilidad locomotora, posición y movimientos de la cabeza

Como se expresó en Material y Métodos, existen cuatro ecuaciones para calcular el AGIL, tres corresponden a los valores de AGIL para cada *canalis semicircularis* (RCSA; RCSP; RCSL), mientras que la cuarta (RCS) corresponde a el promedio del radio de los tres *canalis* de cada individuo y este valor es el que se utiliza en las comparaciones.

En la muestra de Ursidae considerada, el rango de valores obtenidos a través del índice AGIL varió entre 2,26 (*Arctotherium angustidens*) y 2,89 (*Ursus thibetanus*). *A. tarijense* presenta el mayor valor dentro de los Tremarctinae (2,82) mientras que *A. angustidens* es la especie que registra el menor AGIL dentro de la subfamilia (2,26; véase Tabla 6). Los valores de agilidad obtenidos para la presente muestra se encuentran entre 2 y 3 (véase Tabla 4 y 6).

Las mediciones realizadas tomando la línea de Reid indican que las especies de úrsidos que presentan una mayor inclinación del cráneo con respecto a la horizontal son *Arctotherium tarijense* (18,03°), *U. maritimus* (18,02°) y *U. americanus* (18,89°); siendo los de menor inclinación *Arctodus pristinus* (10,59°), *Ursus thibetanus* (8,51°) y *Helarctos malayanus* (11,77°) (véase Tabla 6).

Acercas de la desviación de la ortogonalidad, las especies que presentaron menores valores fueron, *A. tarijense* (4,9), *Arctodus pristinus* (4,73) y *U. spelaeus* (4,38), mientras que aquellas especies con valores más elevados fueron *A. angustidens* (9,22) y *U. thibetanus* (10,9) (véase Tabla 6). Con respecto a la coplanaridad se corroboró que

los úrsidos no se justan al modelo canónico de disposición de los *canalis semicircularis* propuesto por Gray (1918), Romer & Parsons (1986), Marugan-Labón *et al.* (2013), entre otros (Tabla, 5).

Arctotherium angustidens

La masa estimada por Soibelzon & Tartarini (2009) para el ejemplar MLP 82-X-22-1 correspondiente a *A. angustidens* fue de 743,57 kg (mientras que la masa estimada a partir de las ecuaciones para la medida LCO fue de 564,8 kg para CR4, 348,7 kg para CR5 y de 319,3 kg para CR6 y al ser absurdamente bajas no fueron consideradas para el cálculo de AGIL). El AGIL calculado es de 2,26 (véase Tabla 6). El valor de inclinación de la cabeza obtenido es de 14,43°. La desviación de la ortogonalidad de los *canalis semicircularis* es de 9,22.

Arctotherium bonariense

La masa estimada para el ejemplar MLP 00-VII-1-1 correspondiente a *A. bonariense* fue de 335,5 kg y el valor de AGIL es de 2,49 (véase Tabla 6). El valor de inclinación de la cabeza no pudo ser calculado porque el cráneo está muy incompleto. La desviación de la ortogonalidad de los *canalis semicircularis* es de 6,90.

Arctotherium tarijense

La masa estimada para el ejemplar MACN 971 correspondiente a *A. tarijense* fue de 231kg (la masa estimada a partir de las ecuaciones para la medida LCO fue de 250,9 kg para la ecuación CR4, 218,62 k para CR5 y 223,7 kg para CR6). El índice AGIL es

de 2,82 (véase Tabla 6). El valor de inclinación de la cabeza obtenido es de 18,03°. La desviación de la ortogonalidad de los *canalis semicircularis* es de 4,90.

Tremarctos ornatus

Para el ejemplar MLP DZV 1.I.30.62 la masa obtenida fue de 85,13 kg (la masa estimada a partir de las ecuaciones fue de: 53,01 kg para la ecuación CR4, 89,33 kg para la ecuación CR5 y de 113,04 kg para la ecuación CR6) y el índice de agilidad es de 2,61. Para el ejemplar MLP DZV 2329 la masa fue de 85,76 kg (la masa estimada varió entre 53,66 kg para CR4, 89,97 kg para CR5 y 113,65 kg para CR6) y el AGIL es de 2,55 (véase Tabla 6). El promedio del índice de Agil para esta especie es 2,58

El valor de inclinación de la cabeza calculado es de 13°. La desviación de la ortogonalidad de los *canalis semicircularis* es de 6,43.

Tremarctos floridanus

La masa estimada para el ejemplar UF 7454 de *T. floridanus* fue de 144,65 kg (la masa estimada a partir de las ecuaciones fue de 124,05 kg para CR4, 145,73 kg para CR5 y 164,17 kg para CR6). El índice AGIL es de 2,52 (véase Tabla 6) El valor de inclinación de la cabeza calculado es de 14,59°. La desviación de la ortogonalidad de los *canalis semicircularis* es de 7,12.

Arctodus pristinus

La masa estimada para el ejemplar UF 154288 correspondiente a *Arctodus pristinus* fue de 162,20 kg (la masa estimada a partir de las ecuaciones fue de 147,95 kg para CR4, 161,3 kg para CR5, y de 177,4 kg para CR6) y el índice AGIL fue de 2,49

(véase Tabla 6). El valor de inclinación de la cabeza obtenido es de $10,59^\circ$. La desviación de la ortogonalidad de los *canalis* es de 4,73.

Ursus spelaeus

La masa estimada por Soibelzon & Tartarini (2009) para el ejemplar MLP 10-69 correspondiente a *U. spelaeus* fue de 546,120 kg (la masa estimada a partir de las ecuaciones fue de 564,8 kg para CR4, 348,7 kg para CR5 y de 319,3 kg para CR6). El índice AGIL es de 2.39 (véase Tabla 6). El valor de inclinación de la cabeza calculado es de $15,87^\circ$. La desviación de la ortogonalidad de los *canalis semicircularis* es de 4,38.

Ursus americanus

La masa estimada para el ejemplar USNM 227070 correspondiente a *U. americanus* fue de 123,7 kg (la masa estimada a partir de las ecuaciones fue de 97,47 kg para CR4, 125,8 kg para la ecuación CR5 y de 148,1 kg para CR6). El valor de AGIL es de 2,29 (véase Tabla 6). El valor de inclinación de la cabeza calculado es de $18,89^\circ$. La desviación de la ortogonalidad de los *canalis semicircularis* es de 5,89.

Ursus arctos

La masa estimada para el ejemplar USNM 98062 fue de 145,01 kg (la masa estimada a partir de las ecuaciones fue de 219,41 kg para CR4, 95,30 kg para CR5 y de 120,3 kg para CR6) y el índice AGIL de 2,63 (véase Tabla 6), mientras que la masa estimada para el ejemplar TMM M-2749 fue de 139,38kg (la masa estimada a partir de las ecuaciones fue de 208,24 kg para CR4, 92,42 kg para CR5 y 117,48 kg para CR6) y el índice AGIL es 2,16 (véase Tabla 6). El valor promedio de AGIL para esta especie es de 2,39. El valor de inclinación de la cabeza calculado es de $14,74^\circ$ y $17, 28^\circ$,

respectivamente. La desviación de la ortogonalidad de los *canalis semicircularis* es de 6,55 para el ejemplar USNM 98062 y de 3,89 para el ejemplar TMM M-2749.

Ursus maritimus

La masa estimada para el ejemplar H 001-05 fue de 637,1702 kg (la masa estimada para este espécimen fue de 1011,45 kg para la ecuación CR4, 487,65 kg para CR5, y 412,4 kg para CR6). El índice AGIL calculado es de 2,25 (véase Tabla 6). Para el ejemplar USNM 27072 la masa estimada fue de 307,0434 kg (la masa estimada para este espécimen fue de 569,1 kg para la ecuación CR4, 166,8 kg para CR5, y 185,4 kg para CR6) y el índice AGIL es de 2,58 (véase Tabla 6). El valor promedio de AGIL para esta especie es de 2.39. El valor de inclinación de la cabeza obtenido es de 18,27° para el ejemplar H 001-05 y de 17, 97° para el ejemplar USNM 27072. La desviación de la ortogonalidad de los *canalis semicircularis* es de 7,44 y de 5,51, respectivamente (el promedio es 6,47).

H. malayanus

La masa estimada para el ejemplar MN 1030 fue de 68,52 kg (con rango de masas de 78,20 para CR4, 52 kg para CR5, y 75,35 kg para CR6). El valor del índice AGIL es de 3,22 pero dicho valor no debería ser tenido en cuenta ya que fue calculado en base al único canal (CSP) que pudo ser reconstruido y el índice se obtiene con los tres canales. El valor de inclinación de la cabeza calculado es de 11,77°. La desviación de la ortogonalidad de los *canalis semicircularis* no pudo ser calculada.

M. ursinus

La masa estimada para el ejemplar MN 82724 fue de 81,33 kg (con rango de masas de 99,80 para CR4, 60,01 kg para CR5, y 84,16 kg para CR6). El índice AGIL es

2,58 (véase Tabla 6). El valor de inclinación de la cabeza calculado es de 13,33°. La desviación de la ortogonalidad de los *canalis semicircularis* es de 5,93.

U. thibetanus

La masa estimada para el ejemplar MN 354 fue de 68,15 kg y el rango de agilidad fue de 2,66 - 3,08, (con rango de masas de 77,60 kg para CR4, 51,77 kg para CR5, y 75,09 kg para CR6). El valor AGIL es de 2,89 (véase Tabla 6). El valor de inclinación de la cabeza obtenido es de 8,51°. La desviación de la ortogonalidad de los *canalis* es de 10,9.

IV.3.2. Oído medio

Los resultados de la regresión realizada entre el volumen de la *bulla tympanica* de los Ursidae con respecto al LCO mostraron que existe una correlación positiva entre el tamaño de la *bulla* y el tamaño del cráneo ($r= 0,73421$, $r^2= 0,53906$, $p= 0,0019$) y una relación casi isométrica (pendiente= 0,93656) (Véase Tabla 11, Fig. IV.7). Así, *A. angustidens* y *U. spelaeus* son las especies de mayor tamaño que presentan los mayores volúmenes del oído medio. Por otro lado, *Tremarctos ornatus* y *Helarctos malayanus* son las especies de menor tamaño con el menor volumen del oído medio (Fig. IV.7). El análisis de la varianza de la regresión (a partir del índice R3vol.oid/LCO en relación con el ambiente) arrojó un resultado no significativo ($p= 0,057707$), por lo que se no rechaza la hipótesis nula (independencia de los caracteres).

IV.4 DISCUSIÓN

IV.4.1 Oído interno y agilidad locomotora

El esqueleto postcraneano es una fuente de información anatómica que refleja directamente el tipo de locomoción de los tetrápodos y debido a esto su estudio permite hacer inferencias morfo-funcionales muy ajustadas. También existen estructuras anatómicas craneanas, como por ejemplo la región auditiva, a partir de las cuales se pueden realizar algunas inferencias acerca del comportamiento locomotor de un individuo, como por ejemplo su grado de agilidad.

El uso del índice AGIL ha sido fuertemente criticado en los últimos años, Macrini *et al.* (2010) sostienen que la estimación de la masa corporal puede ser una fuente de error cuando se calcula la agilidad locomotora ya que los diferentes métodos de estimación de la masa corporal de mamíferos extintos (dependiendo de si están basados en medidas del esqueleto o los dientes), pueden resultar en una amplia gama de valores de masa para un mismo individuo (Damuth & MacFadden, 1990; Macrini *et al.*, 2010), obteniéndose un rango de puntajes de agilidad potencialmente diferentes y por lo tanto, de estilos locomotores diferentes para el mismo espécimen. De hecho, el rango de valores de agilidad propuesto por Silcox *et al.*, (2009) está basado en diferentes fuentes de estimaciones de masa corporal (véase Silva & Downing, 1995).

Es importante tener en cuenta que en este trabajo de Tesis Doctoral solo se usaron medidas del cráneo para estimar la masa corporal (ya que no todos los cráneos estudiados presentaban postcráneo asociado). No obstante las masas corporales aquí obtenidas a partir de las ecuaciones alométricas son consistentes con el rango de masas conocido para las especies actuales (*Ursus maritimus*, *U. americanus*, *U. arctos* y *Tremarctos ornatus*), así como las masas estimadas por Soibelzon & Tartarini (2009) para fósiles basados también en medidas de elementos del postcráneo y dientes. Además se realizó un testeó de las ecuaciones utilizando masas corporales para las especies

actuales obtenidas de la literatura pero se descartaron pues los resultados obtenidos no permitían tampoco realizar ningún tipo de inferencia.

Otro punto a tener en cuenta sobre el uso del AGIL, es que este método estaría asumiendo que los *canalis semicircularis* se disponen según el “Modelo Canónico” (este modelo de orientación de los *canalis semicircularis* en mamíferos asume que los tres *canalis semicircularis* ipsilaterales del oído interno se encuentran en el plano ortogonal, que los pares de *canalis semicircularis* derecho e izquierdo correspondientes tienen ángulos equivalentes y que los *canalis* contralaterales sinérgicos ocupan planos paralelos; Gray, 1918; Romer & Parsons, 1986; Agur, 1999; Clarke, 2005; Kaas, 2009; Marugán-Lobón *et al.*, 2013; Berlin *et al.*, 2013) ya que el índice de agilidad de Silcox *et al.* (2009) no incluye ni la velocidad angular de la cabeza asociada al eje de mayor rotación de la misma, ni ángulos entre los canales. Diversos estudios actuales proponen que la teoría canónica de orientación de los *canalis semicircularis* no es correcta, al menos, para mamíferos; y como se vio en este trabajo de Tesis Doctoral, y al igual que lo expresado por los autores, este modelo no se cumple para Ursidae, ni para mamíferos en general. Finalmente, T.E. Macrini (2016; com. pers.) desaconseja el uso del indicador AGIL en estos términos “Recently, the use of locomotor agility scores has been under a high degree of scrutiny, and personally I am in favor of avoiding this approach altogether even though I have used this in the past.”

El único resultado obtenido de la aplicación del índice AGIL es la comprobación de la existencia de una correlación negativa ($p= 0.019$) entre el índice de agilidad y la masa corporal ya que los ejemplares de mayor masa (superior a 100kg) presentan un índice de agilidad entre 2 y 2,5 (e.g., *Arctotherium angustidens*, *Ursus spelaeus*, *U. maritimus*, a excepción del ejemplar de *A. tarijense* estudiado para el que se estimó una masa relativamente alta -231 kg- y un AGIL elevado); mientras que aquellas especies que tienen masas menores a 100 kg presentan índices por encima de 2,5 (e.g., *U. thibetanus*, la especie de menor tamaño considerada en esta muestra, presenta un elevado valor de AGIL (2,89) Tabla 10, Fig. IV.6).

Cuando se comparan los valores de agilidad obtenidos con aquellos calculados por Silcox *et al.* (2009), se observa que los puntajes para los osos están cercanos a aquellos

mamíferos pequeños con hábitos arbóreos y cavadores (marsupiales, roedores, lemures y primates) y a mamíferos gigantes como los elefantes. Se debe tener en cuenta que Silcox *et al.*, (2009) basó sus estimaciones sobre una muestra diversa de mamíferos actuales (Spoor *et al.*, 2007), sin tener en cuenta sus relaciones filogenéticas y con patrones locomotores y tamaños corporales diferentes; es importante tener en cuenta que los Ursidae no fueron incluidos dentro de su muestra.

Del estudio de los valores obtenidos no pudo realizarse ningún tipo de correlación entre el AGIL y el modo de vida, preferencia de sustrato, dieta, masa corporal de las especies actuales y por tanto se descartó su uso para realizar inferencias sobre las especies extintas.

Por otro lado, en mamíferos ha sido demostrado que aquellas especies que presentan sus *canalis semicircularis* con una gran desviación de la ortogonalidad tienden a experimentar rotaciones de la cabeza más lentas durante la locomoción y, por lo tanto los *canalis semicircularis* son menos sensitivos (Malinzak *et al.*, 2012, Berlin *et al.*, 2013). Si comparamos el promedio de la desviación de la ortogonalidad aquí obtenida para los Ursidae (6.50) con los valores obtenidos por Berlin *et al.* (2013) a partir de su muestra de mamíferos, vemos que los úrsidos tienen valores bastante similares a los de otros carnívoros, como *Crocuta* (Hyaenidae; 90_{var} de 6.20) y *Felis* (Felidae; 90_{var} de 6.19).

Berlin *et al.* (2013) revelaron que en mamíferos existe una correlación negativa entre los valores de ortogonalidad (90_{var}) y el radio de curvatura de los *canalis semicircularis* ya que aquellas especies que son más ortogonales (es decir, con menores desviaciones de la ortogonalidad) tienden a presentar una sensibilidad vestibular mayor, que está dada por el tamaño de los canales y la velocidad angular. En este trabajo de Tesis Doctoral, sin embargo la regresión entre el tamaño de los *canalis* (RCS) y la ortogonalidad (90_{var}) resultó no significativa ($p=0.8$; Tabla 8, Fig. IV.4). Una posible explicación a la falta de relación entre el tamaño de los canales y la ortogonalidad entre ellos es que el “n” de la muestra no es lo suficientemente grande como para arrojar resultados significativos. En este contexto sería interesante ampliar la muestra de

estudio y testear si existe o no variación intraespecífica entre los ángulos que forman los *canalis* ipsilaterales.

En relación a la ortogonalidad en úrsidos se observa que las especies con menores valores de desviación (y por lo tanto deberían ser consideradas más ágiles), serían *Ursus spelaeus* (4,38), *Arctodus pristinus* (4,73) *A. tarijense* (4,90), y *Ursus arctos* (5,22) mientras que las especies que presentan los valores de ortogonalidad (90_{var}) más altos (y por ende, deberían ser consideradas las menos ágiles) son: *U. maritimus* (6,47), *T. floridanus* (7,12), *A. angustidens* (9,22) y *U. thibetanus* (10,9). Como sucedió con el índice AGIL, estos resultados no permiten realizar ningún tipo de correlación entre los hábitos locomotores, uso del sustrato, dieta, etc y la desviación de la ortogonalidad para las especies actuales y por tanto no se utilizarán para realizar inferencias en las especies extintas.

IV.4.1.1 Orientación del cráneo utilizando el CSL vs la línea de Reid

Según algunos autores, la mayoría de los vertebrados adoptan una postura estereotipada “de alerta” de la cabeza que luego retienen durante una variedad de comportamientos (*e.g.*, durante la alimentación, la locomoción). Una adecuada inclinación de la cabeza permitiría una mejor visión y un mayor solapamiento de los campos visuales, relacionado con la visión binocular (véase Blanks *et al.*, 1972; Spoor & Zonneveld, 1998; Witmer *et al.*, 2003). Una postura de la cabeza adecuada con la disposición de los *canalis semicircularis* en el espacio permite que el sistema funcione óptimamente.

Si bien el empleo del *canalis semicircularis* lateral es un método ampliamente utilizado por investigadores en especies extintas para intentar estimar la orientación del cráneo en vida del animal, actualmente se encuentra bastante cuestionado ya que en muchos casos la variación entre el *canalis semicircularis* lateral izquierdo y el derecho se desvían de la coplanaridad por más de 20° (véase Berlin *et al.*, 2013).

Como fue mencionado en el presente capítulo y atendiendo a este problema se orientó la cabeza utilizando la línea de Reid como parámetro. Se observó que este último método resulta ser el que arroja resultados más acordes con la posición de la cabeza de los osos en vida.

Si se compara el ángulo que forma el cráneo de los Ursidae con respecto a la horizontal cuando el mismo se orienta según el CSL o según la línea de Reid se observa una gran variación en este carácter. Así, para una misma especie, la diferencia de inclinación de la cabeza varía entre 20 y 30 grados, según se la oriente con uno u otro método (Tabla 6). La mayor diferencia de la inclinación de la cabeza se encontró en el ejemplar de *Arctodus pristinus*; si se orienta su cráneo utilizando el CSL se forma un ángulo de 48° con respecto a la horizontal, en cambio si se utiliza la línea de Reid el ángulo es de 10,59°. Un caso similar es *Melursus pristinus* que presenta una gran diferencia en la inclinación del cráneo entre los dos métodos. Las especies que presentan la menor variación son *Helarctos malayanus* (21,8° con el CSL y 11,7° con la línea de Reid) y *Ursus americanus* (29,1° con el CSL y 18,8° con la línea de Reid).

IV.4.2 Oído medio

A partir del gráfico obtenido (Fig. IV.7) se observa que aquellos osos actuales que están ubicados en el campo inferior izquierdo (presentan menor volumen de la *bulla tympanica* y menor tamaño corporal, a excepción de *Ursus thibetanus* que tiene una *bulla tympanica* grande para su masa corporal) prefieren ambientes forestados, y aquellos que están en el campo superior derecho (mayor tamaño de *bullas tympanicas* y mayor tamaño corporal) prefieren ambientes más abiertos. Aunque probablemente la preferencia de hábitat estaría condicionada por otros factores como la masa corporal, el mayor tamaño de la *bulla tympanica* podría permitir percibir sonidos de baja frecuencia. Estudios realizados en roedores de diferentes grupos que presentan una correlación significativa y positiva entre el volumen de la *bulla tympanica* y el tamaño corporal, establecen que el mayor volumen de la *bulla tympanica* respecto del cráneo está asociada a la capacidad de estas especies de escuchar sonidos de bajas frecuencias

(Schleich & Vassallo, 2003; Argyle & Mason, 2008; Gishlick, 2008; Tabatabaei Yazdi *et al.*, 2013). Huang *et al.* (2002), postulan lo mismo lo mismo para félidos. Cabe mencionar que Rozen- Rechels *et al.* (2016) testean la relación tamaño de la *bulla tympanica* y el tamaño del cráneo en *Meles meles* (Mustelidae, Carnivora) con un resultado no significativo ($p= 0,47$).

Es interesante señalar, que el análisis de la varianza entre el índice R3vol.oid/LCO y el ambiente realizado en el presente estudio arrojó resultados no significativos, lo que indicaría que no hay relación entre ambas variables. Estas relaciones deben ser testeadas con una muestra mayor de ejemplares. En el presente análisis solo se contó con un espécimen por especie; en este sentido Rozen-Rechels *et al.* (2016) señalan que para este tipo de análisis se deben usar varios individuos por especie. Estos autores, al igual que Novacek (1993), también postulan que no habría una relación entre el tamaño de la *bulla tympanica* y el ambiente, ya que de acuerdo a sus datos el volumen de la *bulla tympanica* relativo al tamaño del cráneo no estaría relacionado directamente al modo de vida de los animales; por ejemplo *Taxidea taxus* y *Mellivora capensis* tienen bullas de tamaños similares, dentro de las más grandes de la familia, pero frecuentan habitats muy distintos. La primera es una especie de ambientes abiertos mientras que la segunda se encuentra en una enorme variedad de habitats.

Varios autores (*e.g.*, van Kampen, 1905; Van der Klaauw, 1931; Hough, 1944, 1948; Savage, 1957) expresaron que la relación entre el tamaño y la función de la *bulla tympanica* no está clara. Dumont *et al.* (2016) plantean que las correlaciones en la *bulla tympanica* no se han investigado fondo para entender claramente los efectos funcionales de la variación en el tamaño sobre ésta. Si bien se ha sugerido que un aumento en la sensibilidad auditiva está asociada con un aumento en el volumen de la cavidad del oído medio (Hunt, 1974) y que las especies de ambientes abiertos tienden a tener *bullas tympanicas* mayores, que aumentan la sensibilidad a los sonidos de baja frecuencia (2 kHz o menos; Huang, *et al.*, 2002), en carnívoros, esta correlación se ha demostrado experimentalmente en *Felis margarita* (Huang *et al.*, 2002) y, basándose en un análisis de morfología funcional, en herpéstidos (Gishlick, 2008); mientras que la mayoría de

los trabajos existentes están realizados en base a roedores (Schleich & Vassallo, 2003; Argyle & Mason, 2008; Tabatabaei Yazdi *et al.*, 2013).

Finalmente, Novacek (1993), sostiene que además del volumen de la *bulla tympanica* se deben tener en cuenta otra serie de características, como la forma de la cavidad, la rigidez de la *membrana tympanica*, el diseño de los ligamentos y músculos, que también están influyendo en la impedancia acústica del sistema del oído medio. Se postula que la presencia de *septa* y recesos en la *bulla tympanica* también estarían contribuyendo a un funcionamiento general más eficaz de la cavidad a bajas frecuencias, ya que el sonido resulta de la combinación de sus dos volúmenes (las dos subcavidades se acoplan acústicamente; Mason, 2016).

Teniendo en cuenta que los Ursidae presentan el *septum* anterior incompleto (que divide en dos recesos, ventral y dorsal, a la región anterior del *cavum tympani*), se observa que aquellos tremarctinos que tienen el receso ventral bien desarrollado (*e.g.*, *A. angustidens*, *A. tarijense* y *A. bonariense*) presentan *bullas tympanicas* de tamaño mayor, por lo que podrían haber estado preparados para percibir sonidos de baja frecuencia en ambientes abiertos. Sin embargo, los ambientes habitados por *A. tarijense* y *A. bonariense* hacia fines del Pleistoceno incluyeron con toda seguridad ambientes cerrados y mixtos.

Capítulo V

Conclusiones y Perspectivas futuras

V.1 CONCLUSIONES

A continuación se presentan los principales aportes y conclusiones de este trabajo de Tesis Doctoral en relación a la anatomía del basicráneo y la región auditiva de los Tremarctinae, la disparidad morfológica presente en el basicráneo en Ursidae y su relación con la filogenia, y las posibles implicancias de la morfología del oído interno y medio en estudios paleobiológicos del grupo.

1- Se presenta la primera descripción detallada de la región basicraneana, auditiva externa, media e interna de los Tremarctinae (Ursidae, Mammalia). Se concluye que la variación intra- e interespecifica de la región auditiva es elevada.

1.1- Se observan diferencias en la caja craneana en el sector asociado al oído (principalmente basicraneano y tabla occipital): posición del *foramen postglenoideum*, tamaño del *processus paraoccipitalis*, *processus mastoideus* y *condylus occipitalis*, entre otras.

1.1.1- *Arctotherium tarijense* muestra las mayores diferencias en esta región (e.g., presencia de un foramen en el *processus paraoccipitalis*, cresta transversa del *processus paraoccipitalis* conspicua) respecto a las demás especies del género.

1.2- Externamente, la región auditiva media en los Tremarctinae presenta diferencias en la morfología general y tamaño relativo, y en la orientación del *meatus acusticus externus*.

1.2.1- La mayoría de las especies presentan una *bulla tympanica* plana, a excepción de *A. tarijense* y *A. wingei* en los que es globosa.

1.3.- En la región auditiva media se determinó la presencia de un *septum* anterior incompleto dentro del *cavum tympani* en todos los ejemplares de Ursidae estudiados

(excepto en *U. spelaeus*). El *recessus epitympanicus* está presente en los Tremarctinae.

1.3.1- *Arctotherium tarijense* presenta el *recessus epitympanicus* más pequeño de todos los Ursidae estudiados.

1.3.2- El *cavum tympani* de *A. tarijense* presenta el mayor volumen relativo comparado con todos los úrsidos de la muestra, siendo dos veces más grande que el de *A. angustidens* (en relación al volumen del cráneo).

1.4- La región auditiva interna muestra diferencias entre los taxones de Tremarctinae estudiados.

1.4.1. La forma del arco que encierran los *canalis semicircularis* y el ángulo que forman los *canalis* ipsilaterales entre sí varía entre las distintas especies. La orientación de los mismos es similar en todas las especies. El *canalis semicircularis* anterior y el *canalis semicircularis* posterior tienen la misma altura, como en todos los vertebrados cuadrúpedos. La *crus commune* secundaria presente en el oído interno de los Ursidae es una estructura novedosa que requiere de comparaciones más detalladas, entre los Carnivora, para entender tanto su función como significado filogenético. Al igual que lo observado por Berlin *et al.* (2013), en todas las especies de Ursidae el ángulo entre los *canalis* ipsilaterales anterior y lateral es siempre menor al ángulo formado por el resto de los *canalis* ipsilaterales, sin embargo hasta el momento no existe explicación alguna

1.4.2- En la pars petrosa del os temporale se observan diferencias en la forma del *porus acusticus externus*, el desarrollo de la eminencia arqueada y la presencia o ausencia de la *fossa cerebellaris* posterior.

1.4.3- Se registró variación en relación a la morfología de la *cochlea*. En *Arctotherium tarijense* presenta tres vueltas y media; en *A. bonariense* tres vueltas; en *T. ornatus* dos vueltas y media, mientras que en *A. angustidens*, *T. floridanus* y *A. pristinus* presenta dos vueltas.

2- A partir del análisis de disparidad morfológica realizado en el basicráneo se concluye que existe señal filogenética en esta región en Ursidae (se acepta la H1 del presente trabajo).

2.1- Los caracteres del basicráneo deben ser incluidos en análisis filogenéticos de evidencia total, a fin de contrastar hipótesis filogenéticas, especialmente aquellas vinculadas a los Tremarctinae (Trajano & Ferrarezzi, 1994, Perea & Ubilla, 1998, Soibelzon, 2002; Mitchell *et al.*, 2016).

2.2- Dentro del género *Arctotherium*, el cambio morfológico detectado en el basicráneo se vincula con la expansión lateral de los *processus mastoideus*, el acortamiento de la región posterior del cráneo, el desplazamiento en sentido postero-lateral del *foramen jugulare* y el desplazamiento en sentido póstero-medial del *foramen lacerum*.

2.3- La mayor disparidad morfológica detectada en el basicráneo de los Ursinae respecto a los Tremarctine podría vincularse a su amplia distribución geográfica alcanzada a lo largo de su historia evolutiva, que en el caso de los ursinos involucró América del Norte, Eurasia y norte de África. Los Tremarctinae, por el contrario, son exclusivamente americanos y muestran una mayor homogeneidad morfológica en la región del basicráneo. Una amplia distribución geográfica favorece la ocurrencia de eventos vicariantes, y por lo tanto de la cladogénesis responsable de la diversificación morfológica y taxonómica del grupo.

2.4- El análisis del basicráneo en el filomorfoespacio corrobora los agrupamientos de las especies en subfamilias, reflejando un patrón filogenético.

3- Como resultado de los análisis paleobiológicos se rechaza la hipótesis “la morfología de la región auditiva refleja los hábitos de vida en los Tremarctinae y probablemente en los demás Ursidae” (H2 del presente trabajo de tesis). El conocimiento de las diferencias morfológicas asociadas a los hábitos de vida de las especies de Ursidae actuales no puede ser utilizado, al menos mediante los métodos aquí aplicados (*e.g.*, índice de agilidad, desviación de la ortogonalidad, volumen de la *bulla tympanica*), para realizar inferencias paleoecológicas en taxones extintos; por lo que también se rechaza la H3.

No obstante:

3.1- Se corrobora la hipótesis expresada por otros autores en cuanto a la correlación positiva entre el tamaño de los CS y el tamaño corporal en mamíferos (Spoor & Zonneveld, 1998; Spoor et al., 2007; Ryan *et al.*, 2012). Se propone, entonces, que en Ursidae el radio de curvatura de los *canalis semicircularis* esta positivamente correlacionado con la masa, aunque esta relación presenta una alometría negativa en todos los estudios realizados.

3.2- Como resultado de los análisis aquí realizados se concluye que ni el índice AGIL ni la desviación de la ortogonalidad (90_{var}) permiten realizar algún tipo de correlación entre los hábitos locomotores, uso del sustrato, dieta, etc. para las especies actuales y por tanto no fueron utilizados para realizar inferencias en las especies extintas.

3.3- Al comparar el AGIL con la ortogonalidad (90_{var}) de toda la muestra de Ursidae se observó que no existe relación entre estas dos variables (Fig. IV.8). No obstante, si tenemos en cuenta a los Tremarctinae, en este trabajo ambos índices arrojaron los

mismos resultados para las siguientes especies: *A. angustidens*, que presenta la mayor masa corporal dentro de los úrsidos estudiados (743 kg a 1000kg aproximadamente), es la especie “menos ágil”, presentando el AGIL más bajo (2,26) y el mayor desvío de la ortogonalidad (9,22). Por el contrario, *A. tarijense* (231 kg aproximadamente) resultó ser la especie más ágil dentro de la subfamilia, con valores altos de AGIL y bajos de desviación de la ortogonalidad. No obstante cabe aclarar que *Tremarctos ornatus*, la única especie actual, es la más pequeña de los Tremarctinae, habita ambientes cerrados, y a partir del estudio de su oído interno se obtuvieron valores de AGIL y ortogonalidad intermedios.

3.4- A partir de los análisis de regresión realizados entre VOL de la *bulla tympanica* versus tamaño corporal LCO se observa que hay una relación positiva (y casi isométrica) entre el volumen del oído medio y el tamaño del cráneo. Los úrsidos actuales, que están ubicados en el campo inferior izquierdo (presentan menor volumen de la *bulla tympanica* y menor tamaño corporal, a excepción de *Ursus thibetanus* que tiene una *bulla tympanica* grande para su masa corporal), prefieren ambientes forestados, mientras que aquellos que están en el campo superior derecho (mayor tamaño de bullas de mayor tamaño corporal) prefieren ambientes más abiertos (Fig. IV.7, Tabla 11).

3.5- Teniendo en cuenta el *septum* anterior incompleto que presentan los Ursidae en el *cavum tympani*, se observa que aquellos tremarctinos que tienen el receso ventral más desarrollado (*A. angustidens*, *A. tarijense* y *A. bonariense* que tiene los dos desarrollados por igual) presentan tamaños de bullas mayores. Cabe aclarar que ciertos autores postulan que la presencia de *septa* y recesos en la *bulla tympanica* también contribuye al funcionamiento eficaz general de la cavidad a bajas frecuencias, ya que el sonido resulta en la combinación de sus dos volúmenes (las dos subcavidades se acoplan acústicamente; Mason, 2016).

4- Utilizando la línea de Reid como parámetro. Se observó que este último método resulta ser el que arroja resultados más acordes con la posición de la cabeza de los úrsidos en vida.

V.2. Perspectivas futuras

1- Los análisis paleobiológicos que fueron realizados en este Trabajo de Tesis y que involucran el uso de modelos 3D deberían ser extendidos a otros grupos para interpretar la morfología de la región auditiva en el contexto de la historia evolutiva de los Carnivora y sus relaciones con los estilos de vida de los diferentes grupos.

2- Es necesario realizar estudios de disparidad morfológica sobre los modelos 3D de la cavidad auditiva media, del oído interno y de la pars petrosa del os temporale a fin de aportar mayor información sobre la variación de estas estructuras en los Ursidae. Luego, los resultados se deben comparar con otros miembros del orden Carnivora para analizar esta variación en el marco de la historia evolutiva del grupo.

3- Es necesario determinar la sensibilidad vestibular del oído interno para los Ursidae fósiles y actuales, la cual se utilizará como medida de la agilidad locomotora. Para ello es necesario calcular la velocidad angular de la cabeza de cada ejemplar, obtenida a partir del ángulo que forma el *canalis semicircularis* con respecto a los planos de referencia determinados a priori (e.g., Malinzak *et al.*, 2012) y el radius de curvatura de los *canalis* (R).

4- Realizar un relevamiento de caracteres de la región auditiva media e interna, tanto de Ursidae actuales como extintos y optimizarlos en el marco de un análisis filogenético de evidencia total del grupo.

5- Completar el estudio mencionado anteriormente con un análisis de métodos comparativos más exhaustivo, en donde se analicen los “residuos” morfológicos resultantes, y así determinar que parte de la disparidad no está explicada por ancestralidad común.

BIBLIOGRAFÍA

- Agur, A.M. 1999. Grant's Atlas of Anatomy. MD: Lippincott, Williams & Wilkins, Baltimore, p. 760
- Ameghino, F. 1902. Notas sobre algunos mamíferos fósiles nuevos o poco conocidos del valle de Tarija. *Anales del Museo Nacional Buenos Aires* 3(1): 225-261, 7pls.
- Ameghino, C. 1916. Sobre la dentadura superior de *Arctotherium* en edad juvenil. *Physis* 2(2): 435-437.
- Amin, S. & Tucker, A.S. 2006. Joint formation in the middle ear: lessons from the mouse and guinea pig. *Developmental dynamics* 235(5): 1326-1333.
- Anson, B.J., & Donaldson, J.A. 1981. *Surgical Anatomy of the Temporal Bone*. Tercera edición. WB Saunders, Philadelphia, 376 p.
- Anthwal, N., Joshi, L. & Tucker, S. 2013. Evolution of the mammalian middle ear and jaw: adaptations and novel structures. *Journal of Anatomy* 222: 147-160.
- Anthwal, N., & Thompson, H. 2016. The development of the mammalian outer and middle ear. *Journal of Anatomy* 228(2): 217-232. doi: 10.1111/joa.12344.
- Argyle, E. & Mason, M. 2008. Middle ear structures of *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae), in comparison With those of subterranean caviomorphs. *Journal of Mammalogy* 89 (6): 1447-1455.
- Arnaudo, M.E. & Rodríguez, S. 2010. Morfología de la región auditiva del oso gigante *Arctotherium angustidens* Gervais y Ameghino (Ursidae, Tremarctinae). *X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Latinoamericano de Paleontología* (La Plata), *Libro de resúmenes* 1: 133.
- Arnaudo, M.E., Soibelzon, L., Bona, P. & Schubert, B. 2014. First Description of the auditory region of a Tremarctinae (Ursidae, Mammalia) Bear: The Case of *Arctotherium angustidens*. *Journal of Mammalian Evolution* 21(3): 321-330
- Beaumont, G. 1968. Note sur la region auditive de quelques Carnivores. *Archives des sciences physiques et naturelles* 21: 211-224.
- Beccari, 1955.
- Berlin, J.C., Kirk, E.C. & Rowe, T.B. 2013. Functional implications of ubiquitous semicircular canal non-orthogonality in mammals. *PLoS One* 8: e79585.

- Berman, W.D. 1994. Los carnívoros continentales (Mammalia, Carnivora) del Cenozoico en la provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata. 413 p. No publicada.
- Billet, G., Germain, D., Ruf, I., Muizon, de C. & Hautier, L. 2013. The inner ear of Megatherium and the evolution of the vestibular system in sloths. *Journal of Anatomy* 223(6): 557–67. doi: 10.1111/joa.12114
- Blanks, R.H.I., Curthoys, I.S. & Markham, C.H. 1972. Planar relationships of semicircular canals in the cat. *American Journal of Physiology* 223: 55–62.
- Blanks, R.H., Curthoys, I.S., Bennett, M.L. & Markham, C.H. 1985. Planar relationships of the semicircular canals in rhesus and squirrel monkeys. *Brain Research* 340: 315–324.
- Bocherens, H., Emslie, S., Billiou, D. & Mariotti, A. 1995. Stable isotopes (C13, N15) and paleodiet of giant short-faced bear (*Arctodus simus*). *Comptes Rendus de l'Académie des sciences Paris* 320: 779–784.
- Borg, E. 1972. On the use of acoustic middle ear muscle reflexes in studies of auditory function in nonanesthetized rabbits. *Acta Otolaryngologica* 74: 240–247.
- Bookstein, F.L. 1991. Morphometric tools for landmark data. Geometry and biology. Cambridge University Press, New York, p. 436
- Brask, T. 1979. The noise protection effect of the stapedius reflex. *Acta Otolaryngologica* . 360: 116–117.
- Brusatte, S.L., Sakamoto, M., Montanari, S. & Harcourt Smith, W.E.H. 2012. The evolution of cranial form and function in theropod dinosaurs: insights from geometric morphometrics. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 365–377.
- Burmeister, G. 1866. Lista de los mamíferos fósiles del terreno diluviano. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* 1: 121–232.
- Calabrese, D.R. & Hullar, T.E. 2006. Planar relationships of the semicircular canals in two strains of mice. *Journal of the Association for Research in Otolaryngology* 7: 151–159.
- Cardini, A. & Elton, S. 2008. Does the skull carry a phylogenetic signal? Evolution and modularity in the guenons. *Biological Journal of the Linnean Society* 93: 813–834.

- Carlson, B. 2014. *Human Embryology and Developmental Biology*. Quinta edición. PA: Saunders, Philadelphia, 520 p.
- Chamero, B., Buscalioni, Á.D. & Marugán-Lobón, J. 2013. Pectoral girdle and forelimb variation in extant Crocodylia: the coracoid–humerus pair as an evolutionary module. *Biological Journal of the Linnean Society* 108: 600–618.
- Christiansen, P. 1999. What size were *Arctodus simus* and *Ursus spelaeus* (Carnivora: Ursidae)? *Annales Zoologici Fennici* 36: 93–102.
- Cione, A.L., Gasparini, G.M., Soibelzon, E., Soibelzon, L.H. & Tonni, E.P. 2015. *The Great American Biotic Interchange: A South American Perspective*. Springer Briefs in Earth System Sciences, Springer, 97 p.
- Clarke, A.H. 2005. On the vestibular labyrinth of *Brachiosaurus brancai*. *Journal of Vestibular Research* 15: 65–71.
- Cochard, L.R. 2012. *Netter's Atlas of Human Embryology*. Elsevier Saunders, Philadelphia, 267 p.
- Cox, P.G. & Jeffery, N. 2010. Semicircular canals and agility: the influence of size and shape measures. *Journal of Anatomy* 216: 37–47.
- Cummins, H. 1925. The vestibular labyrinth of the albino rat: form and dimensions and the orientation of the semicircular canals, cristae and maculae. *Journal of comparative Neurology* 38: 399–445.
- Curthoys, I.S., Curthoys, E.J., Blanks, R.H., & Markham, C.H. 1975. The orientation of the semicircular canals in the guinea pig. *Acta Otolaryngologica* 80: 197–205.
- Damuth, J. & MacFadden, B.J. 1990. *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press, New York, 397 p.
- Davis, D.D. 1964. The giant panda. A morphological study of evolutionary mechanism. *Fieldiana, Zoology Memoirs* 3:1–399.
- De Iuliis, G. & Pulerà, D. 2007. *The dissection of vertebrates: a laboratory manual*. Primera edición. Elsevier, Oxford Reino Unido, p. 298
- De Zeeuw, C.I., Koekkoek, S.K.E., van Alphen, A.M., Luo, C., Hoebeek, F., van der Steen, J. Frens, M. A., Sun, J., Goossens H.L.M., Jaarsma, D. Coesmans, M.P.H., Schmolesky, M.T., De Jeu, M.T.G. & Galjart, N. 2004. Gain and phase control of compensatory eye movements by the flocculus of the vestibulo-cerebellum. In:

- S.M. Highstein, R.R. Fay, and A.N. Popper (Eds.), *The Vestibular System*. Springer, New York, p. 375–422.
- Densert, O. & Wersäll, J. 1974. The morphology of the middle ear muscles in mammals. En: Keidel W.D. & Neff, W.D (eds), *Auditory System*. Springer, Berlin Heidelberg, p. 111-124.
- Dickman, J.D. 1996. Spatial orientation of semicircular canals and afferent sensitivity vectors in pigeons. *Experimental Brain Research* 111: 8–20.
- Drake, R., Vogle, W. & Mitchel AW. 2005. Gray anatomía para estudiantes. Segunda edición. Elsevier, Barcelona, 880 p.
- Dryden, I.L & Mardia, K.V. 1998. Statistical shape analysis. John Wiley & Sons. Chichester,
- Dumont, M., Wall, C.E., Botton-Divet, L., Goswami, A., Peigné, S. & Fabre, A.C. 2016. Do functional demands associated with locomotor habitat, diet, and activity pattern drive skull shape evolution in musteloid carnivorans? *Biological Journal of the Linnean Society* 117(4): 858–878.
- Eisenberg, J.F. 1989. An introduction to the Carnivora. En: J.L. Gittleman (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Cornell University Press, Ithaca, p. 1–9.
- Ekdale, E.G. 2009. *Variation within the bony labyrinth of mammals*. PhD Dissertation. University of Texas, Austin, 400 p.
- Ekdale, E.G. 2013. Comparative Anatomy of the Bony Labyrinth (Inner Ear) of Placental Mammals. *PLoS ONE* 8 (6): e66624. doi:10.1371/journal.pone.0066624
- Ekdale, E.G. 2016. Form and function of the mammalian inner ear. *Journal of Anatomy* 228: 324–337.
- Ekdale, E.G. & Rowe, T. 2011. Morphology and variation within the bony labyrinth of zhelestids (Mammalia, Eutheria) and other therian mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology* 3: 658–675.
- Ekdale, E.G. & Racicot, R.A. 2015. Anatomical evidence for low frequency sensitivity in an archaeocete whale: comparison of the inner ear of *Zygorhiza kochii* with that of crown Mysticeti. *Journal of Anatomy* 226: 22–39.

- Ekdale, E.G., Archibald, J.D. & Averianov, A.O. 2004. Petrosal bones of placental mammals from the Late Cretaceous of Uzbekistan. *Acta Palaeontologica Polonica* 49 (1): 161–176.
- Emslie, S.D. & Czaplewski, N.J. 1985. A new record of giant short faced bear, *Arctodus simus*, from western North American with a re-evaluation of its paleobiology. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles* 3711: 1–12.
- Ezure, K. & Graf, W. 1984. A quantitative analysis of the spatial organization of the vestibulo-ocular reflexes in lateral- and frontal eyed animals. I. Orientation of semicircular canals and extraocular muscles. *Neuroscience* 12: 85–93.
- Fariña, R.A. 1996. Trophic relationships among Lujanian Mammals. *Evolutionary Theory* 11: 125-134.
- Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F. & Bargo, M.S. 1998. Body mass estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozologia Neotropical* 5(2): 87-108.
- Figueirido, B. & Soibelzon, L.H. 2009. Inferring paleoecology in extinct tremarctine bears (Carnivora, Ursidae) via geometric morphometrics. *Lethaia* 43:209–222.
- Fleischer, G. 1973. Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere einschließlich des Menschen. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 21: 131–239.
- Fleischer, G. 1976. Hearing in extinct cetaceans as determined by cochlear structure. *Journal of Paleontology* 50: 133–152.
- Fleischer, G. 1978. Evolutionary principles of the mammalian middle ear Springer Science & Business Media, Vol. 55, New York, 75p.
- Flower, W.H. 1869. On the value of the characters of the base of the cranium in the classification of the Order Carnivora, and on the systematic position of *Bassaris* and other disputed forms. *Proceedings of the Zoology Society of London* 37: 4–37.
- Flynn, J.J. & Nedbal, M.A. 1998. Phylogeny of the Carnivora (Mammalia): Congruence vs Incompatibility among Multiple Data Sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9(3): 414–426.
- Garshelis, D.L. 2009. Family Ursidae (Bears). In: D.E. Wilson and R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the world. Volume 1: Carnivores*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 448–498.

- Gavrilov, K. 1959. *Curso de Anatomía y Fisiología Comparada. IV: Esqueleto*. Primera Parte. Universidad Nacional de Tucumán, Escuela Universitaria de Ciencias Naturales, Tucumán, 119 p.
- Georgi, J.A. 2008. *Semicircular canal morphology as evidence of locomotor environment in amniotes*. Tesis de Doctorado. State University of New York, Stony Brook, 234 p.
- Gervais, P. 1873. Mémoire sur plusieurs espèces de mammifères fossiles propres à l'Amérique méridionale. *Mémoires de la Société Géologique de France* (2) IX (5): 1–44.
- Gillette, D. D. & Madsen, D. B. 1992. The Short-faced bear *Arctodus simus* from the Late Quaternary in the Wasatch mountains of Central Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12(1): 107–112.
- Ginsburg, L. 1966. Les amphicyons des Phosphorites du Quercy. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* 52: 23–64.
- Ginsburg, L. 1982. Sur la position systématique du petit panda, *Ailurus fulgens* (Carnivora, Mammalia). *Géobios, Mémoire Spécial* 6: 247–258
- Gishlick, A.K. 2008. The ontogeny, phylogeny, and ecology of the herpestid auditory bulla. PhD Thesis, Yale University, Yale, 339 p.
- Glickstein, M., Gerrits, N., Kralj-Hans, I., Mercier, B., Stein, J. & Voogd, J. 1994. Visual pontocerebellar projections in the macaque. *Journal of Comparative Neurology* 349: 51-72.
- Graf, W. & Vidal, P.P. 1996. Semicircular canal size and upright stance are not interrelated. *Journal of Human Evolution* 30: 175–181.
- Gray, H. 1858. *Anatomy, descriptive and surgical*. John W. Parker & Son, London, p 337.
- Gray, A.A. 1907. *The Labyrinth of Animals: Including Mammals, Birds, Reptiles and Amphibians*. Volumen 1. Churchill, London, 342 p.
- Gray, A.A. 1908. *The Labyrinth of Animals: Including Mammals, Birds, Reptiles and Amphibians*. Volumen 2. Churchill, London.
- Gray, H. 1918. *Anatomy of the Human Body*. PA: Lea & Febiger, Philadelphia, 1396 p.

- Grohé, C., Tseng, Z.J., Lebrun, R., Boistel, R. & Flynn, J.J. 2016. Bony labyrinth shape variation in extant Carnivora: a case study of Musteloidea. *Journal of Anatomy* 228(3): 366–383.
- Hemilä, S., Nummela, S. & Reuter, T. 1995. What middle ear parameters tell about impedance matching and high frequency hearing. *Hearing Research* 85: 31–44
- Herrero, S. 1972. Aspects of Evolution and Adaptation in American Black Bears (*Ursus americanus* Pallas) and Brown and Grizzly Bears (*U. arctos* Linné.) of North America. *Bears: Their Biology and Management, Vol. 2. A Selection of Papers from the Second International Conference on Bear Research and Management, Calgary, Alberta, Canada, 6-9*
- Hopson, J.A. 2011. The origin of the mammalian middle ear. *American Zoologist* 6(3): 437–450.
- Horovitz, I., Ladevèze, S., Argot, C., Macrini, T.E., Hooker, J.J., Kurz, C., De Muizon, C. & Sánchez-Vilagra, M.R. 2008. The anatomy of *Herpetotherium fugax* Cope 1873, a metatherian from the Oligocene of North America. *Palaeontographica* 284: 109–141.
- Hough, M.J. 1944. The auditory region in some Miocene carnivores. *Journal of Paleontology* 18: 470–479.
- Hough, J.R. 1948. The auditory region in some members of the Procyonidae, Canidae, and Ursidae. Its significance in the phylogeny of the Carnivora. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 92: 67–118.
- Hough, J.R. 1952. Auditory region in North American fossil Felidae; its significance in phylogeny. *Geological Survey Professional Paper* 243: 95–115.
- Huang, G.T, Rosowski, J.J, Ravicz, M.E. & Peake, W.T 2002. Mammalian ear specializations in arid habitats: structural and functional evidence from sand cat (*Felis margarita*). *Journal of Comparative Physiology A* 188: 663–681.
- Hullar, T.E. & Williams, C.D. 2006. Geometry of the semicircular canals of the chinchilla (*Chinchilla laniger*). *Hearing research* 213 (1): 17–24.
- Hunt, R.M. 1974. The auditory bulla in Carnivora: an anatomical basis for reappraisal of carnivore evolution. *Journal of Morphology* 143: 21–76
- Hunt, R.M. 1987. Evolution of the aeluroid Carnivora: significance of auditory structure in the nimravid cat *Dinictis*. *American Museum Novitates* 2886: 1–74.

- Hunt, R.M. 1991. Evolution of the aeluroid Carnivora: viverrid affinities of the Miocene carnivoran Herpestides. *American Museum Novitates* 3023: 1–34.
- Hyrtl, J. 1845. Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugethiere. Friedrich Ehrlich, Prague, 139 p.
- Ivanoff, D.V. 2000. Origin of the septum in the canid auditory bulla: evidence from morphogenesis. *Acta Theriologica* 45: 253–270
- Ivanoff, D.V. 2001. Partitions in the carnivoran auditory bulla: their formation and significance for systematics. *Mammal Review* 31: 1–16.
- Jeffery, N. & Spoor, F. 2006. The primate subarcuate fossa and its relationship to the semicircular canals part I: prenatal growth. *Journal of Human Evolution* 51(5): 537-549.
- Jin, C., Ciochon, R.L., Dong, W., Hunt, R.M., Liu, J., Jaeger, M. & Zhu, Q. 2007. The first skull of the earliest giant panda. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(26): 10932-10937.
- Jollie, M. 1962. Chordate Morphology. Rheinhold Publishing Corporation, New York, p. 478.
- Juárez Casillas, L.A. & Varas, C. 2011. Genética evolutiva y molecular de la familia Ursidae: una revisión bibliográfica actualizada. *Therya* 2: 47–65.
- Kaas, J. 2009. *Evolutionary Neuroscience*. Academic Press, Oxford, reino Unido, p, 1038.
- Kardong, K.V. 2012. Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution. McGraw-Hill, Boston, 816 p.
- Kiernner, A.C., Mayer, R. & Kirschhofer, K. 2002. Do the tensor tympani and tensor veli palatini muscles of man form a functional unit? A histochemical investigation of their putative connections. *Hearing Research*. 165: 48–52.
- Klingenberg, C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11: 353–357.
- Klingenberg, C.P. & Ekau, W. 1996. A combined morphometric and phylogenetic analysis of an ecomorphological trend: pelagization in Antarctic fishes (Perciformes: Nototheniidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 59: 143–177.

- Klingenberg, C.P., & Gidaszewski, N.A. 2010. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Systematic Biology* 59 (3): 245–261.
- Klingenberg, C.P. & Marugán-Lobón, J. 2013. Evolutionary covariation in geometric morphometric data: analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context. *Systematic Biology* 62(4): 591–610.
- Klingenberg, C.P., Duttke, S., Whelan, S. & Kim, M. 2012. Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: a multilevel analysis of morphometric integration in the shape of compound leaves. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 115–129.
- 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.
- Krause, J., Unger, T., Noçon, A., Malaspinas, A., Kolokotronis, S., Stiller, M., Soibelzon, L., Spriggs, H., Dear, P.H., Briggs, A.W., Bray, S.C.E., O'Brien, S.J., Rabeder, G., Matheus, P., Cooper, A., Slatkin, M., Pääbo, S. & Hofreiter, M. 2008. Mitochondrial genomes reveal an explosive radiation of extinct and extant bears near the Miocene-Pliocene Boundary. *BMC Evolutionary Biology* 8 (220): 1–12.
- Kurtén, B. 1966. Pleistocene bears of North America: 1. Genus *Tremarctos*, spectacled bears. *Acta Zoologica Fennica* 115: 1–120.
- Kurtén, B. 1967. Pleistocene bears of North America: 2. Genus *Arctodus*, short faced bears. *Acta Zoologica Fennica* 117: 1–60.
- Ladevèze, S., Asher, R.J. & Sánchez-Villagra, M.R. 2008. Petrosal anatomy in the fossil mammal *Necrolestes*: evidence for metatherian affinities and comparisons with the extant marsupial mole. *Journal of Anatomy* 213: 686–697.
- Ladevèze, S., De Muizon, C., Colbert, M., & Smith, T. 2010. 3D computational imaging of the petrosal of a new multituberculate mammal from the Late Cretaceous of China and its paleobiologic inferences. *Comptes Rendus Palevol* 9: 319–330.
- Lane, J. & Witte, R. 2010. The temporal bone, an imaging atlas. Springer Heidelberg, London, p. 118

- Legendre, S. & C. Roth. 1988. Correlation of carnassial tooth size and body weight in recent carnivores (Mammalia). *Historical Biology* 1: 85–98.
- Liem, K.F., Bemis, W.E., Walker, W.F. & Grande, L. 2001. Functional anatomy of the vertebrates: an evolutionary perspective. Tercera edición. Thomson Brooks/Cole, Philadelphia, 703 p.
- Linde M., Palmer M. & Gómez-Zurita J. 2004. Differential correlates of diet and phylogeny on the shape of the premaxilla and anterior tooth in sparid fishes (Perciformes: Sparidae). *Journal of Evolutionary Biology* 17: 941–952.
- Lindenlaub, T., Burda, H., & Nevo, E. 1995. Convergent evolution of the vestibular organ in the subterranean mole-rats, *Cryptomys* and *Spalax*, as compared with the aboveground rat, *Rattus*. *Journal of Morphology* 224: 303–311.
- Lo, W.W.M., Daniels, D.L., Chakeres D.W., Linthicum F.H., Ulmer J.L., Mark L.P., & Swartz, J.D. 1997. The Endolymphatic Duct and Sac. *American Society of Neuroradiology* 18:881–887.
- Loza, C.M. 2016. Nomenclatura osteológica y accidentes de la región ótica de pinnípedos, y sinónimos. *Revista del Museo de La Plata* 1(2): 117-158.
- Luo, Z.X., Ruf, I. & Martin, T. 2012. The petrosal and inner ear of the Late Jurassic cladotherian mammal *Dryolestes leiriensis* and implications for ear evolution in therian mammals. *Zoological Journal of the Linnean Society* 166: 433–463.
- Luo, Z.X., Ruf, I., Schultz, J.A. & Martin, T. 2011. Fossil evidence on evolution of inner ear cochlea in Jurassic mammals. *Proceedings of the Royal Society B* 278: 28–34.
- MacIntyre, G.T. 1972. The trisulcate petrosal pattern of mammals. In: T. Dobzhansky, M.K. Hecht & W.C. Steere (Eds.), *Evolutionary Biology*. Springer US, p. 275-303.
- MacLeod, N. 2002. Phylogenetic signals in morphometric data. In: N. MacLeod & P.L. Forey (Eds.), *Morphology, shape and phylogeny*. Taylor & Francis, London, p. 100–138.
- MacPhee, R.D. 1981. Auditory regions of primates and eutherian insectivores. Morphology, ontogeny, and character analysis. *Contributions to Primatology* 18:1–282.

- Macholán, M. 2006. A geometric morphometric analysis of the shape of the first upper molar in mice of the genus *Mus* (Muridae, Rodentia). *Journal of Zoology*, 270(4), 672-681.
- Macrini, T.E., Flynn, J.J., Croft, D.A. & Wyss, A.R. 2010. Inner ear of a notoungulate placental mammal: anatomical description and examination of potentially phylogenetically informative characters. *Journal of Anatomy* 216: 600–610.
- Maddison, W.P. 1991. Squared-change parsimony reconstructions of ancestral states for continuous-valued characters on a phylogenetic tree. *Systematic Zoology* 40: 304–314.
- Maier, W. & Ruf, I. 2016. Evolution of the mammalian middle ear: a historical review. *Journal of Anatomy* 228: 270–83.
- Malinzak, M.D., Kay, R.F. & Hullar, T.E. 2012. Locomotor head movements and semicircular canal morphology in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States* 109: 17914–17919.
- Mallo, M. & Gridley, T. 1996. Development of the mammalian ear: coordinate regulation of formation of the tympanic ring and the external acoustic meatus. *Development* 122(1): 173–179.
- Marshall, L.G., Webb, S.D., Sepkoski, J.J. & Raup, D.M. 1982. Mammalian evolution and the Great American Interchange. *Science* 215: 1351–1357.
- Marugán-Labón, J., Chiappe, L.M. & Farke, A.A. 2013. The variability of inner ear orientation in saurischian dinosaur: testing the use of semicircular canals as a reference system for comparative anatomy. *PeerJ* 1: e124.
- Mason, M.J. 2016. Structure and function of the mammalian middle ear. II: Inferring function from structure. *Journal of anatomy* 228 (2): 300–312.
- McVean, A. 1999. Are the semicircular canals of the European mole, *Talpa europaea*, adapted to a subterranean habitat? *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A Molecular & Integrative Physiology* 123: 173–178.
- Meloro, C. & Jones, A.G. 2012. Tooth and cranial disparity in the fossil relatives of *Sphenodon* (Rhynchocephalia) dispute the persistent ‘living fossil’ label. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 2194–2209.
- Meng, J. & Fox, R.C. 1995. Osseous inner ear structures and hearing in early marsupials and placentals. *Zoological Journal of the Linnean Society* 115: 47–71.

- Mitchell, K.J., Bray, S.C., Bover, P., Soibelzon, L., Schubert, B.W., Prevosti, F., Prieto, A., Martin, F., Austin, J. & Cooper, A. 2016. Ancient mitochondrial DNA reveals convergent evolution of giant short-faced bears (Tremarctinae) in North and South America. *Biology letters* 12(4): 20160062.
- Monteiro, L.R. & Nogueira, M.R. 2011. Evolutionary patterns and processes in the radiation of phyllostomid bats. *BMC Evolutionary Biology* 11: 137.
- Moore, W.J. 1981. *The mammalian skull*. Cambridge University Press, Cambridge, 384 p.
- Müller, M. 1999. Size limitations in semicircular duct systems. *Journal of Theoretical Biology* 198: 405–437.
- Nash, W.G., Wienberg, J., Ferguson-Smith, M.A., Menninger, J.C. & O'Brien, S.J. 1998. Comparative genomics: tracking chromosome evolution in the family Ursidae using reciprocal chromosome painting. *Cytogenetics and Cell Genetics* 83:182–192.
- Nomina Anatomica Veterinaria 2012. International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature, 5th ed. Ithaca: Department of Veterinary Anatomy, Cornell University.
- Novacek, M.J. 1977. Aspects of the problem of variation, origin and evolution of the eutherian auditory bulla. *Mammal Review* 7: 131–150. doi:10.1111/j.1365-2907.1977.tb00366.x
- Novacek, M.J. 1993. Patterns of diversity in mammalian skull. En J. Hanken & B.K. Hall (Eds.), *The Skull*. University of Chicago Press, Chicago, p. 438–548.
- Nummela, S. 1995. Scaling of the mammalian middle ear. *Hearing Research* 85: 18–30.
- O'Brien, S.J., Nash, W.G., Wildt, D.E., Bush, M.E., & Benveniste, R.E. 1985. A molecular solution to the riddle of the giant panda's phylogeny. *Nature* 317: 140–144.
- O'Brien, S.J., Benveniste, R.E., Nash, W.G., Martenson, J.S., Eichelberger, M.A., Wildt, D. E., Bush, M., Wayne, R. K. & Goldman, D. 1991. Molecular Biology and Evolutionary Theory: The Giant Panda's Closest Relatives. En: *New perspectives on Evolution*. Warren, L. y Koprowski, H. (eds.): 225-250. Wiley-Liss, Inc., New York.

- O’Dea, A., Lessios, H.A., Coates, A.G., Eytan, R.I., Restrepo-Moreno, S.A., Cione, A.L., Collins, L.S., de Queiroz, A., Farris, D.W., Norris, R.D., Stallard, R.F., Woodburne, M.O., Aguilera, O., Aubry, M.P., Berggren, W.A., Budd, A.F., Cozzuol, M.A., Coppard, S.E., Duque-Caro, H., Finnegan, S., Gasparini, G.M., Grossman, E.L., Johnson, K.G., Keigwin, L.D., Knowlton, N., Leigh, E.G., Leonard-Pingel, J.S., Marko, P.B., Pyenson, N.D., Rachello-Dolmen, P.G., Soibelzon, E., Soibelzon, L.H., Todd, J.A., Vermeij, G.J., & Jackson, J.B.C. 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances* 2(8): e1600883. DOI: 10.1126/sciadv.1600883.
- O’Gorman, S. 2005. Second branchial arch lineages of the middle ear of wild-type and *Hoxa2* mutant mice. *Developmental dynamics* 234: 124–131.
- Oman, C.M., Marcus, E.N. & Curthoys, I.S. 1987. The influence of semicircular canal morphology on endolymph flow dynamics. *Acta Oto-Laryngologica* 103: 1–13.
- Orliac, M.J., Benoit, J., & O’Leary, M.A. 2012. The inner ear of Diacodexis, the oldest artiodactylmammal. *Journal of Anatomy* 221: 417–426.
- Paradis, E. 2012. Analysis of macroevolution with phylogenies. *Analysis of Phylogenetics and Evolution with R*. Springer-Verlag, New York, p. 203-312.
- Park, K., Ueno, K. & Lim, D.J. 1992. Developmental anatomy of the Eustachian tube and middle ear in mice. *American Journal of Otolaryngology* 13: 93–100.
- Pasitschniak, M. 1993. *Ursus arctos*. Mammalian Species. *The American Society of Mammalogists* 439: 1–10.
- Perea, D. & Ubilla, M. 1998. South American Fossil Bears (Ursidae, Tremarctinae). *Actas VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Bahía Blanca), p. 70.
- Petter, G. 1966. *Cynodictis*, canidé oligocène d’Europe: région tympanique et affinités. *Annals Palaeontologie, Vertebrata* 52: 3–19.
- Peyton, B. 1980. Ecology, distribution and food habits of spectacled bears *Tremarctos ornatus*, in Peru. *Journal of Mammalogist* 61 (4): 639-652.
- Pocock, R.I. 1921. The external characters and classification of the Procyonidae. *Proceeding of the Zoology Society of London* 91: 389–422.
- Pocock, R.I. 1922. The external characters and classification of the Mustelidae. *Proceeding of the Zoology Society of London* 91: 803–837.

- Pocock, R.I. 1929. The structure of the auditory bulla in the Procyonidae and the Ursidae, with a note on the bulla of *Hyaena*. *Proceeding of the Zoology Society of London* 98: 963–974.
- Prevosti, F.J., Soibelzon, L.H., Prieto, A., San Roman, M. & Morello, F. 2003. The Southernmost Bear: *Pararctotherium* (Carnivora, Ursidae, Tremarctinae) in the latest Pleistocene of Southern Patagonia, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 709–712.
- Ramprashad, F., Landolt, J.P., Money, K.E., Clark, D. & Laufer, J. 1979. A morphometric study of the cochlea of the little brown bat (*Myotis lucifugus*). *Journal of Morphology* 160: 345–358.
- Rodrigues, P.G., Ruf, I. & Schultz, C.L. 2013. Digital Reconstruction of the Otic Region and Inner Ear of the Non-Mammalian Cynodont *Brasilitherium riograndensis* (Late Triassic, Brazil) and Its Relevance to the Evolution of the Mammalian Ear. *Journal of Mammalian Evolution* 20(4): 291–307.
- Rohlf, J. 2010. *tpsdig2. Versión 2.16*. Stony Brook, New York: Department of Ecology & Evolution, State University of New York.
- Rohlf, J. 2013. *tpsUtil. Versión 1.56*. Stony Brook, New York: Department of Ecology & Evolution, State University of New York.
- Romer, A.S. & Parsons, T.S. 1977. *The Vertebrate Body*. Quinta edición. Saunders, Philadelphia, 600 p.
- Romer, A.S. & Parsons, T.S. 1986. *The Vertebrate Body*. Sexta edición. Saunders, Philadelphia, 679 p.
- Rosowski, J.J. 1994. Outer and middle ears. En: *Comparative Hearing: Mammals*. Springer, New York, p. 172–247.
- Rougier, G.W., Wible, J.R. & Novacek, M.J. 1998. Implications of *Deltatheridium* specimens for early marsupial history. *Nature* 396: 459–463.
- Rozen-Rechels, D., Peign, S., Germain, D. & Ladevèze, S. 2016. Intraspecific morphological variation of the middle ear in the European badger, *Meles meles* (Carnivora: Mustelidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 19: 106–116.
- Ruf, J.I., Luo, Z.X. & Martin, T. 2013. Reinvestigation of the basiskull of *Haldanodon expectatus* (Mammaliaformes, Docodonta). *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 382–400.

- Ruf, I., Luo, Z.-X., Wible, J.R. & Martin, T. 2009. Petrosal anatomy and inner ear structures of the Late Jurassic *Henkelotherium* (Mammalia, Cladotheria, Dryolestoidea): insight into the early evolution of the ear region in cladotherian mammals. *Journal of Anatomy* 214: 679–693. doi:10.1111/j.1469-7580.2009.01059.x.
- Ryan, T.M., Silcox, M.T., Walker, A., Mao, X., Begun, D.R., Benefit, B.R., Gingerich, P.D., Köhler, M., Kordos, L., McCrossin, M.L., Moya-Sola, S., Sanders, W.J., Seiffert, E.R., Simons, E., Zalmout, I.S. & Spoor, F. 2012. Evolution of locomotion in Anthropeidea: the semicircular canal evidence. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 3467–3475.
- Sánchez-Villagra, M.R. & Schmelzle, T. 2007. Anatomy and development of the bony inner ear in the woolly opossum, *Caluromys philander* (Didelphimorphia, Marsupialia). *Mastozoología Neotropical* 14: 53–60
- Sánchez-Villagra, M.R., Ladevèze, S. & Horovitz, I. 2007. Exceptionally preserved North American Paleogene metatherians: adaptations and discovery of a major gap in the opossum fossil record. *Proceedings of the Royal Society, Biology Letters* 3: 318–322.
- Savage, R.J.G. 1957. The anatomy of *Potamotherium* an Oligocene lutrine. *Proceedings of the Zoological Society of London* 129: 151–244.
- Schimkiewitsch, 1921.
- Schleich, C. & Vassallo, A. 2003. Bullar volume in subterranean and surface-dwelling Caviomorph Rodents. *Journal of Mammalogy* 84 (1): 185–189.
- Schmelzle, T., Sánchez-Villagra, M.R. & Maier, W. 2007. Vestibular labyrinth evolution in diprotodontian marsupial mammals. *Mammal Study* 32: 83–97.
- Schoenwolf, G.C., Bleyl, S.B., Brauer, P. & Francis-West, P.H. 2012. *Larsen's Human Embryology*. Quinta edición. Churchill Livingstone, London, 576 p.
- Schubert, B. 2010. Late Quaternary chronology and extinction of North American short-faced bears (*Arctodus simus*). *Quaternary International* 217: 188–194.
- Segall, W. 1943. The auditory region of the arctoid carnivores. *Zoological Series of the Field Museum of Natural History* 29: 33–59.
- Segall, W. 1970. Morphological parallelisms of the bulla and auditory ossicles in some insectivores and marsupials. *Fieldiana Zoology* 51: 169–205.

- Sidlauskas, B. 2008. Continuous and arrested morphological diversification in sister clades of characiform fishes: a phylomorphospace approach. *Evolution* 62: 3135–3156.
- Silcox, M.T., Bloch, J.I., Boyer, D.M., Godinot, M., Ryan, T.M., Spoor F. & Walker, A. 2009. Semicircular canal system in early primates. *Journal of Human Evolution* 56: 315–327.
- Silva, M. & Downing, J.A. 1995. *CRC Handbook of Mammalian Body Masses*. CRC Press, Boca Raton, 359 p.
- Sipla, J.S. 2007. The semicircular canals of birds and non-avian Theropod Dinosaurs. Tesis de Doctorado, Department of Anatomical Science, Stony Brook University, 241 p.
- Sisson, S. & Grossman, J.D. 1977. *Anatomía de los Animales Domésticos*. Quinta Edición. Salvat, Barcelona, 1414 p.
- Smith, R.J. 1993. Bias in equations used to estimate fossil primate body mass. *Journal of Human Evolution* 43: 271–287.
- Soibelzon, L.H. 2002. Los Ursidae (Carnivora, Fissipedia) fósiles de la República Argentina. Aspectos Sistemáticos y Paleoecológicos. Tesis doctoral de la Universidad Nacional de La Plata, 253 p.
- Soibelzon, L.H. 2004. Revisión sistemática de los Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) fósiles de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6: 107–133.
- Soibelzon, L.H. & Rincón, A. 2007. The fossil record of the short-faced bears (Ursidae, Tremarctinae) from Venezuela. Systematic, biogeographic, and paleoecological implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 245: 287–298.
- Soibelzon, L.H. & Tarantini, V.B. 2009. Estimación de la masa corporal de las especies de osos fósiles y actuales (Ursidae, Tremarctinae) de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 11:243–254.
- Soibelzon, L.H. & Schubert, B.W. 2011. The largest known bear, *Arctotherium angustidens*, from the early Pleistocene pampean region of Argentina: with a discussion of size and diet trends in bears. *Journal of Paleontology* 85: 69–75.
- Soibelzon, L.H. & Prevosti, F. 2012. Fossils of South American Land Carnivores (Carnivora, Mammalia). En: M. Ruiz and J. Shostell (Eds.), *Molecular Population*

- Genetics, Evolutionary Biology and Biological Conservation of Neotropical Carnivores*. Nova Science Publisher, New York, p. 509–530.
- Soibelzon, L.H., Tonni, E.P. & Bond, M. 2005. The fossil record of South American short-faced bears (Ursidae, Tremarctinae). *Journal of South American Earth Science* 20: 105–113.
- Soibelzon, L.H., Schubert, B.W. & Posadas, P.E. 2010. A new phylogenetic analysis of Tremarctinae bears. VII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados. *Actas del VII Simposio Brasileiro de Paleontología de Vertebrados* (Río de Janeiro) 1: 114.
- Soibelzon, L.H., Romero, M.R., Huziel Aguilar, D. & Tartarini, V.B. 2008. A new finding in the Blancan of the El Salvador indicates the probable dating of the Tremarctinae's (Ursidae, Carnivora) entrance to South America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abh* 250 (1): 1-8.
- Soibelzon, L.H., Pomi, L.M., Tonni, E.P., Rodriguez, S. & Dondas, A. 2009. First Report of a short-faced bears' den (*Arctotherium angustidens*). Palaeobiological and palaeoecological implications. *Alcheringa* 33: 211–222.
- Soibelzon, L.H., Grinspan, G.A., Bocherens, H., Acosta, W.G., Jones, W., Blanco, E.R. & Prevosti, F. 2014. South American giant short-faced bear (*Arctotherium angustidens*) diet: evidence from pathology, morphology, stable isotopes, and biomechanics. *Journal of Paleontology* 88(6): 1240–1250.
- Solntseva, G.N. 2006. Organs of hearing and equilibrium during ontogenesis of mammals. *Russian Journal of Developmental Biology* 37: 282–300.
- Spoor, F. 2003. The semicircular canal system and locomotor behaviour, with special reference to hominin evolution. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 243: 93–104.
- Spoor, F. & Zonneveld, F. 1998. Comparative review of the human bony labyrinth. *American Journal of Physical Anthropology* 41: 211–251.
- Spoor, F., Bajpai, S., Hussain, S.T., Kumar, K. & Thewissen, J.G. 2002. Vestibular evidence for the evolution of aquatic behaviour in early cetaceans. *Nature* 417(6885): 163-166.

- Spoor, F., Garland, T., Krovitz, G., Ryan, T.M., Silcox, M.T. & Walker, A. 2007. The primate semicircular canal system and locomotion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 10808–10812.
- Stokstad, E. 2004. Head games show whether dinos went on two legs or four. *Science* 306: 1466.
- Stucchi, M. & Figueroa, J. 2013. Morfología cráneo–mandibular del oso andino *Tremarctos ornatus* (Carnivora: Ursidae). *THERYA* 4(3):485-509. DOI: 10.12933/therya-13-168
- Stucchi, M., Salas-Gismondi, R., Baby, P., Guyot, J.L. & Shockey, B.J. 2009. A 6,000+ year-old spectacled bear from an Andean cave in Peru. *Ursus* 20: 63–68.
- Tabatabaei Yazdi, F. Colangelo, P. & Adriaens, D. 2013. Testing a long-standing hypothesis on the relation between the auditory bulla size and environmental conditions: a case study in two jird species (Muridae: *Meriones libycus* and *M. crassus*). *Mammalia* DOI 10.1515
- Tedford, R.H. & Martin, J. 2001. *Plionarctos*, a tremarctinae bear (Ursidae: Carnivora) from western North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 311–321.
- Thenius, E. 1949. Zur Revision der Insektivoren des steirischen Tertiars II. *Sitzungsberichte der Österreichischen Akad, Wissensch mathnaturwissensch Klasse, Abt I* 159: 671–693.
- Thomassin, J.M., Dessi, P., Danvin, J.B. & Forman, C. 2008. Anatomía del oído medio. *EMC - Otorrinolaringología* 37: 1–20.
- Thompson, H., Ohazama, A., Sharpe, P.T. & Tucker, A.S. 2012. The origin of the stapes and relationship to the otic capsule and oval window. *Developmental Dynamics* 241: 1396–1404.
- Thompson, H. & Tucker, A.S. 2013. Dual origin of the epithelium of the mammalian middle ear. *Science* 339: 1453–1456.
- Torres, T. 1984. *Los Úrsidos del Pleistoceno- Holoceno de la Península Ibérica*. PhD dissertation. Tesis Doctoral Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Minas de Madrid, Madrid.
- Torres, T. 1987. La región auditiva en los Osos del Pleistoceno europeo. *Revista Española de Paleontología* 2: 41–47.

- 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* 94: 1–316.
- Trajano, E., & Ferrarezzi, H. 1994. A fossil bear from northeastern Brazil, with a phylogenetic analysis of the South American extinct Tremarctinae (Ursidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 552–561.
- Tucker, A.S., Watson, R.P. & Lettice, L.A. 2004. Bapx1 regulates patterning in the middle ear: altered regulatory role in the transition from the proximal jaw during vertebrate evolution. *Development* 131: 1235–1245.
- Turner, H.N. 1848. Observations relating to some of the foramina at the base of the skull in Mammalia; and on the classification of the Order Carnivora. *Proceedings of the Zoological Society of London* 63–88.
- Ubilla, M. & Perea, D. 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: a biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 75–90.
- Van der Klaauw, C.J. 1931. The auditory bulla in some fossil mammals with a general introduction to this region of the skull. *Bulletin of American Museum of Natural History* 62: 1–352.
- Van Kampen, P.N. 1905. Die Tympanalgegend des Säugetierschädels. *Morphol Jahrb* 34: 321–722
- Van Valkenburgh, B. 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. In *Body Size in Mammalian Paleobiology*. In: J. Damuth & B.J. MacFadden (Eds.), *Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press, New York, p. 181–206.
- Walker, A., Ryan, T.M., Silcox, M.T., Simons, E.L. & Spoor, F. 2008. The Semicircular Canal System and Locomotion: The Case of Extinct Lemuroids and Lorisoids. *Evolutionary Anthropology* 17: 135–145.
- Walsh, S.A., Luo, Z.X. & Barrett, P.M. (2013). Modern imaging techniques as a window to prehistoric auditory worlds. En: C. Köppl, G.A. Manley, A.N. Popper & R.R. Fay (eds) *Insights from comparative hearing research*. Springer New York. (pp. 227-261)

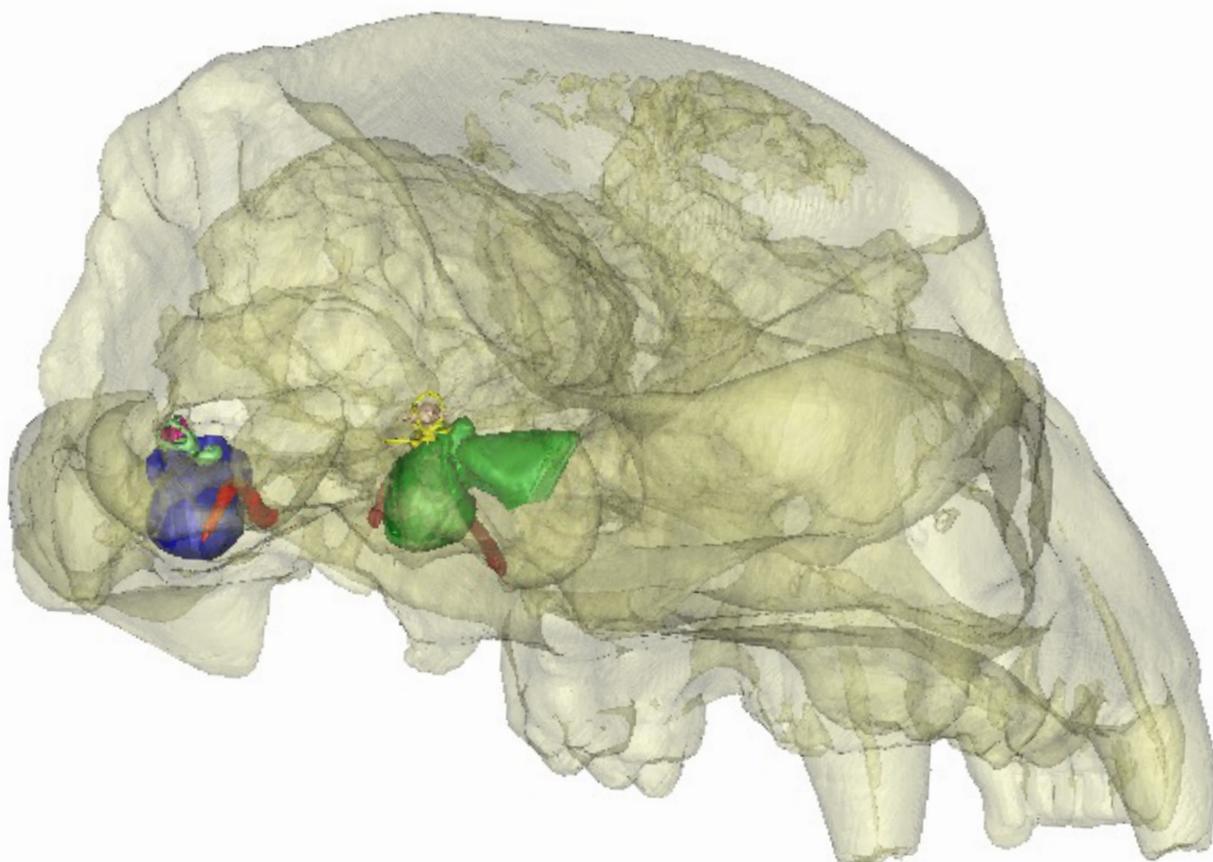
- Warton, D.I., Wright, I.J., Falster, D.S. & Westoby, M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews* 81: 259–291. doi:10.1017/S1464793106007007.
- Wayne, R.K., Van Valkenburg, B.Y. & O'Brien, S.J. 1991. Molecular distance and divergence time in Carnivores and Primates. *Molecular and Biological Evolution* 8(3): 297–319.
- Webb, S.D. & Taylor, B. 1980. The phylogeny of hornless ruminants and description of the cranium of *Archaeomeryx*. *Bulletin of American Society of Natural History* 167: 121–157.
- Webster, D.B. 1962. A function of the enlarged middle-ear cavities of the kangaroo rat, *Dipodomys*. *Physiological Zoology* 35: 248–255
- Webster, D.B. 1966. Ear structure and function in modern mammals. *American Zoologist* 6: 451–466.
- Webster, D.B. & Webster, M. 1975. Auditory systems of Heteromyidae: functional morphology and evolution of the middle ear. *Journal of Morphology* 14(3): 343–376.
- West, C.D. 1985. The relationship of the spiral turns of the cochlea and the length of the basilar membrane to the range of audible frequencies in ground dwelling mammals. *The Journal of the Acoustical Society of America* 77: 1091–1101.
- Wever, E.G., McCormick, J.G., Palin, J. & Ridgway, S.H. 1971. Cochlea of the dolphin, *Tursiops truncatus*: the basilar membrane. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 68: 2708–2711.
- Wible, J. 1990. Late Cretaceous marsupial petrosal bones from North América and a cladistic analysis of the petrosal in therian mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10: 183–205.
- Wible, J.R. 2010. Petrosal Anatomy of the Nine-Banded Armadillo, *Dasypus novemcinctus* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae). *Annals of Carnegie Museum* 79 (1): 1–28.
- Wible, J.R., Rougier, G.W., Novacek, M.J. & McKenna, M.C. 2001. Earliest eutherian ear region: a petrosal referred to Prokennalestes from the Early Cretaceous of Mongolia. *American Museum Novitates*, 1-44.

- Wible, J.R., Rougier, G.W., Novacek, M.J., & Asher, R.J. 2007. Cretaceous eutherians and Laurasian origin for placental mammals near the K/T boundary. *Nature* 447(7147), 1003-1006.
- Wible, J.R., Rougier, R.W., Novacek, M.J., McKenna, M.C. & Dashzeveg, D. 1995. A Mammalian Petrosal from the Early Cretaceous of Mongolia: Implications for the Evolution of the Ear Region and Mammalian Interrelationships. *American Museum Novitates* 3149: 1–19.
- Wincza, H. 1896. Über einige Entwicklungsveränderungen in der Gegend des Schädelgrundes bei den Säugethieren. *Bulletin International de l'Académie des Sciences de Cracovie* 1896: 326–337.
- Wincza, H. 1898. On some changes during the development of the base of the head in mammals. *Rozprawy Akademii Umiejetnosci, Wydzial Matematyczno-Przyrodniczy, Serya 2*: 13, 10–26.
- Witmer, L.M., Chatterjee, S., Franzosa, J. & Rowe, T. 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behavior. *Nature* 425: 950–953.
- Wozencraft, W.C. 1989. The phylogeny of the recent Carnivora. En: J.L. Gittleman (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Cornell University Press, Ithaca, p. 495–535.
- Wozencraft, W.C. 2005. Order Carnivora. En: D.E. Wilson & D.M. Reeder (Eds.), *Mammal Species of the World*. Tercera edición. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, p. 532–628.
- Wyss, A.R. & Flynn, J.J. 1993. A phylogenetic analysis and definition of the Carnivora. En: F.S. Szalay, M.J. Novacek & M.C. McKenna (Eds.), *Mammal Phylogeny: Placentals*. Springer-Verlag, New York, p. 32–52.
- Xiong, G. & Nagao, S. 2002. The lobulus petrosus of the paraflocculus relays cortical visual inputs to the posterior interposed and lateral cerebellar nuclei: an anterograde and retrograde tracing study in the monkey. *Experimental brain research* 147(2): 252-263.
- Yang, A. & Hullar, T.E. 2007. Relationship of Semicircular Canal Size to Vestibular-Nerve Afferent. *Journal of Neurophysiology* 98: 3197–3205.

- Yu, L., Li, Q.W., Ryder, O.A. & Zhang, Y.P. 2004. Phylogeny of the bears (Ursidae) based on nuclear and mitochondrial genes. *Molecular phylogenetics and evolution* 32(2): 480-494.
- Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, H.D. & Fink, W.L. 2004. *Geometric morphometric for biologists: a primer*. Academic Press, London, 443p.

Análisis morfológico de la Región Auditiva de los Ursidae Tremarctinae, su aplicación en sistemática filogenética y paleobiología

Trabajo de tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales



Nombre de la tesista

María Eugenia Arnaudo

Directores

Dr. Leopoldo Soibelzon y Dra. Paula Bona

INDICE**TOMO II****TABLAS**

Tabla 1- Lista de materiales estudiados.....	1
Tabla 2- Descripción de landmarks.....	6
Tabla 3- Lista de especímenes utilizados en el estudio de morfometría geométrica.....	7
Tabla 4- Tabla de medidas.....	11
Tabla 5- Valores obtenidos a partir de mediciones sobre los ángulos.....	13
Tabla 6- Resumen de medidas utilizadas para hacer comparaciones.....	14
Tabla 7- Regresión entre el tamaño de los canales semicirculares y el tamaño corporal.....	15
Tabla 8- Regresión entre la desviación de la ortogonalidad y el tamaño de los canales semicirculares.....	15
Tabla 9- Regresión entre la ortogonalidad y el tamaño corporal.....	15
Tabla 10- Regresión entre el índice de agilidad y el tamaño corporal.....	15
Tabla 11- Regresión entre volumen de oído medio y largo cóndilo-orbital.....	16

FIGURAS**CAPITULO I: INTRODUCCIÓN**

I.1 Distribución geográfica de Ursinae.....	17
I.2 Distribución geográfica de Ailuropodinae.....	18
I.3 Distribución geográfica de Tremarctinae.....	19
I.4 Distribución cronoestratigráfica de Tremarctinae.....	20
I.5 GIBA.....	21
I.6 Cladograma original presentado por Trajano y Ferrarezzi (1994).....	22
I.7 Cladograma según Perea & Ubilla (1998).....	22
I.8 Cladograma obtenido por Soibelzon (2002).....	23
I.9 Cladograma obtenido por Krause <i>et al.</i> (2008).....	24
I.10 Cladograma obtenido por Mitchell <i>et al.</i> (2016).....	25
Apéndice A- Tabla que sintetiza la historia taxonómica de las especies de Tremarctinae registradas en América del Sur.....	26

CAPITULO II: ANATOMÍA DE LA REGIÓN AUDITIVA DE LOS TREMARCTINAE

Abreviaturas.....	27
II.1 Región auditiva externa, media e interna.....	29
II.2 Complejo óseo temporal.....	30
II.3 Expansión de los arcos zigomáticos en <i>Ailuropoda melanoleuca</i>	31
II.4 Vista ventral del basicráneo.....	32

II.5 Desarrollo embrionario del oído externo y medio.....	33
II.6 Embriología y desarrollo del oído medio.....	34
II.7 Paredes de la cavidad timpánica.....	35
II.8 Clasificación de Carnivora según la presencia/ausencia del septum.....	36
II.9 Huesecillos del oído medio.....	37
II.10 Ligamentos y músculos presentes en el oído medio.....	38
II.11 Oído interno típico de un mamífero.....	39
II.12 Región auditiva de <i>Arctotherium angustidens</i>	40
II.13 Región auditiva de <i>Arctotherium bonariense</i>	45
II.14 Región auditiva de <i>Arctotherium tarijense</i>	49
II.15 Región auditiva de <i>Arctotherium vetustum</i>	53
II.16 Región auditiva de <i>Arctotherium wingei</i>	55
II.17 Región auditiva de <i>Tremarctos ornatus</i>	56
II.18 Región auditiva de <i>Tremarctos floridanus</i>	61
II.19 Región auditiva de <i>Arctodus pristinus</i>	65
II.20 Región auditiva de <i>Arctodus simus</i>	68
CAPITULO III: MORFOLOGÍA Y FILOGENIA: ANÁLISIS DE DISPARIDAD MORFOLÓGICA	
III.1 Visualización de los landmarks.....	69
III.2 Superarbol reconstruido partir de las filogenias de Soibelzon (2002) y Krause <i>et al.</i> (2008).....	70
III.3 Análisis de componentes principales por subfamilia.....	71
III.4 Grillas de deformación con el consenso para ejemplares de Ursidae.....	72
III.5 Análisis de componentes principales por distribución.....	73
III.6 Regresión de las coordenadas de forma versus tamaño de centroide.....	74
III.7 Filomorfoespacio.....	75
III.8 Grilla de deformación que muestra la variación en el género <i>Arctotherium</i>	76
CAPITULO IV: PALEOBIOLOGÍA	
Abreviaturas.....	77
IV.1 Medidas lineales tomadas sobre el modelo 3D.....	78
IV.2 Canales ipsilaterales, sinérgicos y contralaterales.....	79
IV.3 Regresión entre el tamaño de los canales semicirculares y masa corporal.....	80
IV.4 Regresión entre ortogonalidad y tamaño de los canales semicirculares.....	81
IV.5 Regresión entre ortogonalidad y masa corporal.....	82
IV.6 Regresión entre índice de agilidad y masa corporal.....	83
IV.7 Regresión entre volumen del oído medio y el largo cóndilo-orbital.....	84

IV.8 Grafico comparativo entre ortogonalidad e índice de agilidad	85
GLOSARIO	86

Tablas

Tabla 1- Listado de materiales considerados en los estudiados en los distintos análisis, por capítulo. (H: Hembra, M: Macho, NS: No sexado)

Especie	Nº de Catalogo	Sexo	Capítulo II	Capítulo III	Capítulo IV	Tomografías
<i>Arctotherium angustidens</i>	MLP 82-X-22-1	H	X	X	X	X
	MHN 32915	H	X			
	MMMP 26S	H	X			
	MMMP 3980	H	X			
	MACN 12529 der.	H	X	X		
	MACN 43	H	X			
	MLP 00-VII-15-1	M	X			
	MMPH 018	M	X			
	MACN 5132	M	X			
	MLP 00-VII-10-1	M	X	X		
	MMMP 3981	M	X			
	MMMP 3982	M	X			
	MLP 97-I-5-1	M	X			
	MLP 10-4	NS	X			
	MLP 96-XII-1-1	NS	X			
	MACN 974	NS	X			
	MMMP 162S	NS	X	X		
	MMMP 1232	NS	X			
MMMP 1491	NS	X	X			
<i>Arctotherium tarijense</i>	MACN 971	NS	X	X	X	X
	MCN 58	NS	X			
	MHJ 544	NS	X			
<i>Arctotherium bonariensis</i>	MLP 00-VII-1-1	NS	X		X	X
	MMCN 69-6-1	NS	X			
	MARC 10232	NS	X			
	MLP 09-I-5-1	NS	X			
<i>Arctotherium vetustus</i>	MMMP 1233M	NS	X	X		
	MLP 10-5	NS	X			
	MLP 10-7	NS	X			X
<i>Arctotherium wingei</i>	GP-2T 04	NS	X			
<i>Arctodus simus</i>	AMNH 8222	NS	X			
	AMNH 25531	NS	X			
	AMNH 30492	NS	X			
	AMNH: F 95607	NS	X			
	AMNH: F 99209	NS	X	X		
	UF (170690).	NS	X			
<i>Arctodus pristinus</i>	AMNH 95696	NS	X			X
	UF 154288	NS	X		X	
<i>Tremarctos floridanus</i>	AMNH: F 98965	NS	X	X		
	UF 7454	NS	X		X	X
	UF 8526	NS	X			
	VAP CA 22537	NS	X			
	AMNH F 56264	NS	X	X		
<i>Tremarctos ornatus</i>	USNM 100657	H	X	X		
	USNM 155575	NS	X	X		
	USNM 170656	H	X	X		
	USNM 194309	H		X		
	USNM 210321	M	X			
	USNM 210323	M	X	X		

	USNM 210324	M	X			
	USNM 271418	M	X	X		
	USNM 271419	NS	X	X		
	USNM 271420	M	X	X		
	USNM 271421	NS	X			
	USNM 282620	H	X	X		
	USNM 582002	H	X	X		
	MACN Zool. 50.87	NS	X			
	MACN Zool. 17830	NS	X			
	MACN Zool. 17831	NS	X			
	MLP DVZ 1.I.03.62	H	X	X	X	X
	MLP DZV. 2329	H	X	X	X	X
<i>Ursus spelaeus</i>	IFG 906	NS	X			
	IGF 11.600	NS	X			
	NHM 18923	NS	X			
	NHM 18966	NS	X			
	MLP 10-69	NS	X		X	
	MLP 80-XII-1-1	NS	X			X
	AMNH F: AM 95675	NS	X			
<i>Ursus americanus</i>	AMNH42791	NS				
	USNM 156597	NS		X		
	USNM 230788	NS		X		
	USNM 234627	NS		X		
	USNM 234628	M		X		
	USNM 135141	M		X		
	USNM 146371	M		X		
	USNM 150643	M		X		
	USNM 08704	M		X		
	USNM 157339	M		X		
	USNM 170869	M		X		
	USNM 135322	M		X		
	USNM 170868	M		X		
	USNM 159337	M		X		
	USNM 223500	H		X		
	USNM 247319	H		X		
	USNM 138681	H		X		
	USNM 08706	H		X		
	USNM 08705	H		X		
	USNM 243982	H		X		
	USNM 232488	H		X		
	USNM 215134	H		X		
	USNM 211749	H		X		
	USNM 216420	H		X		
	USNM 215202	M		X		
	USNM 224537	M		X		
	USNM 227660	M		X		
	USNM 244509	H		X		
	USNM 227070	H			X	X (Digimorph)
	<i>Ursus arctos</i>	AMNH 30780	M		X	
AMNH 95595		H		X		
CA07707		M		X		
ETVP5587		M		X		
USNM 181100		M		X		
USNM 201586		M		X		
USNM 203284		M		X		

	USNM 203290	M		X			
	USNM 203526	M		X			
	USNM 212817	M		X			
	USNM 213007	M		X			
	USNM 213706	M					
	USNM 215453	H		X			
	USNM 242262	H		X			
	USNM 211677	H		X			
	USNM 213698	H		X			
	USNM 222493	H		X			
	USNM 221627	H		X			
	USNM 221614	H		X			
	USNM 215456	H		X			
	USNM 224801	H		X			
	USNM 228095	H		X			
	USNM 235098	H		X			
	USNM 242261	H		X			
	USNM 225816	M					
	USNM 227847	M		X			
	USNM 242262	M		X			
	USNM 242261	H		X			
	USNM 235098	H		X			
	USNM 234240	H		X			
	(TMM M-2749)	NS			X	X (Digimorph)	
	USNM 98062)	H			X	X (Digimorph)	
<i>Ursus maritimus</i>	USNM 227105	NS		X			
	USNM 227104	M		X			
	USNM 227099	M		X			
	USNM 82002	M		X			
	USNM 512116	M		X			
	USNM 511225	M		X			
	USNM 512117	M		X			
	USNM 512134	M		X			
	USNM 512149	H		X			
	USNM 512163	H		X			
	USNM 512124	H		X			
	USNM 512105	H		X			
	USNM 512112	H		X			
	USNM 228309	H		X			
	USNM 227111	NS		X			
	USNM 227096	NS		X			
	USNM 174801	NS		X			
	USNM 512129	NS		X			
	USNM 512143	H		X			
	USNM 512157	H		X			
	USNM 512103	H		X			
	USNM 512151	H		X			
	USNM 227107	H		X			
	USNM 174803	NS		X			
	USNM 275072	NS				X	X (Digimorph)
	H 001-05	M				X	X (Digimorph)
<i>Ursus thibetanus</i>	USNM 271090	M		X			
	USNM 218152	M		X			
	USNM 021845/A36565	M		X			

	USNM 240670	M		X		
	USNM 240669	M		X		
	USNM 259000	H		X		
	USNM 258647	H		X		
	USNM 199684	H		X		
	USNM 084092	H		X		
	USNM A22998	H		X		
	USNM 083453	H		X		
	USNM 258430	H		X		
	USNM 258593	NS		X		
	USNM 358644	NS		X		
	USNM 084093	NS		X		
	USNM 187866	M		X		
	USNM 258646	NS		X		
	MN 354	M			X	X
<i>Melursus ursinus</i>	CA RB0909	M		X		
	CA RB2899	M		X		
	USNM 535017	NS		X		
	USNM 581890	M		X		
	USNM 199518	H		X		
	USNM 125506	H		X		
	USNM 253302	H		X		
	USNM 253300	NS		X		
	USNM 253301	NS		X		
	USNM 232553	NS		X		
	USNM 151532	NS		X		
	MN 82724	NS				X
<i>Helactos malayanus</i>	USNM 198713	NS		X		
	USNM 151866	M		X		
	USNM 538095	M		X		
	USNM 123139	M		X		
	USNM 198715	M		X		
	USNM 198714	M		X		
	USNM 197254	H		X		
	USNM 197255	H		X		
	USNM 399301	H		X		
	USNM 153835	H		X		
	USNM 153839	H		X		
	USNM 142344	H		X		
	USNM 153838	NS		X		
	USNM 358645	NS		X		
	USNM 267586	NS		X		
	USNM 395845	NS		X		
	USNM 239451	NS		X		
	USNM 115695	NS		X		
	USNM 019206/A34925	NS		X		
	MN 1030	NS				X
<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	USNM 399447	H		X		
	USNM 258834	H		X		
	USNM 259401	M		X		
	USNM 259076	M		X		
	USNM 259402	M		X		
	USNM 259074	NS		X		
	USNM 259029	M		X		

	USNM 259400	M		X		
	USNM 258423	H		X		
	USNM 259027	M		X		
	USNM 258836	M		X		

Tabla 2- Descripción de landmarks utilizados en el estudio de morfometría geométrica

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

Tabla 3- Lista de especímenes utilizados en el estudio de morfometría geométrica, donde se detallan número de colección, especie, sexo, procedencia y subfamilia (H: Hembra, M: macho y NS: No Sexado).

N° de colección	Especie	Sexo	Ubicación	Subfamilia
MACN12529	<i>A. angustidens</i>	H	América del Sur	Tremarctinae
MLP00-VII-10-1	<i>A. angustidens</i>	M	América del Sur	Tremarctinae
MLP82-X-22-1	<i>A. angustidens</i>	H	América del Sur	Tremarctinae
MMP1491	<i>A. angustidens</i>	NS	América del Sur	Tremarctinae
MMP162S	<i>A. angustidens</i>	NS	América del Sur	Tremarctinae
AMNH99209	<i>A. simus</i>	NS	América del Norte	Tremarctinae
AMNH56264	<i>T. floridanus</i>	NS	América del Norte	Tremarctinae
AMNH98965	<i>T. floridanus</i>	NS	América del Norte	Tremarctinae
MMP1233	<i>A. vetustum</i>	NS	América del Sur	Tremarctinae
MMP971	<i>A. tarijense</i>	NS	América del Sur	Tremarctinae
GP-2T 04	<i>A. wingei</i>	NS	América del Sur	Tremarctinae
MLP MLP 1-I-03-62	<i>T. ornatus</i>	H	América del Sur	Tremarctinae
MLP 2329	<i>T. ornatus</i>	H	América del Sur	Tremarctinae
USNM 100657	<i>T. ornatus</i>	H	América del Sur	Tremarctinae
USNM155575	<i>T. ornatus</i>	NS	América del Sur	Tremarctinae
USNM170656	<i>T. ornatus</i>	H	América del Sur	Tremarctinae
USNM194309	<i>T. ornatus</i>	H	América del Sur	Tremarctinae
USNM210323	<i>T. ornatus</i>	M	América del Sur	Tremarctinae
USNM271418	<i>T. ornatus</i>	M	América del Sur	Tremarctinae
USNM271419	<i>T. ornatus</i>	NS	América del Sur	Tremarctinae
USNM271420	<i>T. ornatus</i>	M	América del Sur	Tremarctinae
USNM282620	<i>T. ornatus</i>	H	América del Sur	Tremarctinae
USNM582002	<i>T. ornatus</i>	H	América del Sur	Tremarctinae
AMNH104758	<i>U. vitavilis</i>	NS	América del Norte	Ursinae
AMNH30780	<i>U. arctos</i>	NS	América del Norte	Ursinae
AMNH95595	<i>U. arctos</i>	NS	América del Norte	Ursinae
CA07707	<i>U. arctos</i>	NS	América del Norte	Ursinae
ETVP5587	<i>U. arctos</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM 181100	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 201586	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 203284	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 203290	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 203526	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 211460	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 211677	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 212817	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 213007	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 213698	<i>U. arctos</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 213698	<i>U. arctos</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 215453	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 215456	<i>U. arctos</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 221614	<i>U. arctos</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 221627	<i>U. arctos</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 222493	<i>U. arctos</i>	H	América del Norte	Ursinae

USNM 222494	<i>U. arctos</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 224801	<i>U. arctos</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 227847	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 228095	<i>U. arctos</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 234240	<i>U. arctos</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 235098	<i>U. arctos</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 242261	<i>U. arctos</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 242262	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
AMNH42791	<i>U. americanus</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM 08705	<i>U. americanus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 08706	<i>U. americanus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 138681	<i>U. americanus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 156597	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 159337	<i>U. americanus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 170868	<i>U. americanus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 174801	<i>U. americanus</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM 174803	<i>U. americanus</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM 211749	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 215134	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 215202	<i>U. americanus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 216420	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 223500	<i>U. americanus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 224509	<i>U. americanus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 224537	<i>U. americanus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 227660	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 230788	<i>U. americanus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 232488	<i>U. americanus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 243982	<i>U. americanus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 247319	<i>U. americanus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM080704	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM135141	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM135322	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM146371	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM150643	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM157339	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM170869	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM234627	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM234628	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
CA RB0909	<i>M. ursinus</i>	NS	Asia	Ursinae
CA RB2899	<i>M. ursinus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM 151532	<i>M. ursinus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM125506	<i>M. ursinus</i>	H	Asia	Ursinae
USNM199518	<i>M. ursinus</i>	H	Asia	Ursinae
USNM253300	<i>M. ursinus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM253301	<i>M. ursinus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM253302	<i>M. ursinus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM535017	<i>M. ursinus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM581890	<i>M. ursinus</i>	H	Asia	Ursinae
USNM232553	<i>M. ursinus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM 021845	<i>U. thibetanus</i>	M	Asia	Ursinae

USNM 187866	<i>U. thibetanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM 199684	<i>U. thibetanus</i>	H	Asia	Ursinae
USNM 218152	<i>U. thibetanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM 240670	<i>U. thibetanus</i>	H	Asia	Ursinae
USNM 2506069	<i>U. thibetanus</i>	H	Asia	Ursinae
USNM 258647	<i>U. thibetanus</i>	H	Asia	Ursinae
USNM 259099	<i>U. thibetanus</i>	H	Asia	Ursinae
USNM 271090	<i>U. thibetanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM083453	<i>U. thibetanus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM084092	<i>U. thibetanus</i>	H	Asia	Ursinae
USNM084093	<i>U. thibetanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM258430	<i>U. thibetanus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM258546	<i>U. thibetanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM258593	<i>U. thibetanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM258645	<i>U. thibetanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNMA22998	<i>U. thibetanus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM 174801	<i>U. maritimus</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM 174803	<i>U. maritimus</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM 215149	<i>U. maritimus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 227096	<i>U. maritimus</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM 227111	<i>U. maritimus</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM 228309	<i>U. maritimus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 512103	<i>U. maritimus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 512105	<i>U. maritimus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 512117	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 512124	<i>U. maritimus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 512129	<i>U. maritimus</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM 512134	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 512143	<i>U. maritimus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 512151	<i>U. maritimus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM 512157	<i>U. maritimus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM082002	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM221000	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM227099	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM227104	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM227105	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM227107	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM291756	<i>U. maritimus</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM511225	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM512112	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM512116	<i>U. maritimus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM	<i>U. maritimus</i>	H	América del Norte	Ursinae
USNM19206	<i>H. malayanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM115695	<i>H. malayanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM123139	<i>H. malayanus</i>	H	Asia	Ursinae
USNM142344	<i>H. malayanus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM151866	<i>H. malayanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM153835	<i>H. malayanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM153838	<i>H. malayanus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM153839	<i>H. malayanus</i>	NS	Asia	Ursinae

USNM197254	<i>H. malayanus</i>	H	Asia	Ursinae
USNM197255	<i>H. malayanus</i>	H	Asia	Ursinae
USNM198713	<i>H. malayanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM198714	<i>H. malayanus</i>	H	Asia	Ursinae
USNM198715	<i>H. malayanus</i>	H	Asia	Ursinae
USNM239451	<i>H. malayanus</i>	H	Asia	Ursinae
USNM267586	<i>H. malayanus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM358645	<i>H. malayanus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM395845	<i>H. malayanus</i>	H	Asia	Ursinae
USNM399301	<i>H. malayanus</i>	H	Asia	Ursinae
USNM538095	<i>H. malayanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM 258423	<i>A. melanoleuca</i>	NS	Asia	Ailuropodinae
USNM 258836	<i>A. melanoleuca</i>	M	Asia	Ailuropodinae
USNM 259027	<i>A. melanoleuca</i>	M	Asia	Ailuropodinae
USNM 259029	<i>A. melanoleuca</i>	M	Asia	Ailuropodinae
USNM 259074	<i>A. melanoleuca</i>	M	Asia	Ailuropodinae
USNM 259076	<i>A. melanoleuca</i>	M	Asia	Ailuropodinae
USNM 259402	<i>A. melanoleuca</i>	M	Asia	Ailuropodinae
USNM258834	<i>A. melanoleuca</i>	M	Asia	Ailuropodinae
USNM259400	<i>A. melanoleuca</i>	H	Asia	Ailuropodinae
USNM399447	<i>A. melanoleuca</i>	NS	Asia	Ailuropodinae
USNMA259401	<i>A. melanoleuca</i>	M	Asia	Ailuropodinae

Tabla 4- Tabla de medidas de los Tremarctinae y especies de *Ursus* utilizados para comparación en los distintos análisis . Volumen del encéfalo, oído medio, fosa subarcuata y medidas de los canales semicirculares. CSA: canalis semicircularis anterior, CSP: canalis semicircularis posterior, CSL: canalis semicircularis lateral. RCSA: radius canalis semicircularis anterior, RSCP, radius canalis semicircularis posterior, RCSL: radius canalis semicircularis lateral, AGIL: índice de agilidad locomotora (véase capítulo II y III). Estos valores fueron estimados para aquellos taxa a los que se les realizaron TACs. La masa corporal es un promedio a partir de las ecuaciones CR4, CR5 y CR6 (Van Valkenburgh, 1990; véase Materiales y Métodos).

Especie	Nº de colección	Masa Kg	Vol. Encefalo mm ³	Vol oído medio mm ³	Vol fosa subarcuata mm ³		CSA mm		CSP mm		CSL mm		Radio de curvatura mm				Valor min-máx AGIL
					Der	izq	H	W	H	W	H	W	RCSA	RSCP	RCSL	SCR	
<i>Arctotherium tarijense</i>	MACN 971	231,0	586381.70	11902.47	194.04	259.87	7,42	7,59	8,20	6,82	6,29	5,18	3,75	3,57	2,87	3,39	2,18-2,80
<i>Arctotherium angustidens</i>	MLP 82-X-22-1	743,6	770811.86	11380,72	151.86	104.04	6,98	7,19	7,42	5,07	7,66	6,54	3,54	3,07	3,55	3,38	
<i>Arctotherium bonariense</i>	MLP 00-VII-1-1	335,5/	/	10994,54	243.93	103.27	6,92	6,22	6,60	5,20	6,73	6,85	3,29	2,95	3,39	3,213	2,34 – 3,08
<i>Tremarctos ornatus</i>	MLP 2329	85,76	260095.75	1523,3	116.12	104.40	4,84	4,96	5,96	5,04	4,77	4,70	2,45	2,75	2,37	2,52	2,16 - 2,81
<i>Tremarctos ornatus</i>	MLP 1-I-03-62	85, 13	234935.16	1366,4	134.49	132.96	4,39	4,37	4,97	4,08	4,47	4,82	2,19	2,26	2,326	2,25	2,49 - 2,67
<i>Arctodus pristinus</i>	UF 154288	162,20	/	5079,26	399.66	/	/	/	6.98	5.39	4.94	5.02	/	3.09	2.49	2.79	2,54 - 2,58
<i>Tremarctos</i>	UF 7454	142,15	352594.10	2658,7	169.92	255.54	7.00	6.27	6.82	4.66	4.40	4.78	3.31	2.87	2.29	2.82	2,30 - 2,81

<i>floridanus</i>																		
<i>Ursus spelaeus</i>	MLP 10-69	546,12	451645.30	8342,3	22.90	21.77	6.47	7.03	7.75	6.24	6,21	5,89	3,37	3,49	3.18	3,4	2,21 – 2,69	
<i>Ursus maritimus</i>	H 001-05	637,1	561422.88	3592,79	507.48	495.57	7.46	6.29	8.16	5.30	6.42	4.78	3.43	3.36	2.80	3.2	2,4 – 2,75	
<i>Ursus maritimus</i>	USNM 275072	307	630638.81	4366,51	303.76	332.40	8.00	7.23	7.45	5.03	6.62	5.05	3.80	3.12	2.92	3.28	2,13 – 2,5	
<i>Ursus americanus</i>	USNM 227070	123,8	284032.33	2289,195	187.56	171.66	5,97	5,67	5,69	4,43	4,19	3,18	2,91	2,53	1,84	2,42	1,97 – 2,78	
<i>Ursus arctos</i>	(TMM M-2749)	139,4	411334.14	4090,83	309.64	309.64	5.63	5.33	6.06	4.89	5.67	4.44	2.14	2.14	2.53	2.33	2,63 – 2,66	
<i>Ursus arctos</i>	USNM 98062)	145	388166.92	2620,875	172.56	80.40	6.49	6.55	7.03	4.99	5.52	4.06	3.26	3.00	2.39	2.89	2.72 - 2.88	
<i>Ursus thibetanus</i>	MN 354	68,15	/	4151,01	278,57	339,38	6,84	6,93	6,09	4,11	4,99	4,06	3,442	2,550	2,262	2,751	2,66 - 3,08	
<i>Helarctos malayanus</i>	MN 1030	68,52	/	1199,2	133,75	151,61			7,12	6,43				3,387		3,390	3,22	
<i>Melursus ursinus</i>	MN 82724	81,33	/	2142,28	147,81	149,37	6,89	5,19	5,75	4,22	4,2	4,16	3,02	2,492	2,09	2,534	2,58 - 2,73	

Tabla 5- Valores obtenidos a partir de mediciones sobre los ángulos que forman los canalis semircularis de Tremarctinae. 90var (promedio de la desviación de la ortogonalidad), coplanaridad, simetría angular, ángulos entre los canales ipsilaterales (IPS) y canales semicirculares sinérgicos (SYN).

	90var	Coplanaridad	Simetría angular	RCSA-RCSP IPS	RCSP-RCSL IPS	RCSA-RCSL IPS	LCSA-LCSP IPS	LCSP-LCSL IPS	LCSA-LCSL IPS	LASC-RPSC SYN	LPSC-RASC SYN	LLSC-RLSC SYN
<i>Arctotherium tarijense</i>	4.90	16.55	7.6	75.71	91.12	87.79	89.25	89.1	80.53	18.84	21.92	8.9
<i>Arctotherium angustidens</i>	9.22	13.03	9.7	103.97	98.45	77.76	95.85	85.35	69.62	13.34	17.02	8.74
<i>Arctotherium bonariense</i>	6.90	8.33	2.68	87.72	98.45	81.77	90.04	102.96	80.54	15.88	3.63–	2.49
<i>Tremarctos ornatus</i>	4.71	20.71	0.38	91.54	89.11	78.57	92.03	88.74	78.85	36.35	22.3	3.19
<i>Tremarctos floridanus</i>	7.12	4.55–	5.85	84.61	90.77	78.17	95.64	91.50	72.38	8.13	4.54	1.09
<i>Arctodus pristinus</i>	4.73	-	-	93.65	90.91	80.36	-	-	-	-	-	-

Tabla 6- Resumen de medidas utilizadas para hacer comparaciones. 90_{var} : desviación de los canalis semicircularis de la ortogonalidad; AGIL: índice de agilidad; CSL: canalis semicircularis lateral; RD, receso dorsal; RV, receso ventral; Vol bulla: volumen de la bulla tympanica.

	<i>A. tarijense</i>	<i>A. angustidens</i>	<i>A. bonariense</i>	<i>T. ornatus</i>	<i>A. pristinus</i>	<i>T. floridanus</i>	<i>U. spelaeus</i>	<i>U. maritimus</i>	<i>U. americanus</i>	<i>U. arctos</i>	<i>U. thibetanus</i>	<i>H. malayanus</i>	<i>M. ursinus</i>
Orientación con CSL (°)	40	32	24	27,93	48	38	36,92	29,13	43,88	43,62	25,02	21,8	42,81
Orientación Línea de Reid (°)	18,03	14,43	-	12,99	10,59	14,59	15,87	18,02	18,89	16,02	8,51	11,77	13,33
AGIL	2,82	2,26	2,49	2,58	2,49	2,52	2,42	2,39	2,29	2,39	2,89	3,22*	2,58
90_{var} (°)	4,9	9,22	6,9	6,43	4,73	7,12	4,38	6,47	5,89	5,22	10,9	-	5,93
Vol bulla (mm ³)	11,90	11,38	10,9	1,44	5,07	2,65	8,34	3,97	2,28	3,35	4,15	1,19	2,14
Septos en el oído medio	RD – RV >	RD – RV >	RD = RV =	RD > RV -	RD > RV -	RD > RV -	Septo ausente	RD > RV -	RD > RV -	RD > RV -	RD >> RV -	RD > RV -	RD > RV -
Masa (Kg)	231	743,5	335,5	85,45	162,2	142,15	546,12	472,05	123,8	142,2	68,1	68,5	81,3
Ambiente	-	-	-	cerrado	-	-	-	abierto	cerrado	abierto	cerrado	cerrado	cerrado

Tabla 7- Regresión entre el tamaño de los canales semicirculares y el tamaño corporal. (RCS: promedio de los canales semicircularis, M: masa corporal).

VARIABLE REGRESIONADA	PENDIENTE A	INTERCEPCION B	INTERV. CONF A	R	R ²	p
RCS/M	0,1231	-0,18258	(0.10832, 0.14149)	0,87473	0,76515	1.36e ⁻¹¹

Tabla 8- Regresión entre la desviación de la ortogonalidad y el tamaño de los canales semicirculares. 90^{var}: desviación de la ortogonalidad, RCS: promedio de los canales semicircularis.

VARIABLE REGRESIONADA	PENDIENTE A	INTERCEPCION B	INTERV. CONF A	R	R ²	p
90 _{var} /RCS	-0,12868	0,84599	(-1,3026, 0,48572)	-0,08194	0,006714	0,77158

Tabla 9- Regresión entre la ortogonalidad y el tamaño corporal. 90_{var}: desviación de la ortogonalidad, M: tamaño corporal.

VARIABLE REGRESIONADA	PENDIENTE A	INTERCEPCION B	INTERV. CONF A	R	R ²	p
90 _{var} /M	-0,04387	0,89871	(-0,29408, 0,30006)	-0,11545	0,013328	0,72088

Tabla 10- Regresión entre el índice de agilidad y el tamaño corporal. AGIL: agilidad, M: tamaño corporal.

VARIABLE REGRESIONADA	PENDIENTE A	INTERCEPCION B	INTERV. CONF A	R	R ²	p
AGIL/M	-0,08178	0,58972	(-0,14158, -0,03633)	-0,63472	0,40287	0,019

Tabla 11- Regresión entre el volumen de oído medio y el largo cóndilo-orbital LCO: distancia del cóndilo a la órbita.

VARIABLE REGRESIONADA	PENDIENTE A	INTERCEPCION B	INTERV. CONF A	R	R ²	p
Vol oído medio/LCO	0,93656	-0,96849	(0.40497, 1.3699)	0,73421	0,53906	0,0018291

Figuras

Capítulo I

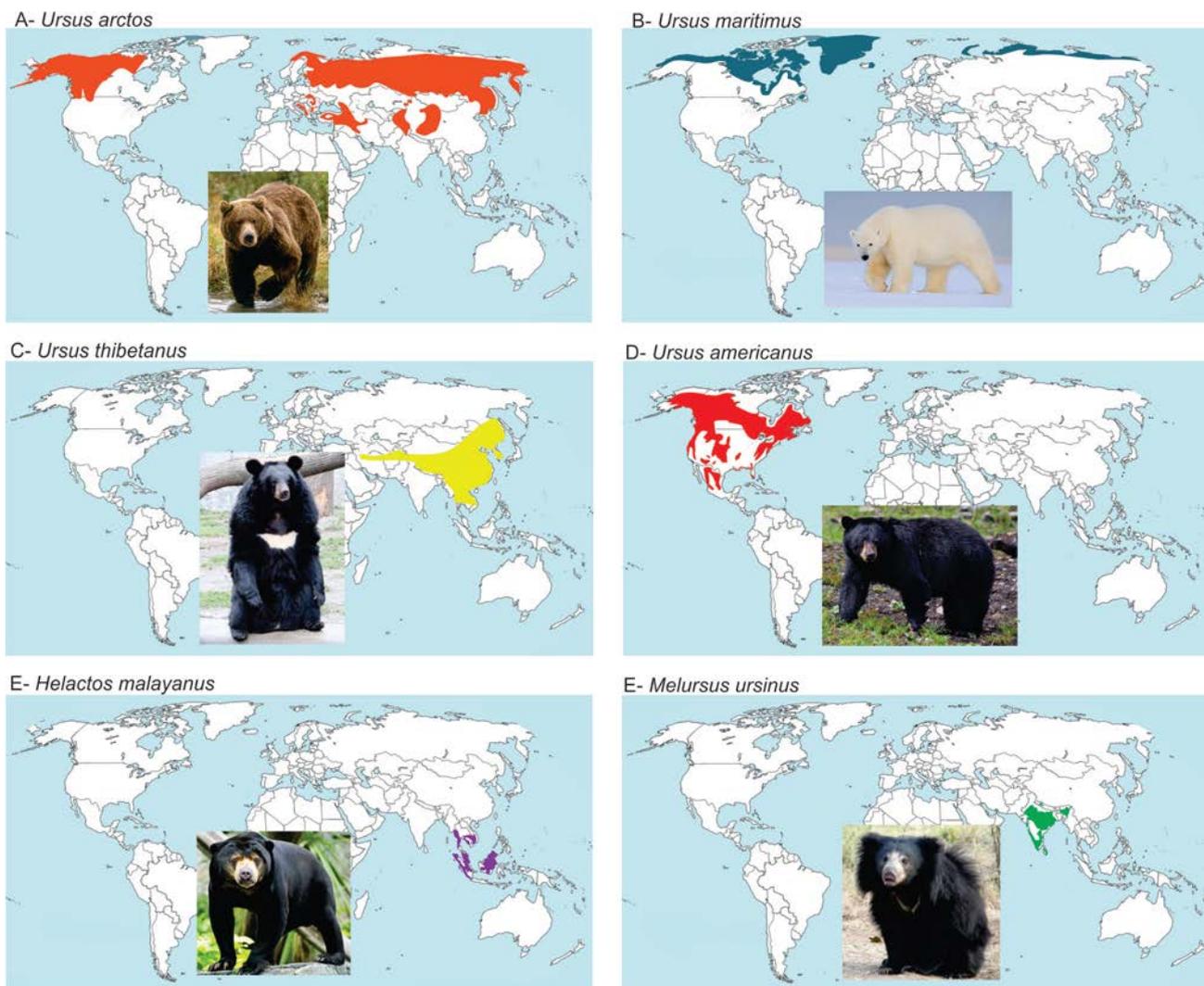


Fig. I.1- Representación gráfica de la distribución geográfica de la subfamilia Ursinae en la actualidad.

A- *Ailuropoda melanoleuca*



Fig. I.2- Representación gráfica de la distribución geográfica de la subfamilia Ailuropodinae en la actualidad.

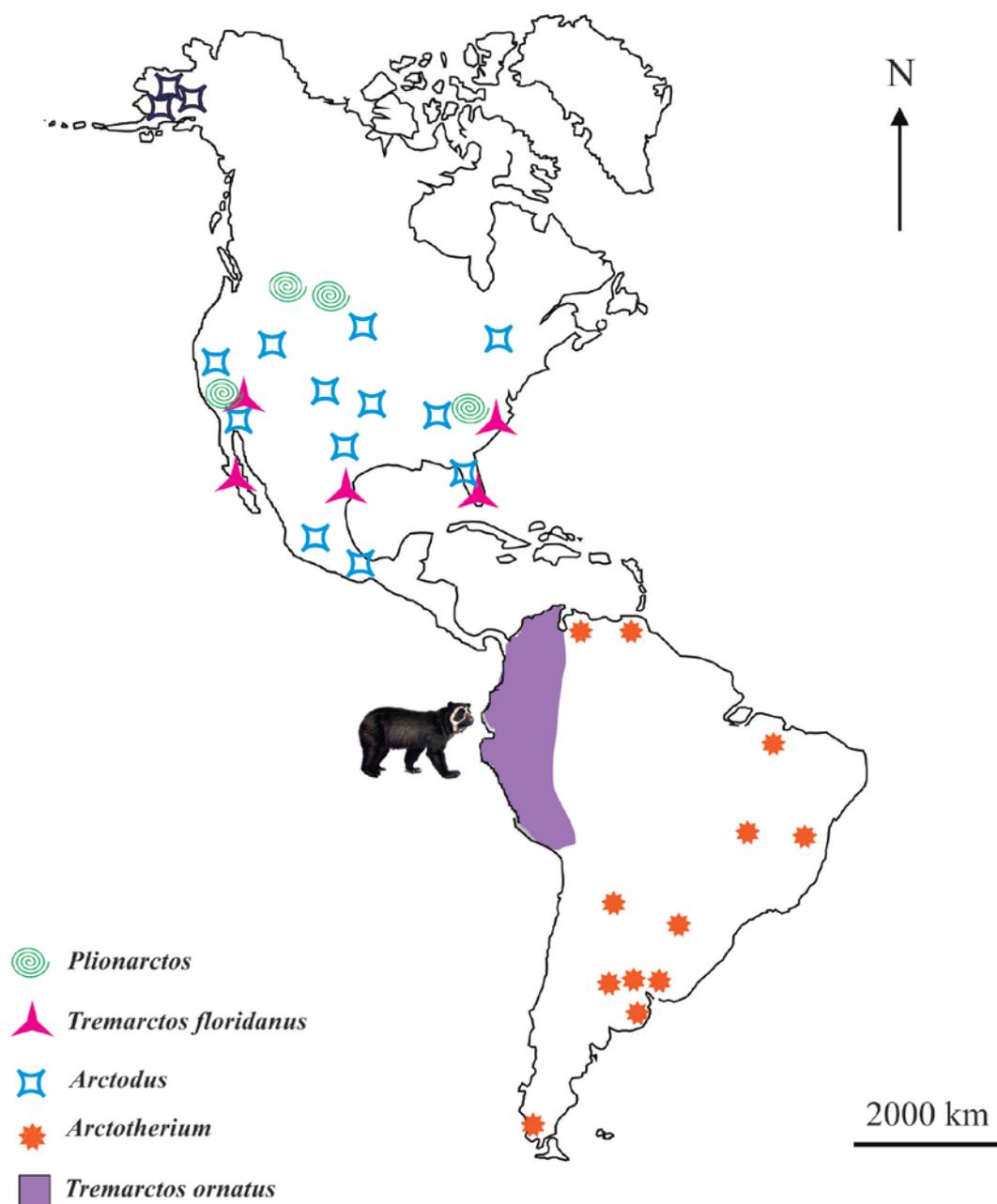


Fig. I.3- Representación gráfica de la distribución geográfica de los taxones fósiles y de la única especie actual (*Tremarctos ornatus*) de la subfamilia Tremarctinae.

Época	Pisos/Edades para la región pampeana	Argentina	Bolivia	Uruguay	Chile	Brasil	Colombia, Ecuador y Perú	Venezuela	América del Norte	Pisos/Edades para América del Norte
RECIENTE	HOLOCENO	Platense					↑	↑		
		Lujanense	Arctotherium angustidens	Arctotherium angustidens	Arctotherium tarijense	Arctotherium tarijense	Tremarctos ornatus	T. ornatus	Tremarctos floridanus	Rancholabrean
PLEISTOCENO	Medio	Bonaerense	Arctotherium vetustum	Arctotherium angustidens	Arctotherium tarijense			Arctotherium wingei		
	Temprano	Ensenadense	Arctotherium bonariense	Arctotherium angustidens	Arctotherium tarijense	Arctotherium wingei				Irvingtonian
PLIOCENO	Marplatense Chapadmalalense Montehermosense									Blancan
MIOCENO								Pliomarctos		Hemphillian

Fig. I.4- Esquema que muestra la distribución cronoestratigráfica de la subfamilia Tremactinae. Modificado de Tonni y Cione (1999).



Fig. I.5- Representación artística del GIBA (Gran Intercambio Biótico Americano). Modificado de Soibelzon *et al.* (2013).

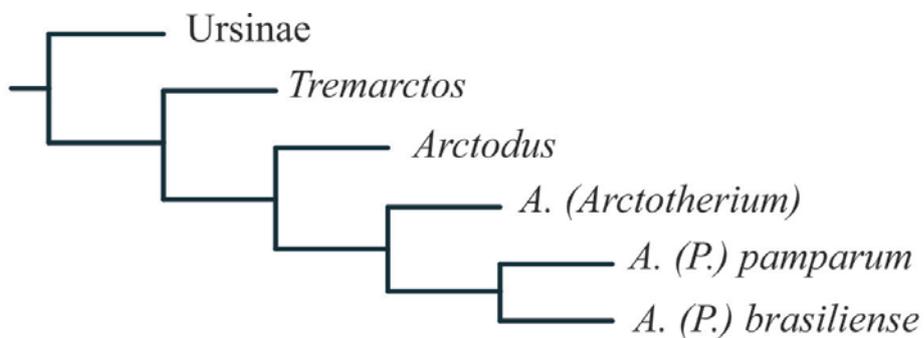


Fig. I.6- Cladograma original presentado por Trajano y Ferrarezzi (1994) mostrando la posición filogenética de *Tremarctos* y especies fósiles de *Arctodus* y *Arctotherium*. Modificado de Soibelzon (2002).

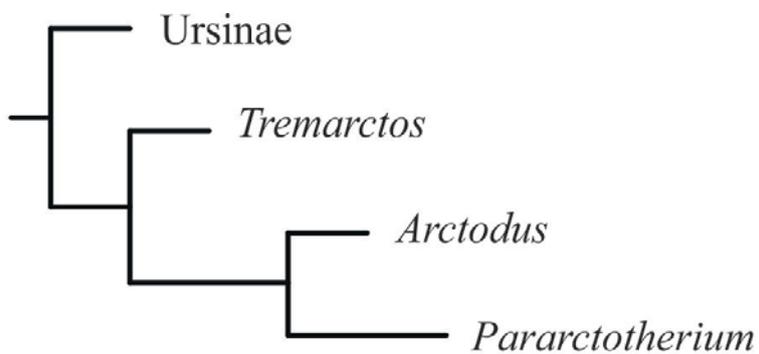


Fig. I.7- Cladograma obtenido por Soibelzon (2002) a partir de la matriz de datos morfológicos construida en base a los caracteres considerados por Perea & Ubilla (1998), mostrando la relación filogenética de los Tremarctinae.

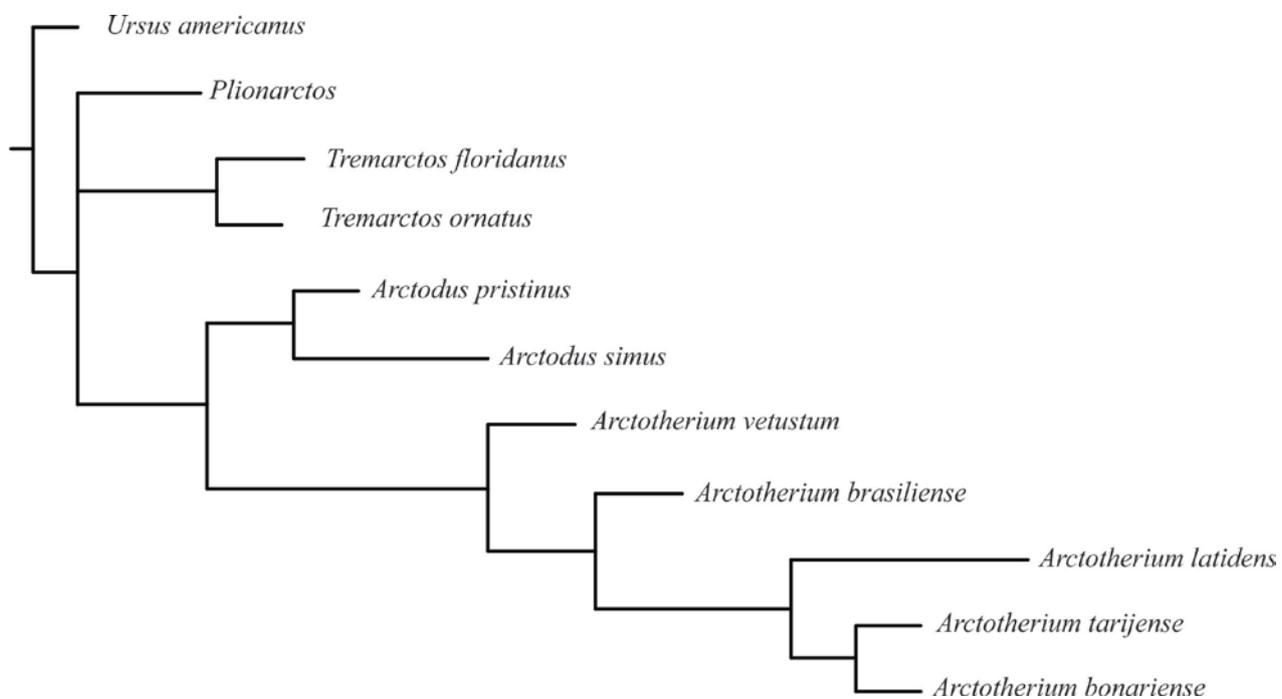


Fig. I.8- Cladograma obtenido por Soibelzon (2002) a partir de caracteres morfológicos.

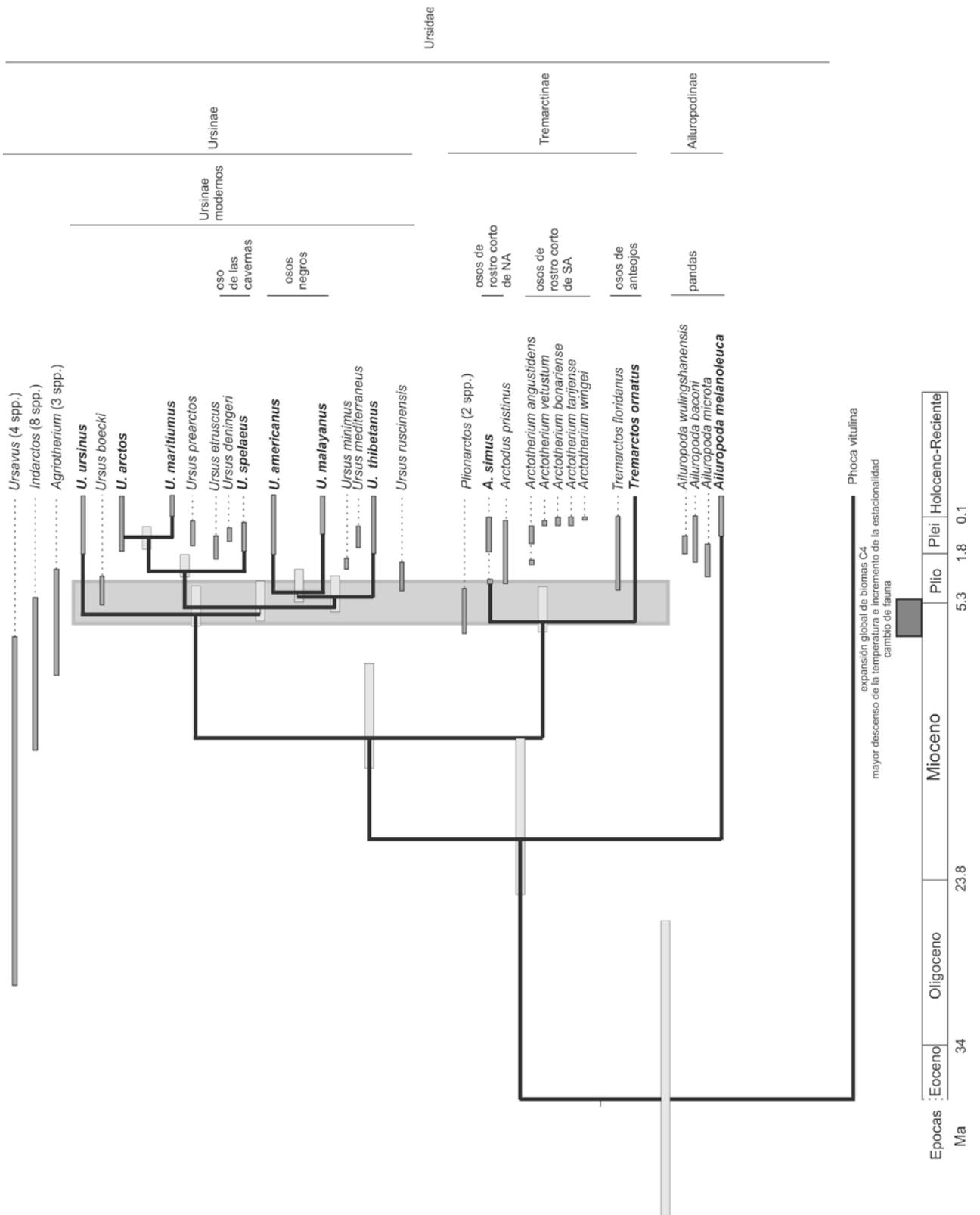


Fig. 1.9- Cladograma obtenido por Krause *et al* (2008) a partir de genoma mitocondrial.

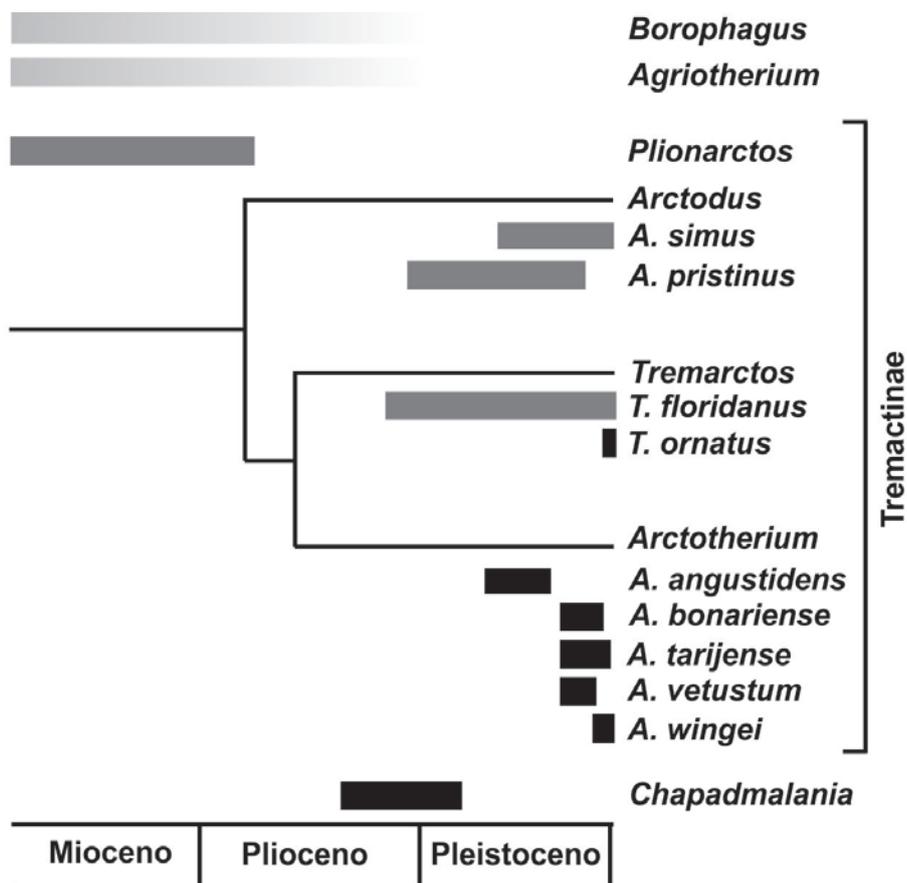


Fig. 1.10- Primer análisis filogenético que testea las relaciones entre los géneros de Tremactinae incluyendo genoma mitocondrial de *Arctotherium* sp. El rango temporal aproximado de los taxones de interés fue ploteado basado en el registro fósil, y coloreado de acuerdo a la distribución (América del norte en gris y América del Sur en negro. Modificado de Mitchell *et al.* (2016)

1857-1966	Kurtén (1967)	Berman (1994)	Trajano y Ferrarezzi (1994)	Perea y Ubilla (1998)	Soibelzon (2004)
consenso relativo					
Arctotherium	Arctodus (Arctotherium)	Arctodus (Arctotherium)	Arctotherium (Arctotherium)	Arctodus	Arctotherium
<i>A. latidens</i>	<i>A. (A.) bonariense</i>	<i>A. (A.) angustidens</i>	<i>A. (A.) bonariense</i>	<i>A. bonariense</i>	<i>A. angustidens</i>
<i>A. angustidens</i>		<i>A. (A.) candiotti</i>			
<i>A. candiotti</i>		<i>A. (A.) bonariense</i>			
<i>A. bonariense</i>					<i>A. vetustum</i>
<i>A. vetustum</i>					
<i>A. tarijense</i>					
Pararctotherium		Arctodus (Pararctotherium)	Arctotherium (Pararctotherium)	Pararctotherium	
<i>P. enectum</i>	<i>A. (A.) pamparum</i>	<i>A. (P.) enectum</i>	<i>A. (P.) pamparum</i>	<i>P. pamparum</i>	<i>A. bonariense</i>
<i>P. pamparum</i>		<i>A. (P.) pamparum</i>			<i>A. tarijense</i>
<i>P. brasiliense</i>	Arctodus	<i>A. (P.) brasiliense</i>	<i>A. (P.) brasiliense</i>	<i>P. brasiliense</i>	<i>A. wingei</i>
<i>A. wingei</i>	<i>A. brasiliense</i>				

Apéndice A-Tabla que sintetiza la historia taxonómica de las especies de Tremarctinae registradas en América del Sur

Capítulo II

ABREVIATURAS:

AT: annulus tympanicus

ATE: apófisis del tubo de Eustaquio.

BO: pars basilaris os occipitale

BS: os basisphenoidale

BT: bulla tympanica

C: cochlea

CC: canalis caroticus

CCR: cavum cranii

CER: cavidad del cerebellum

CF: canalis facialis

CO: condylus occipitalis

CSA: canalis semicircularis anterior

CSL: canalis semicircularis lateral

CSP: canalis semicircularis posterior

CT: cavum tympani

CTPP: cresta transversa del processus paraoccipitalis

DC: ductus cochlearis

DEN: ductus endolymphaticus

FC: fenestra cochleae

FH: foramen n. hypoglossis

FJ: foramen jugulare

FL: foramen lacerum

FM: foramen magnum

FPG: foramen postglenoideum

FS: foramen stylomastoideum

FSU: fosa subarcuata

FV: fenestra vestibuli

MAE: meatus acusticus externus

MAI: meatus acusticus internus

OC: os occipitale

PE: pars petrosa os temporale

PM: processus mastoideus

PPG: processus postglenoideus

PPO: processus paraoccipitalis

RD: recessus dorsal

RE: recessus epytimpanicus

RV: recessus ventral

S: septum

SQ: squamosal

SR: septas radiales

TE: tubo de Eustaquio

TI: timpánico

V: vestibule

VII: nervi facialis

VIII: nervi vestibulocochlearis

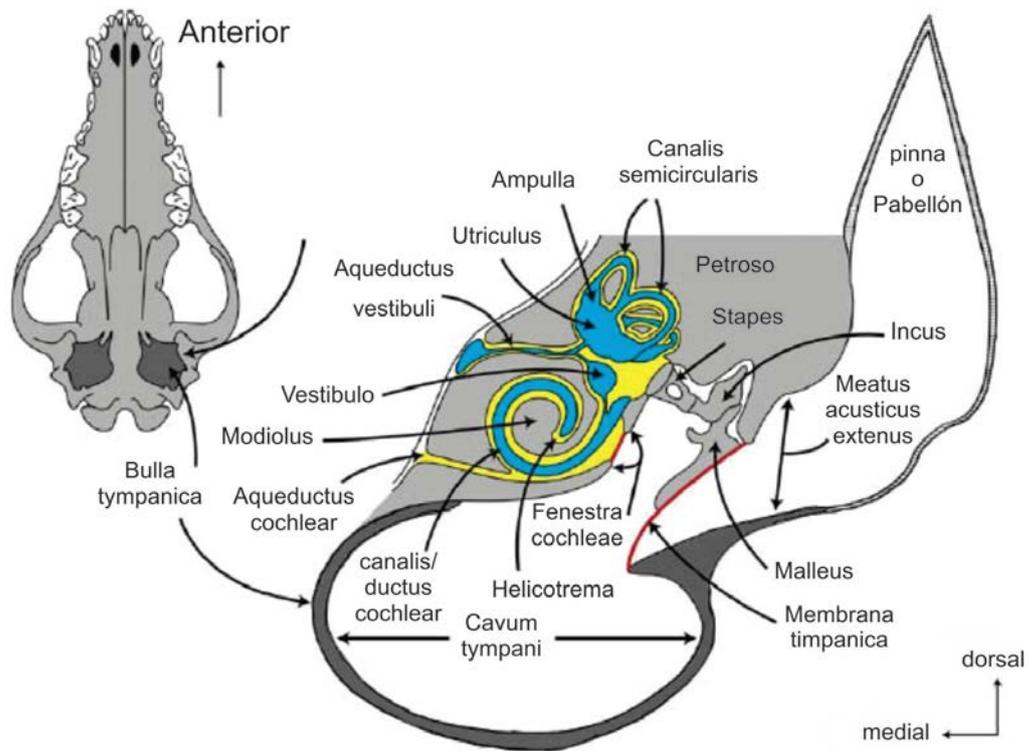


Fig. II.1- Vista en sección transversal de la región auditiva externa, media e interna de un mamífero. Las estructuras del laberinto membranoso están pintadas en azul, las estructuras del laberinto óseo, en amarillo, la membrana timpánica y la membrana secundaria, en rojo. Modificado de Ekdale, 2016

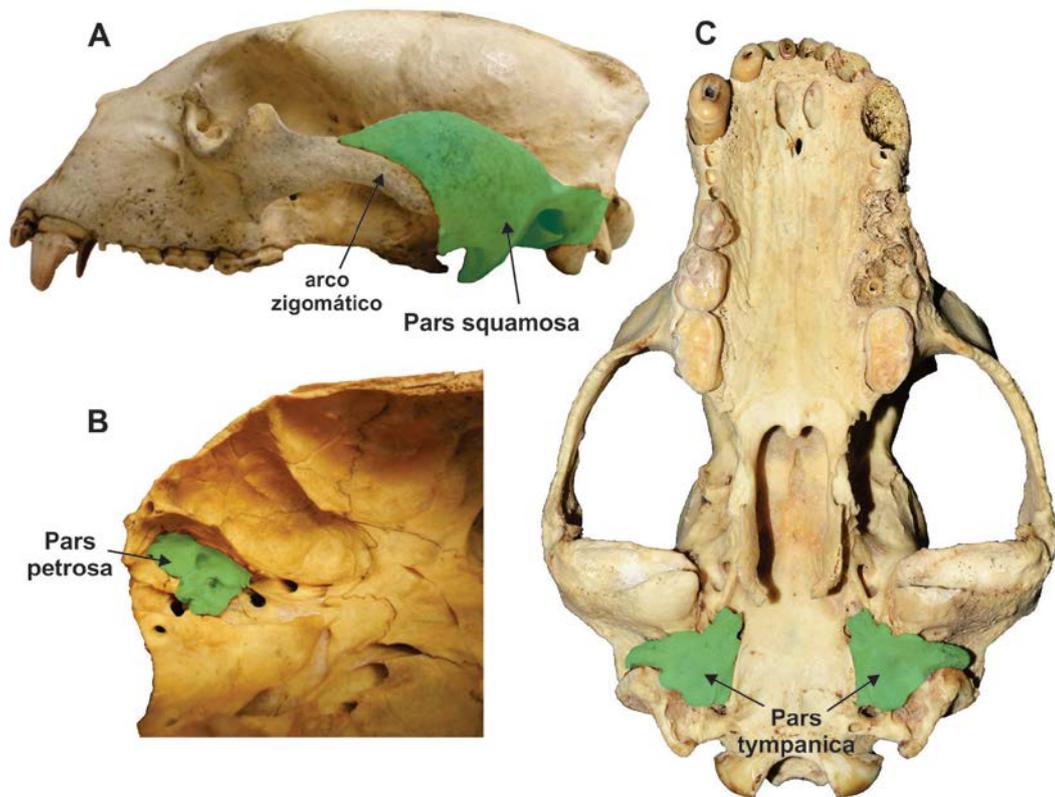


Fig. II.2- *Tremarctos ornatus*. Imagen en la que se observan las diferentes partes que conforman el complejo óseo temporal (regio temporalis, en verde). A, Vista lateral I; B, vista medial o cerebelar; C, vista ventral.

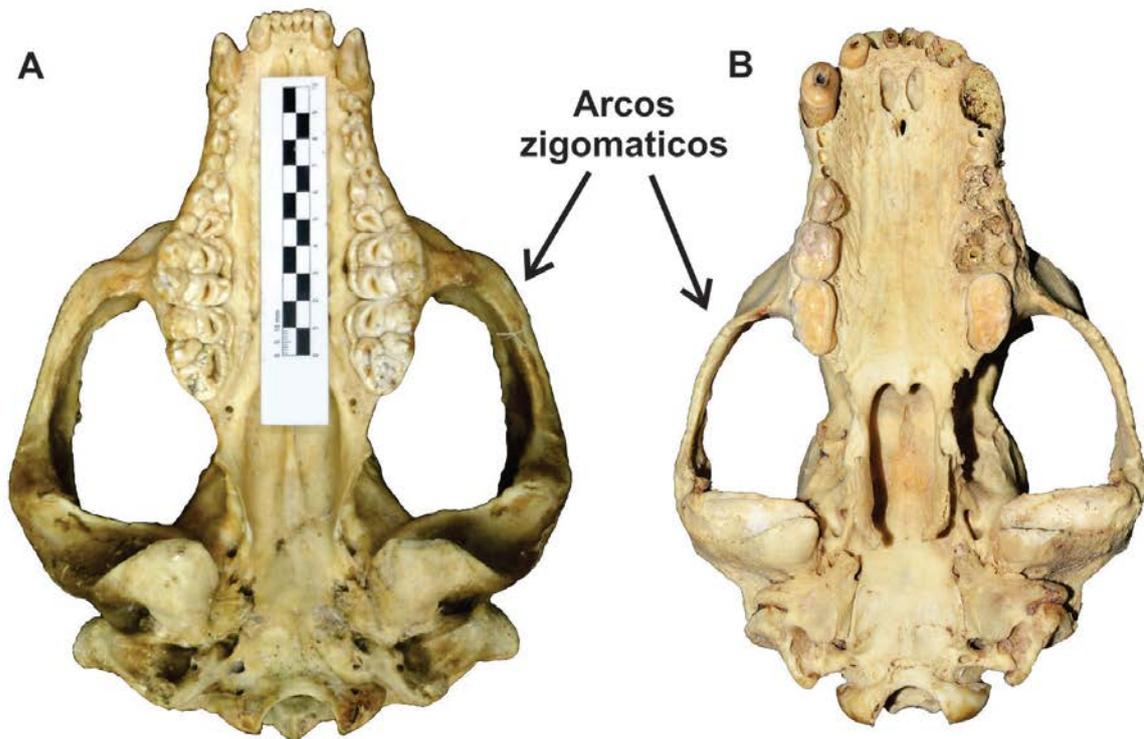


Fig. II.3- Vistas ventrales de los cráneos correspondientes a: A) *Ailuropoda melanoleuca* (USNM 258423) y B) *Tremarctos ornatus* (MLP 1-I-03-62) en la que se observa la expansión lateral de los arcos zigomáticos.

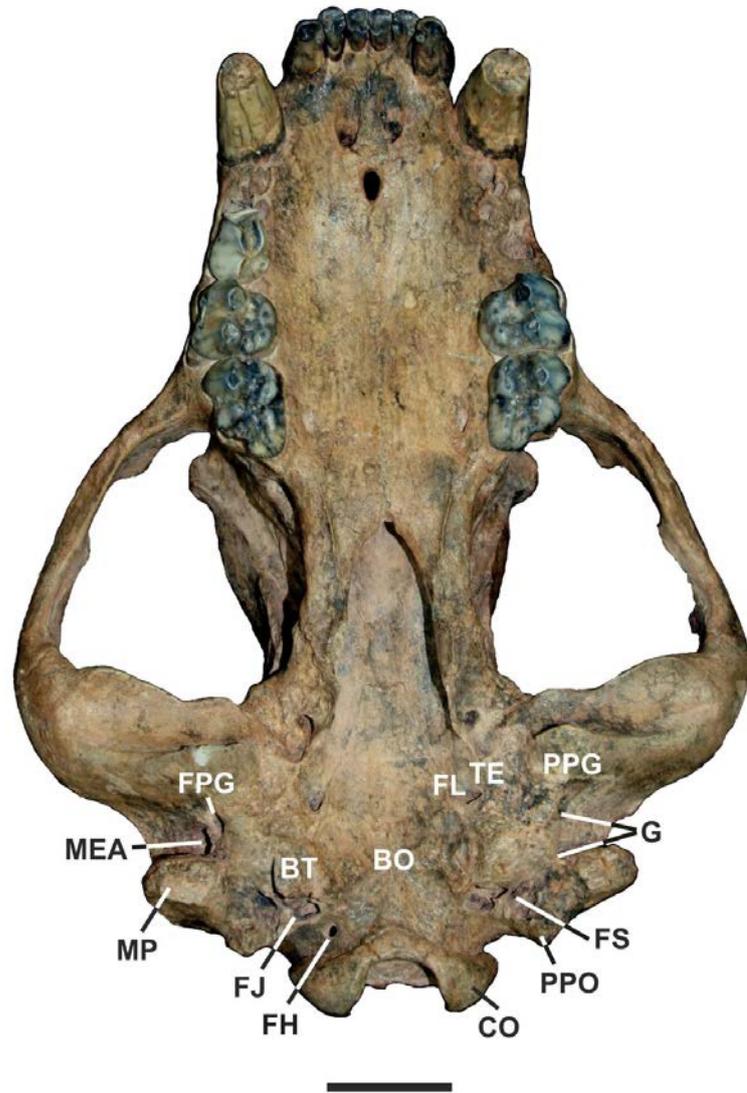


Fig. II.4- *Arctotherium angustidens* (MLP 82-X-22-1). Vista ventral del cráneo donde se observan las estructuras anatómicas presentes en el basicráneo. Abreviaturas: BO, pars basilaris os occipitale; BT, bulla tympanica; CO, condylus occipitalis; FH, foramen n. hypoglossis; FJ, foramen jugulare; FL, foramen lacerum; FPG, foramen postglenoideum; FS, foramen stylomastoideum; MAE, meatus acusticus externus; PM, processus mastoideus; PPG, processus postglenoideus; PPO, processus paraoccipitalis; TE, tubo de Eustaquio. Escala: 5 cm.

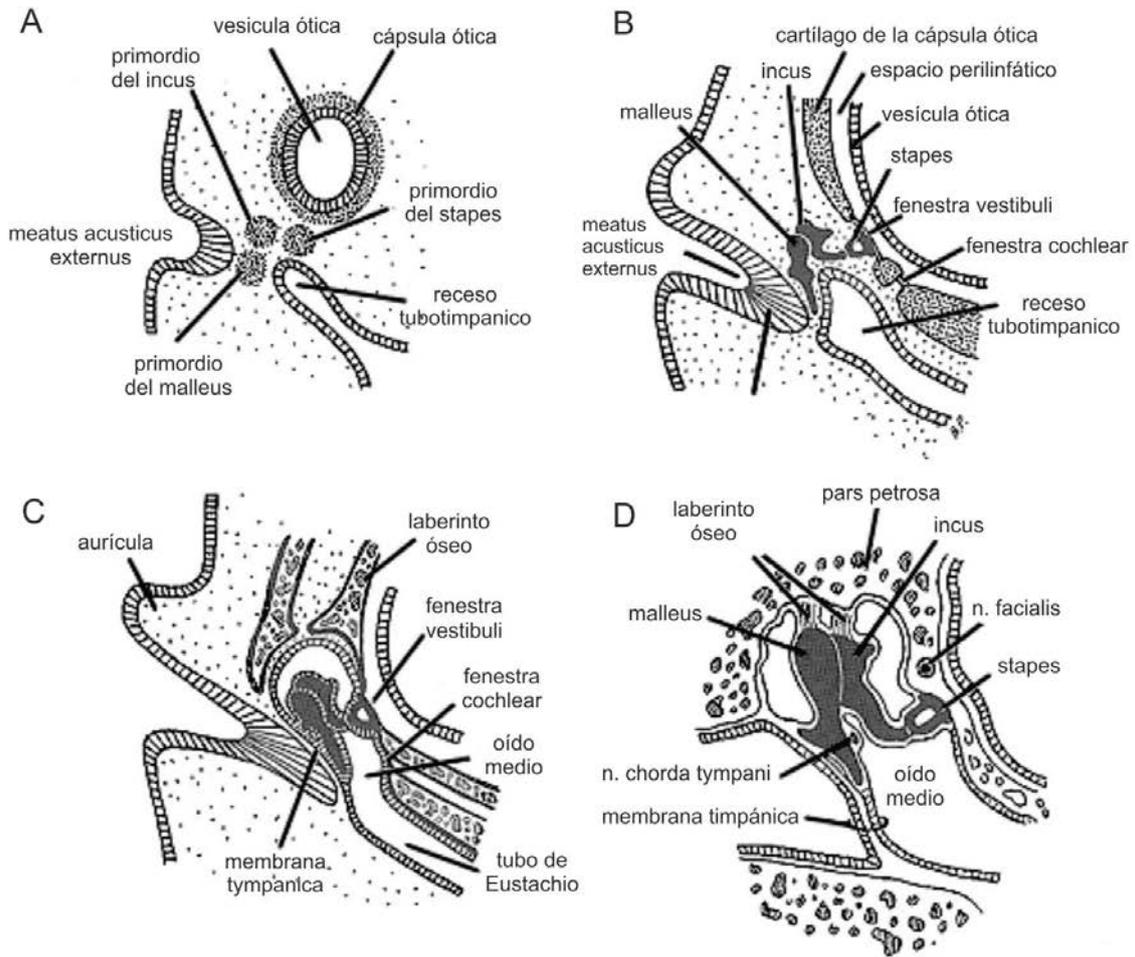


Fig. II.5- Esquema que muestra el desarrollo embrionario del oído externo y medio de un mamífero. A, desarrollo a los dos meses; B, a los tres meses; C, a los seis meses y D, en el adulto. Modificada de Kardon (2012).

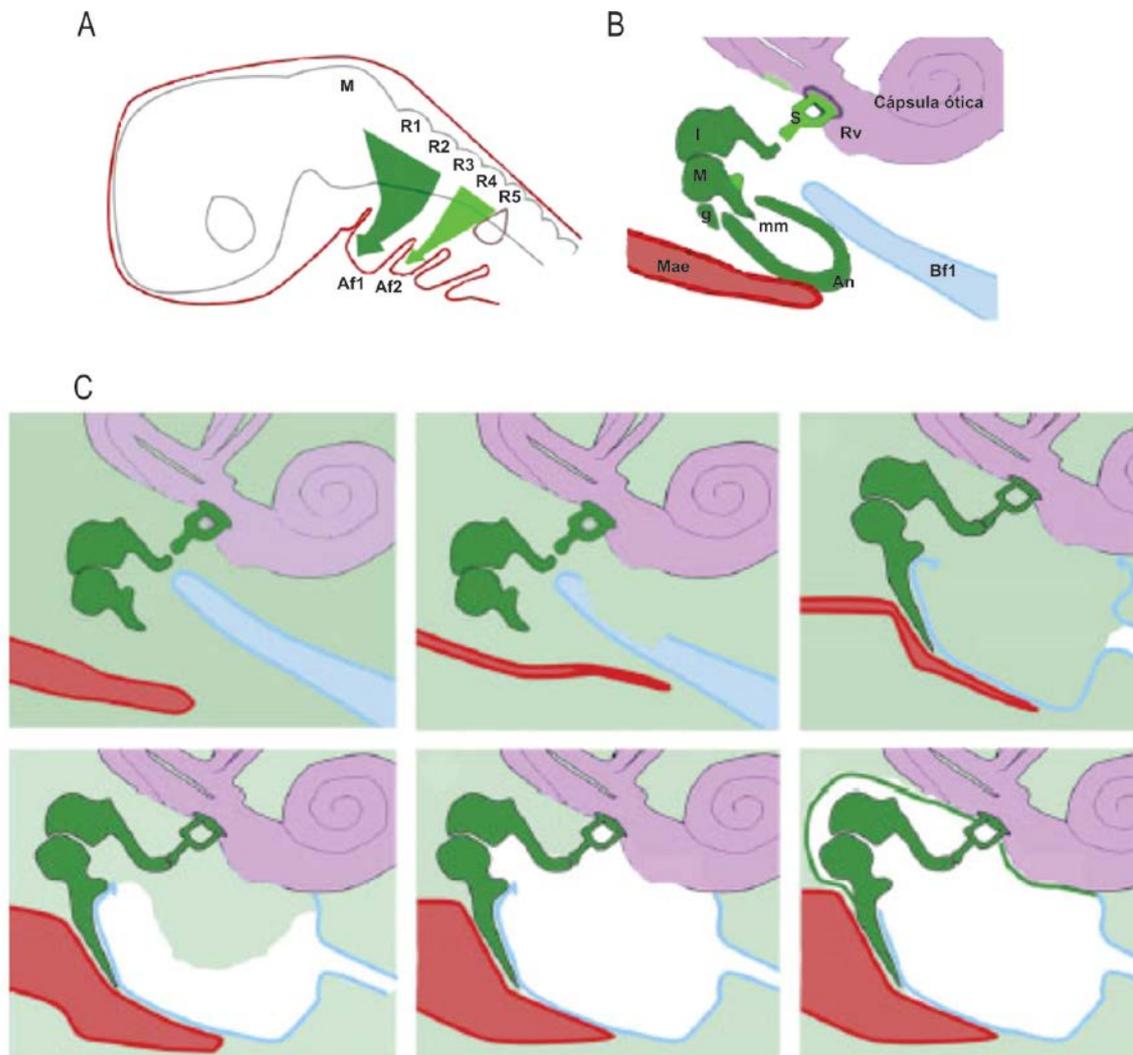


Fig. II.6- Esquema que muestra la embriología y desarrollo del oído medio. A- Los arcos faríngeos están rellenos por células de las crestas neurales; el primer arco faríngeo (Af1) está relleno de células de las crestas neurales provenientes del mesencéfalo (M), del rombómero 1 (R1) y del rombómero 2 (R2), mientras que el segundo arco faríngeo (Af2) está lleno con células de las crestas predominantemente del rombómero 4 (R4). El oído deriva de los tejidos del Af1 y del Af2. B) Distintos tejidos que dan origen a las estructuras de la región auditiva (MAE- meatus acusticus externus, deriva del ectodermo, en rojo; AT- anulus tympanicus, g-gonial, I- incus; M- malleus; mm- manubrium del malleus, S-stapes, en verde, derivan de células de las crestas neurales; 1bf- primer bolsa faríngea, deriva del mesodermo). C- Cavitación del oído medio. Modificado de Anthwal & Thompson (2016).

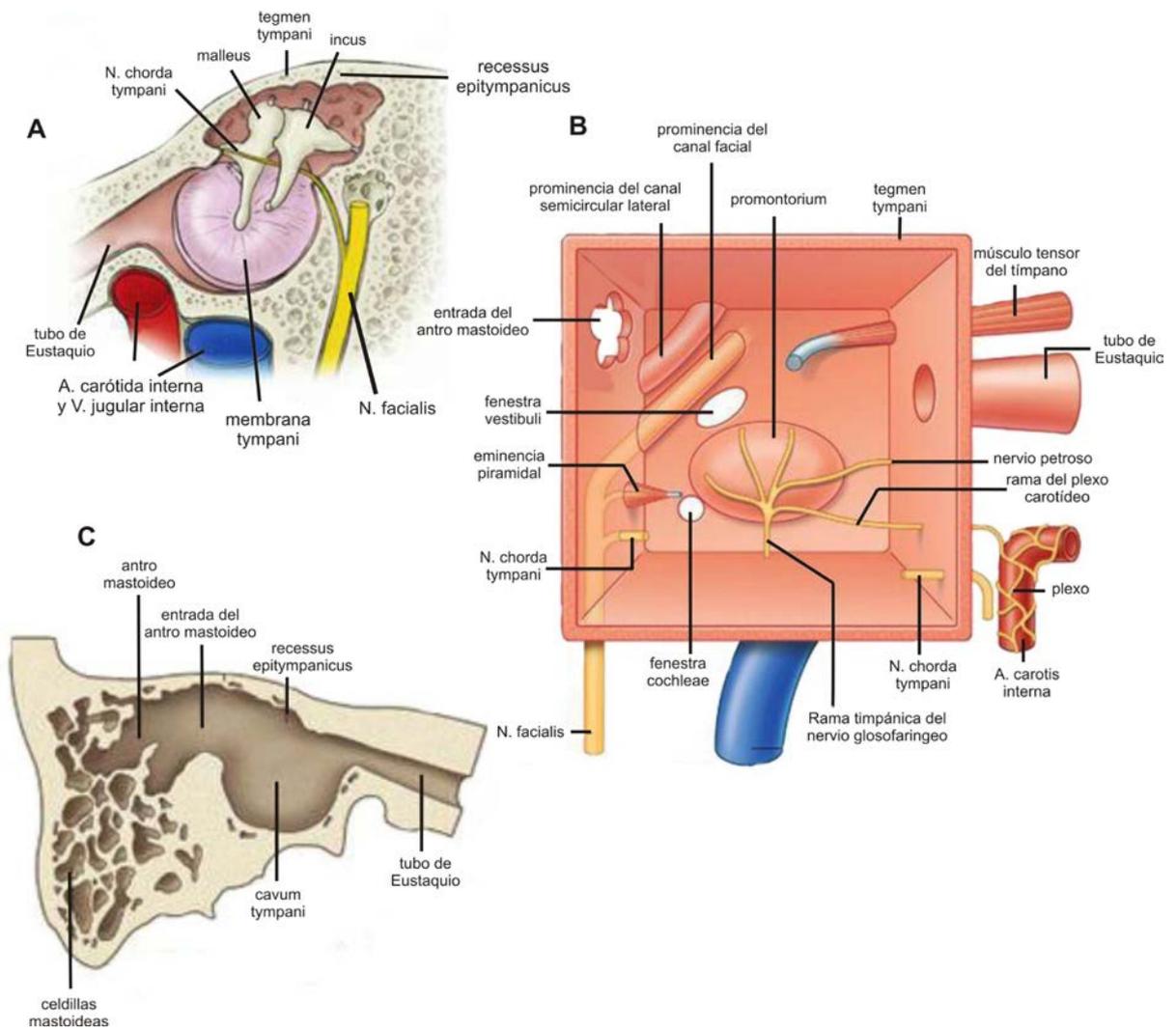


Fig. II.7- Ilustraciones que muestran las caras que forman la cavidad del oído medio. A, pared membranosa o paries membranaceus; B Pared anterior, medial, dorsal y ventral; C, corte transversal de la cavidad del oído medio donde se observa la pared posterior, media y dorsal. Modificado de Drake *et al.* (2005)

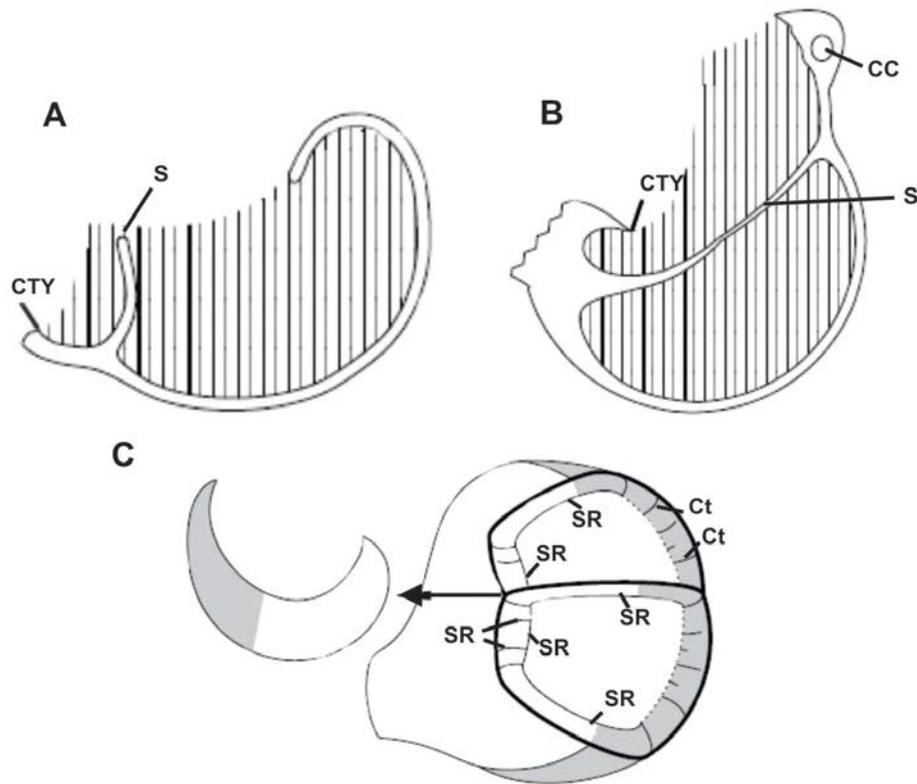


Fig. II.8- Esquema que muestra la configuración anatómica interna de la bulla tympanica sobre la cual se basa la clasificación de los Carnivora según la presencia/ausencia de septos en la cavidad del oído medio. A, Aeluroidea (Feliformia); B, Cynoidea (Caniformia) y C, Arctoidea (Caniformia), en gris se observa el entotimpánico y en blanco se graficó al ectotimpánico. Abreviaciones: CC- canalis caroticus, CTY- crista tympanica, S- septum, SR- septas radiales. Modificado de Ivanoff (2001).

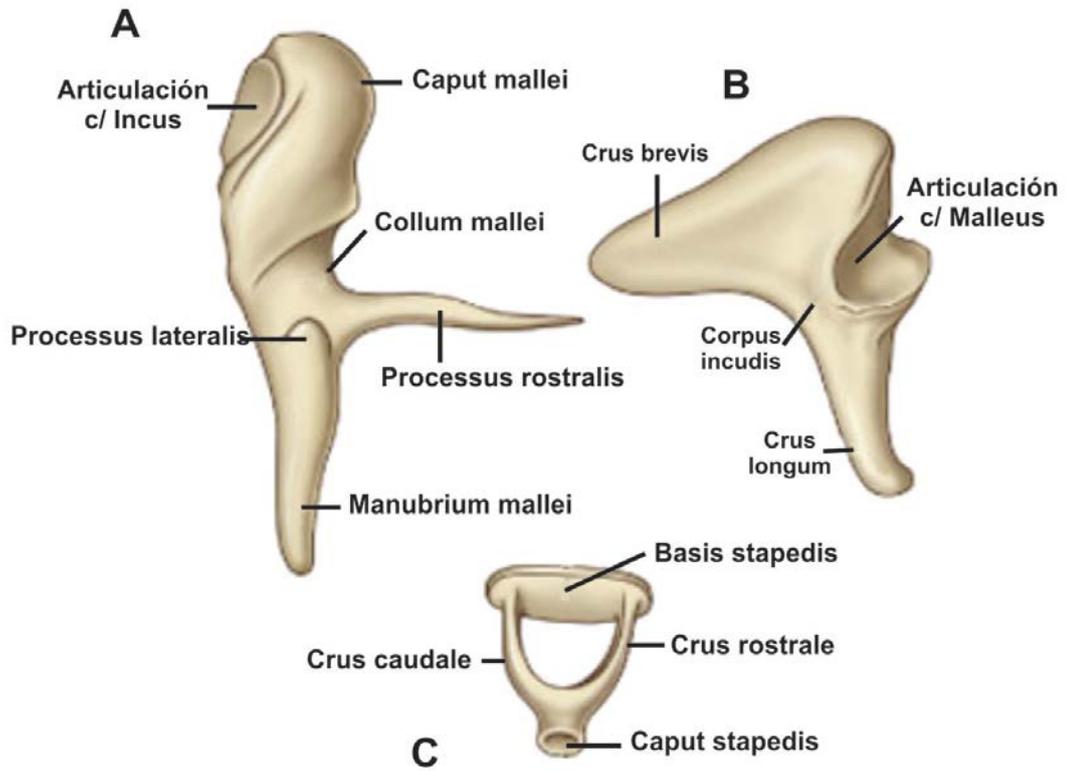


Fig. II.9- Esquema de los huesecillos del oído medio. A, martillo (Malleus); B, yunque (incus); C, estribo (stapes). Modificado de Drake *et al.* (2005)

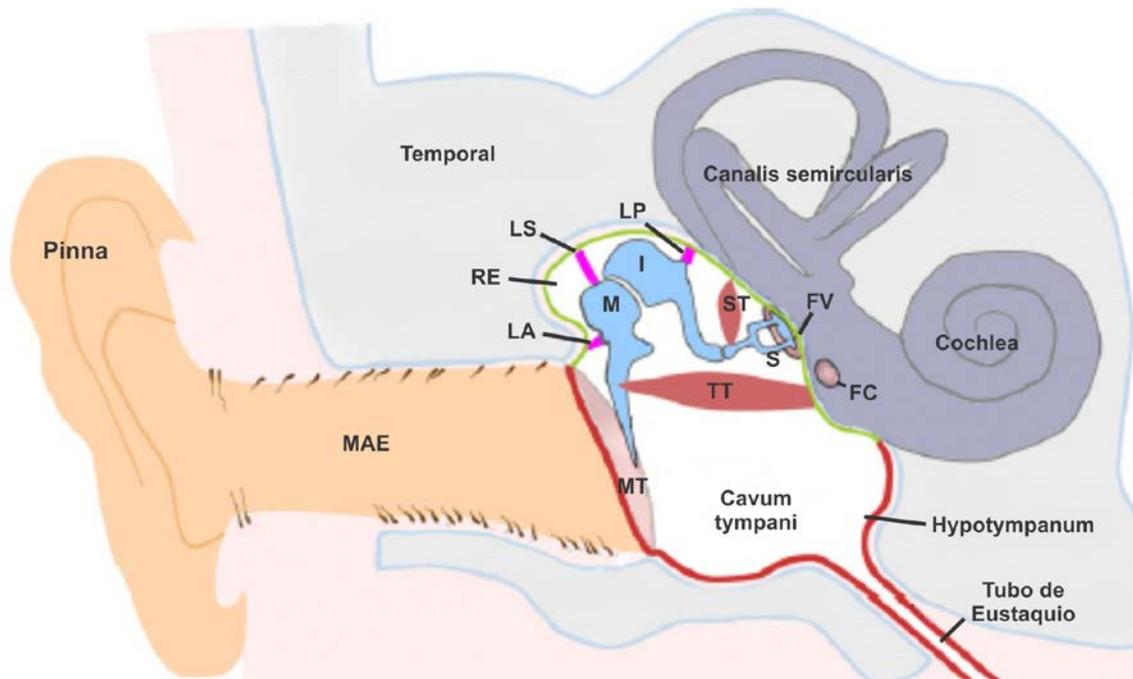


Fig. II.10- Esquema de la región auditiva externa, media e interna que muestran los ligamentos y músculos que se encuentran en la cavidad del oído medio. Abreviaturas: FC, fenestra cochleae; FV, fenestra vestibuli; I, incus; LA, ligamento anterior; LP ligamento posterior; LS, ligamento superior; M, malleus; MAE, meatus acusticus externus; MT, membrana timpánica; RE, recessus epitympanicus; S, stapes; ST, stapedius; TT, tensor tympani. Modificado de Anthwal & Thompson (2016).

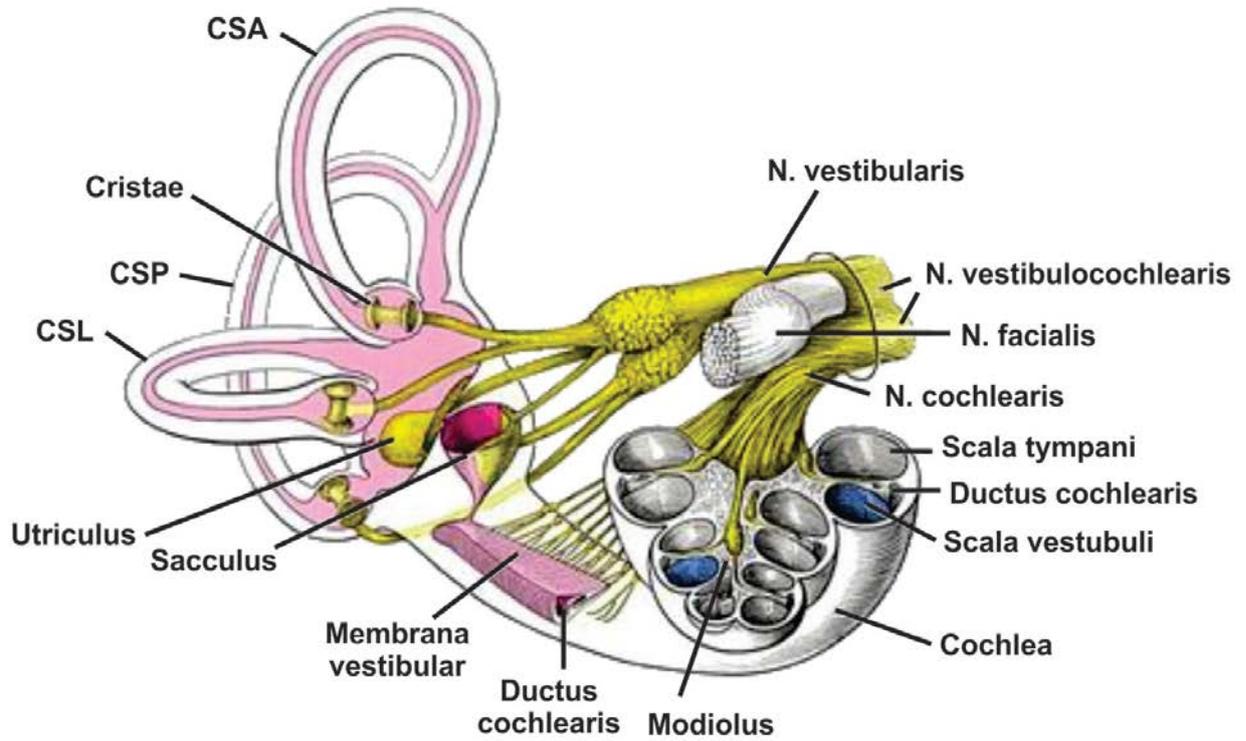


Fig. II.11- Ilustración del oído interno típico de un mamífero. Abreviaturas: CSA, canalis semicircularis anterior; CSL, canalis semicircularis lateral y CSP, canalis semicircularis posterior.

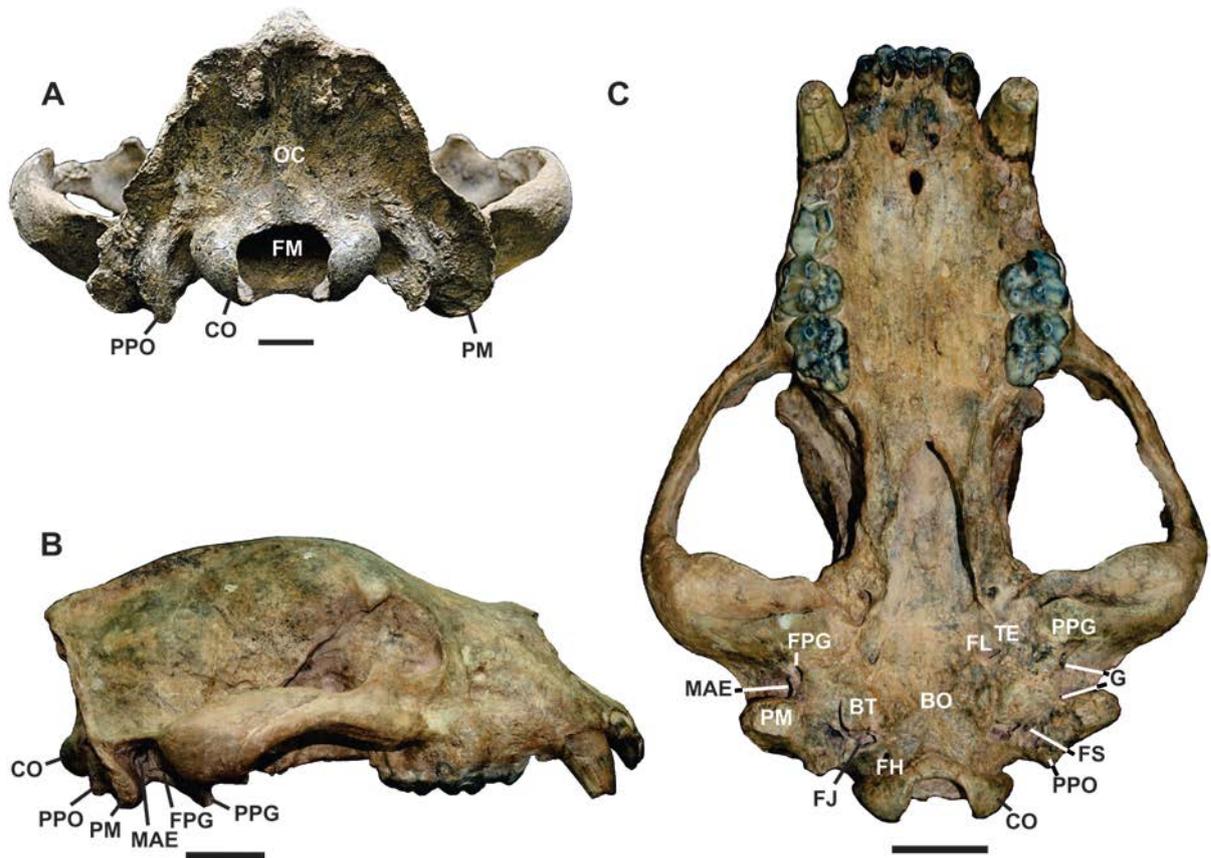


Fig. II.12.1- *Arctotherium angustidens* (MLP 82-X-22-1). Vistas del cráneo: A, occipital; B, lateral **derecha**; C, ventral. Abreviaturas: BO, pars basilaris os occipitale; BT, bulla tympanica; CO, condylus occipitalis; FH, foramen n. hypoglossis; FJ, foramen jugulare; FL, foramen lacerum; FM, foramen magnum; FPG, foramen postglenoideum; FS, foramen stylomastoideum; MAE, meatus acusticus externus; PM, processus mastoideus; PPG, processus postglenoideus; PPO, processus paraoccipitalis; OC, os occipitale; TE, tubo de Eustaquio. Escala: 5 cm.

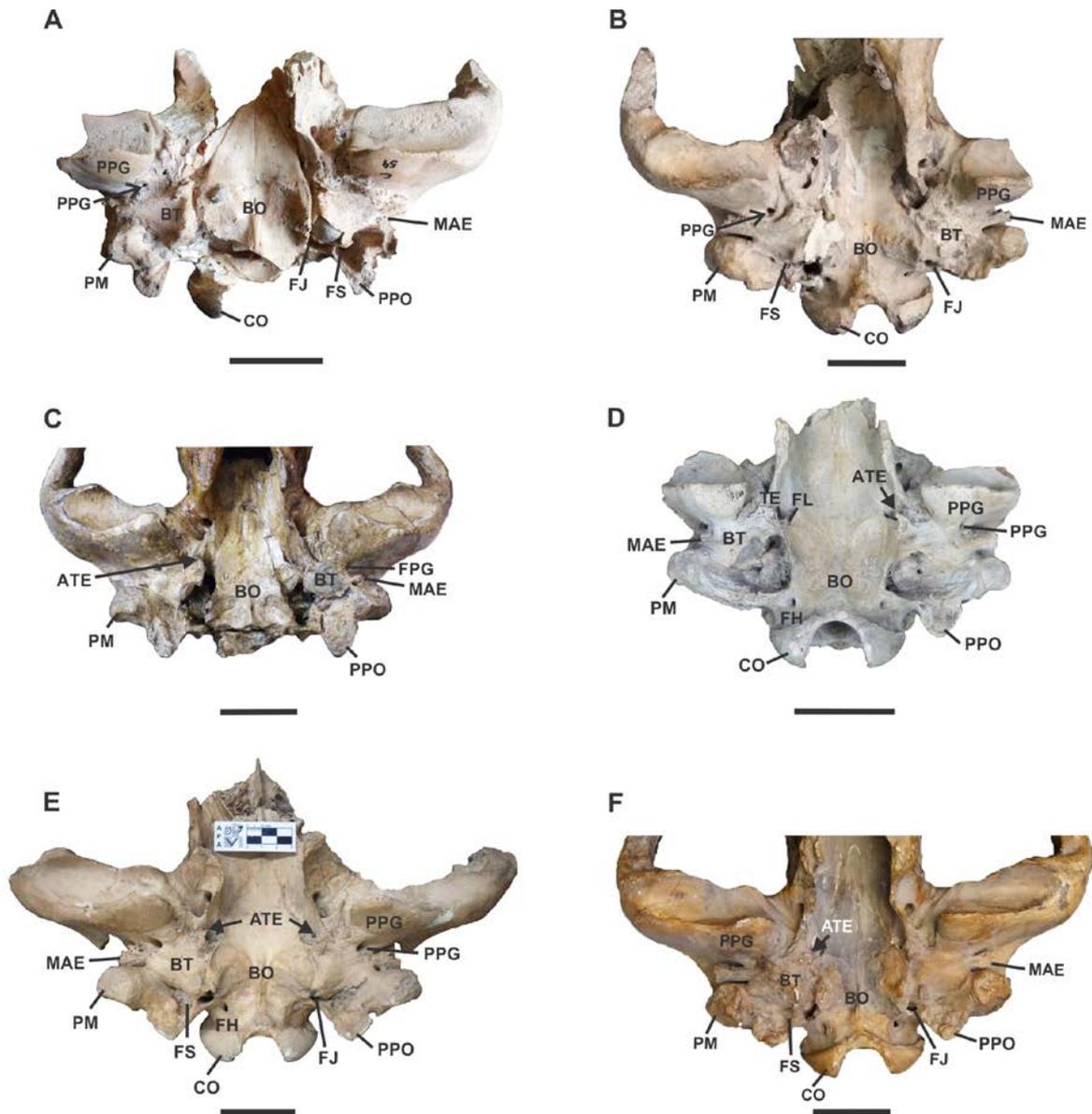


Fig. II.12.2- *Arctotherium angustidens*. Imágenes del cráneo en vista ventral de los siguientes ejemplares: A, MMP 3980; B, MMP 1491; C, MACN 43; D, MLP 10-4; E, MLP 00-VII-10-1; F, MMP 162S. Abreviaturas: ATE, apófisis del tubo de Eustaquio; BO, pars basilaris os occipitale; BT, bulla tympanica; CO, condylus occipitalis; FH, foramen n. hypoglossis; FJ, foramen jugulare; FL, foramen lacerum; FPG, foramen postglenoideum; FS, foramen stylomastoideum; MAE, meatus acusticus externus; PM, processus mastoideus; PPG, processus postglenoideus; PPO, processus paraoccipitalis; TE, tubo de Eustaquio. Escala: 5 cm.

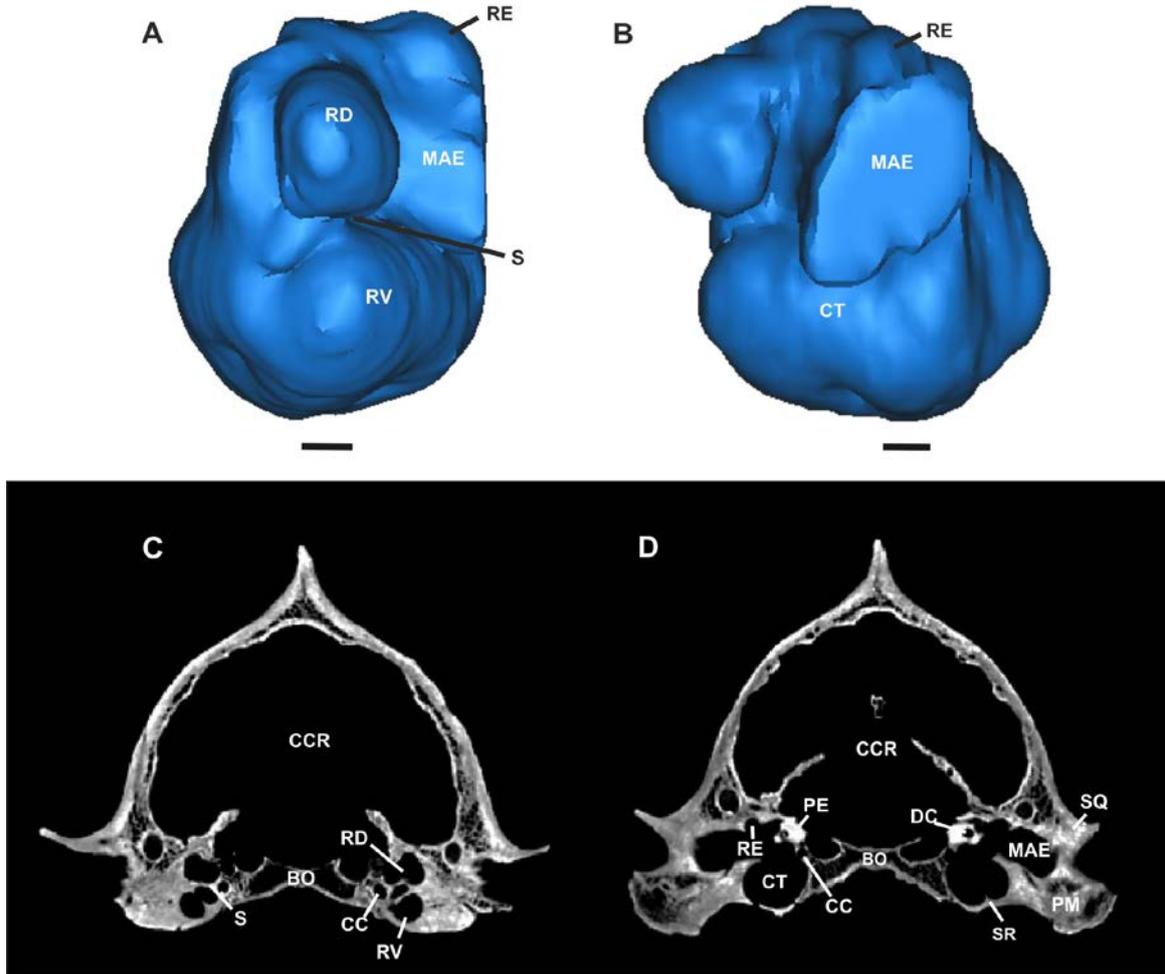


Fig. II.12.3- *Arctotherium angustidens* (MLP 82-X-22-1). (A) Vista anterior de la reconstrucción 3D del oído medio izquierdo, (B) Vista lateral de la reconstrucción 3D del oído medio, (C-D) Imagen en corte coronal de la TAC del cráneo de *A. angustidens*. Abreviaturas: BO, pars basilaris del os occipitale, CC, canalis caroticus; CCR, cavum cranii; CT, cavum tympani; DC, ductus cochlearis; MAE, meatus acusticus externus; RE, recessus epytimpanicus; PE, pars petrosa os temporale; RD, recessus dorsal; RV, recessus ventral; S, septum; SQ, escamoso; SR, septas radiales. Escala de la reconstrucción 3D del oído medio: 5mm. Escala de la TAC: 1 cm.

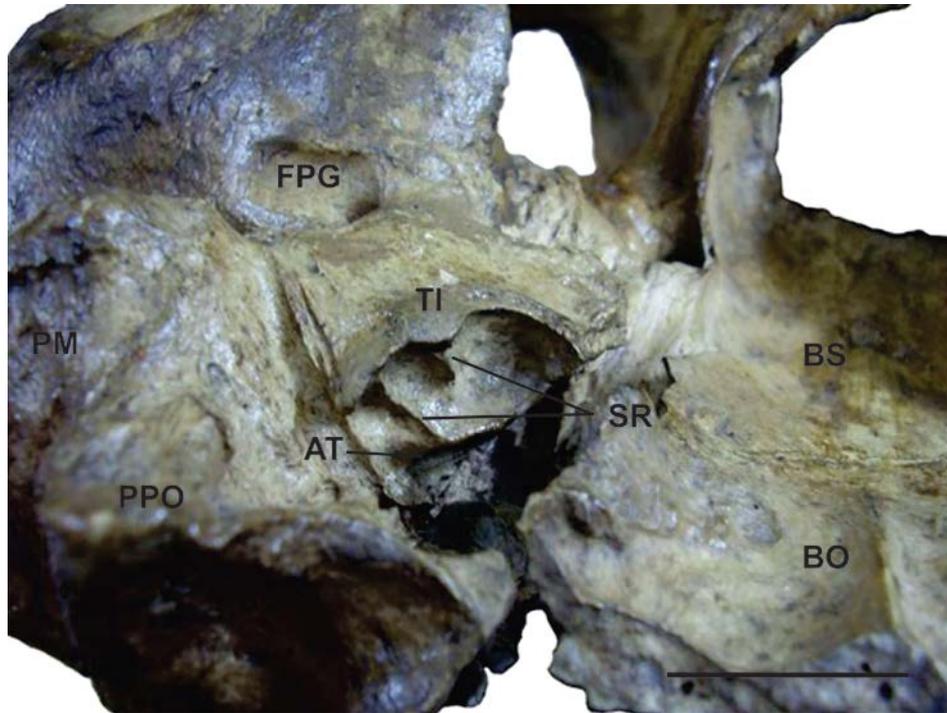


Fig II.12.4- *Arctotherium angustidens* (MLP 82-X-22-1). Detalle del oído medio derecho en vista posterior. Abreviaturas: AT, annulus tympanicus; BO, pars basilaris of os occipitale; BS, os basisphenoidale; FPG, foramen postglenoideum; PM, processus mastoideus; PPO, processus paraoccipitalis; SR, septas radiales; TI, timpánico. Escala: 2cm

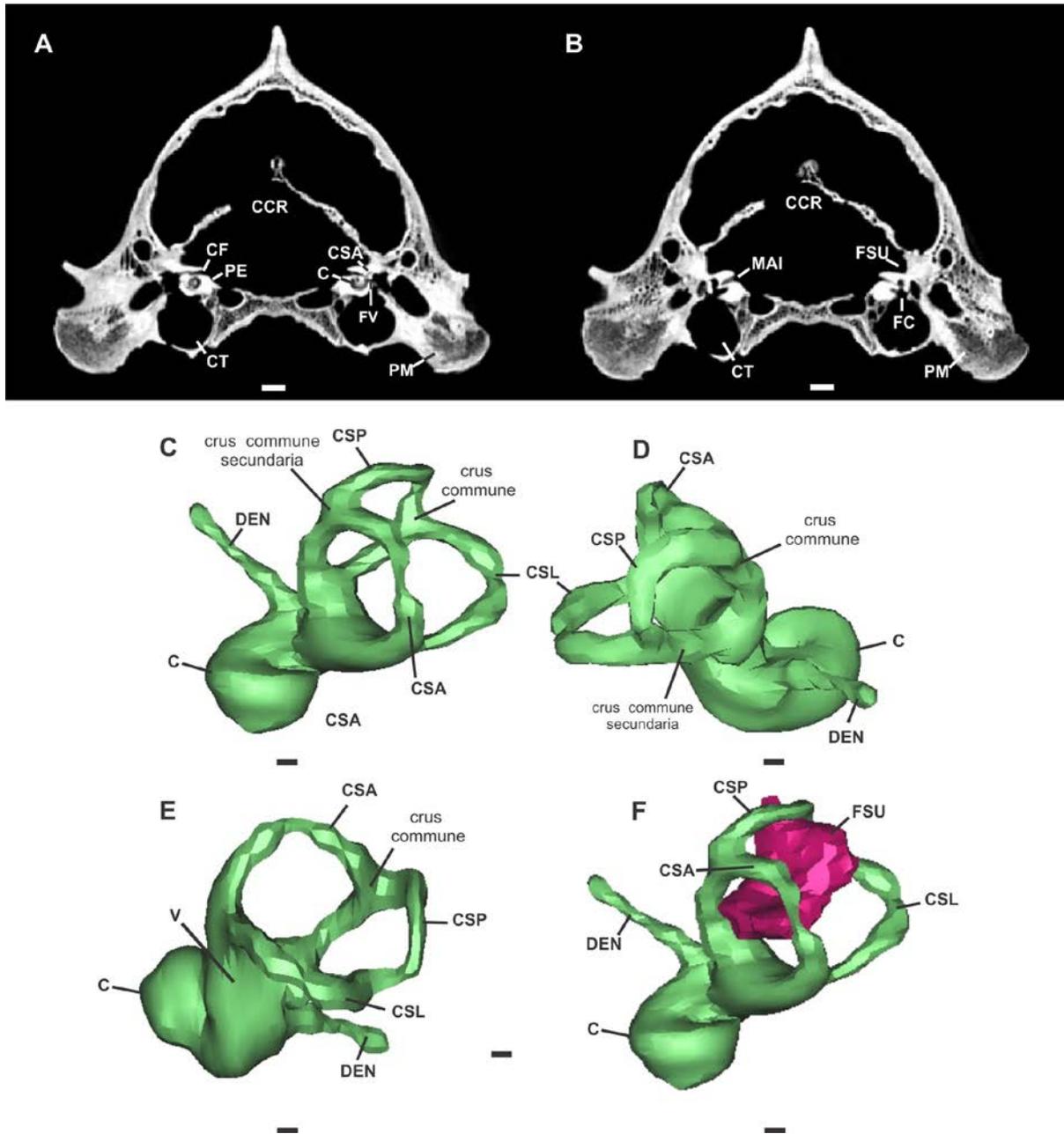


Fig. II.12.5- *Arctotherium angustidens* MLP 82-X-22-1. (A, B) imagen de la TAC del cráneo en corte coronal. (C-F) Reconstrucciones 3D del oído interno izquierdo (C- vista dorsal, D- vista posterior, E- vista lateral, F- Vista dorso anterior). Abreviaturas: C, cochlea; CCR, cavum cranii; CF, canalis facialis; CSA, canalis semicircularis anterior; CSL, canalis semicircularis lateral; CSP, canalis semicircularis posterior; CT, cavum tympani; DEN, ductus endolymphaticus; FC, fenestra cochleae; FSU; fosa subarcuata FV, fenestra vestibuli; MAI, meatus acusticus internus; PE, pars petrosa os temporale; PM, processus mastoideus; V, vestibulum. Escala de la TAC: 1 cm. Escala de la reconstrucción del oído interno: 1 mm

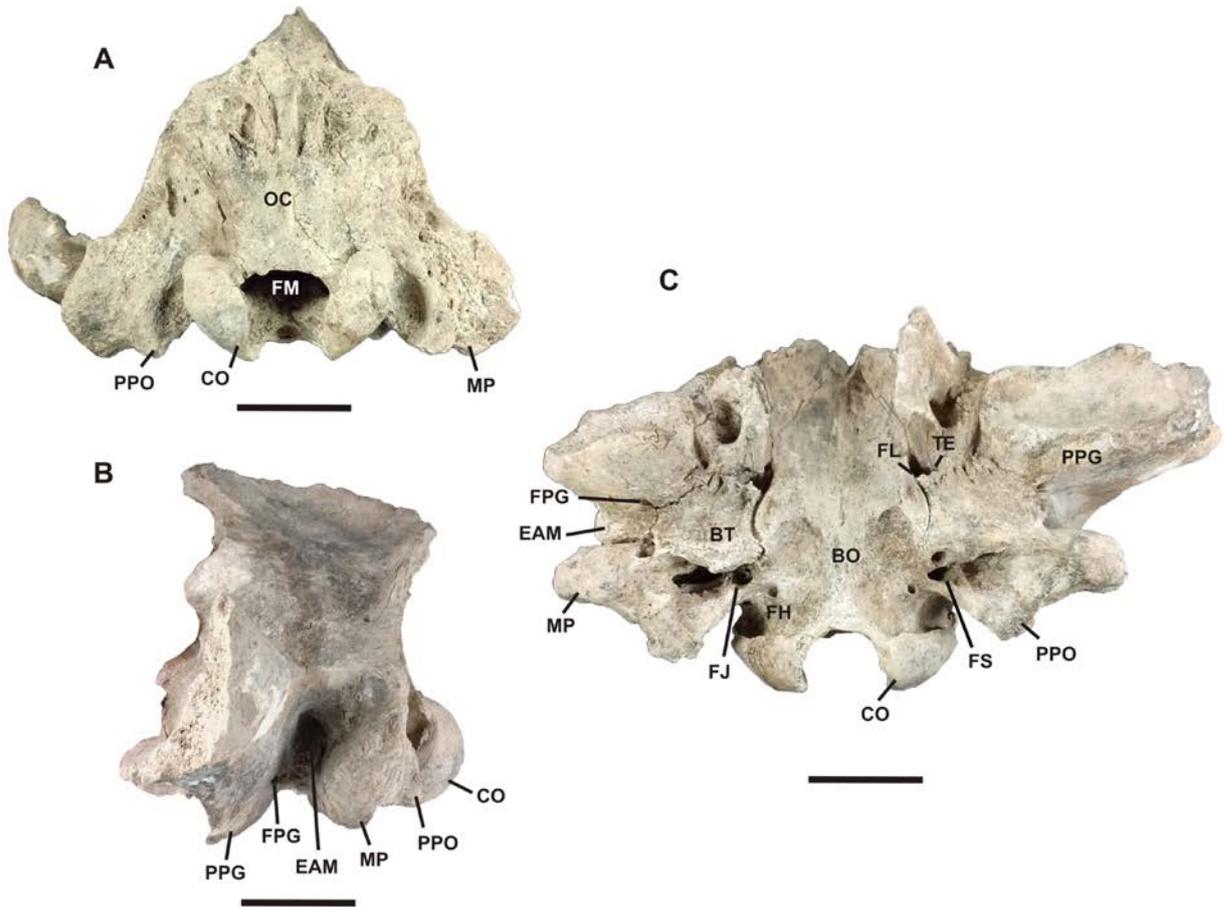


Fig. II.13.1- *Arctotherium bonariense* (MLP 00-VII-1-1). Vistas del cráneo: A, occipital; B, lateral izquierda; C, ventral. Abreviaturas: BO, pars basilaris os occipitale; BT, bulla tympanica; CO, condylus occipitalis; FH, foramen n. hypoglossis; FJ, foramen jugulare; FL, foramen lacerum; FM, foramen magnum; FPG, foramen postglenoideum; FS, foramen stylomastoideum; MAE, meatus acusticus externus; PM, processus mastoideus; PPG, processus postglenoideus; PPO, processus paraoccipitalis; OC, os occipitale; TE, tubo de Eustaquio. Escala: 5 cm.

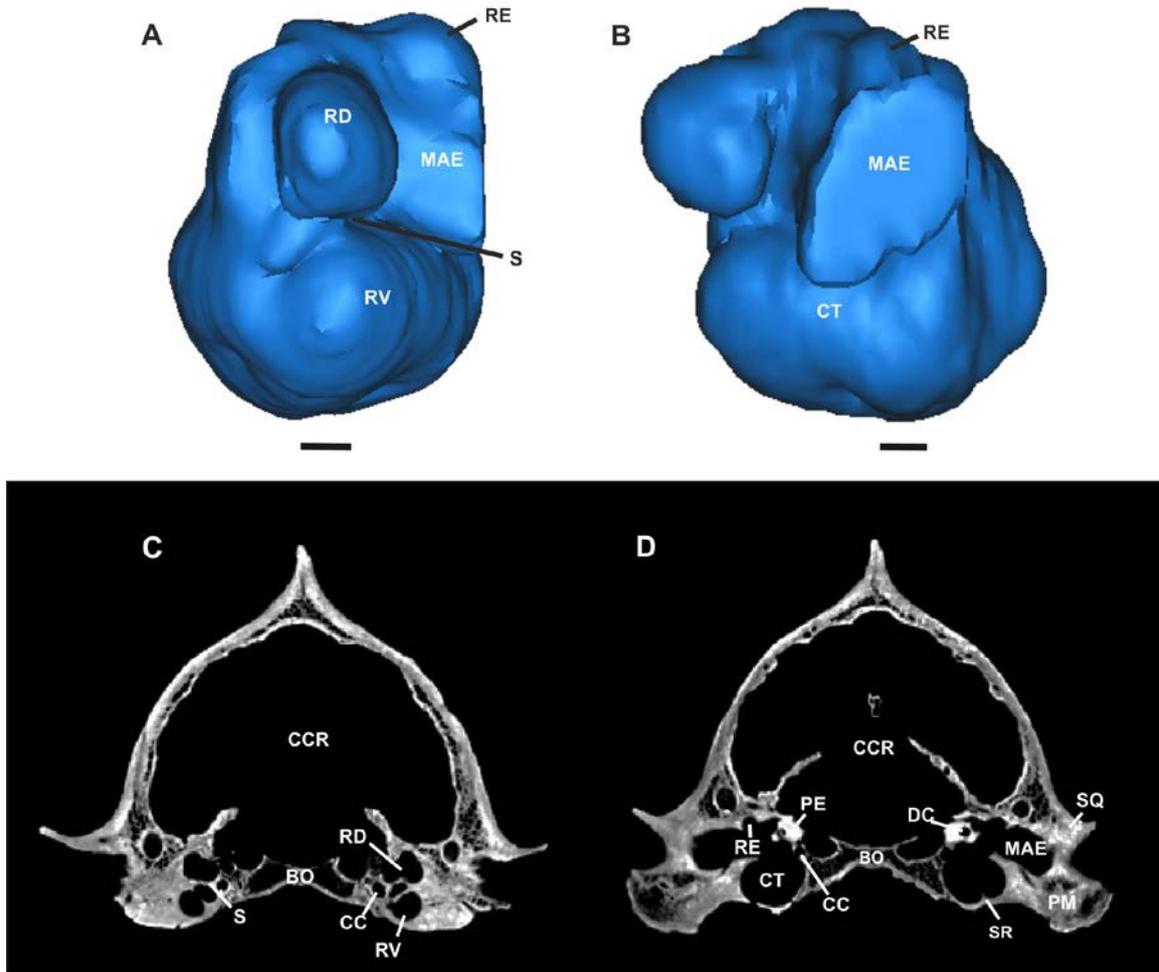


Fig. II.13.2- *Arctotherium bonariense* (MLP 00-VII-1-1). (A) Vista anterior de la reconstrucción 3D del oído medio izquierdo, (B) Vista lateral de la reconstrucción 3D del oído medio, (C-D) Imagen en corte coronal de la TAC del cráneo. Abreviaturas: BO, pars basilaris del os occipitale; C, cochlea; CC, canalis caroticus; CCR, cavum cranii; CT, cavum tympani; MAE, meatus acusticus externus; RE, recessus epytympanicus; PE, pars petrosa os temporale; PM, processus mastoideus; RD, receso dorsal; RV, receso ventral; S, septum; SR, septas radiales. Escala de la reconstrucción 3D del oído medio: 5mm. Escala de la TAC: 1 cm.

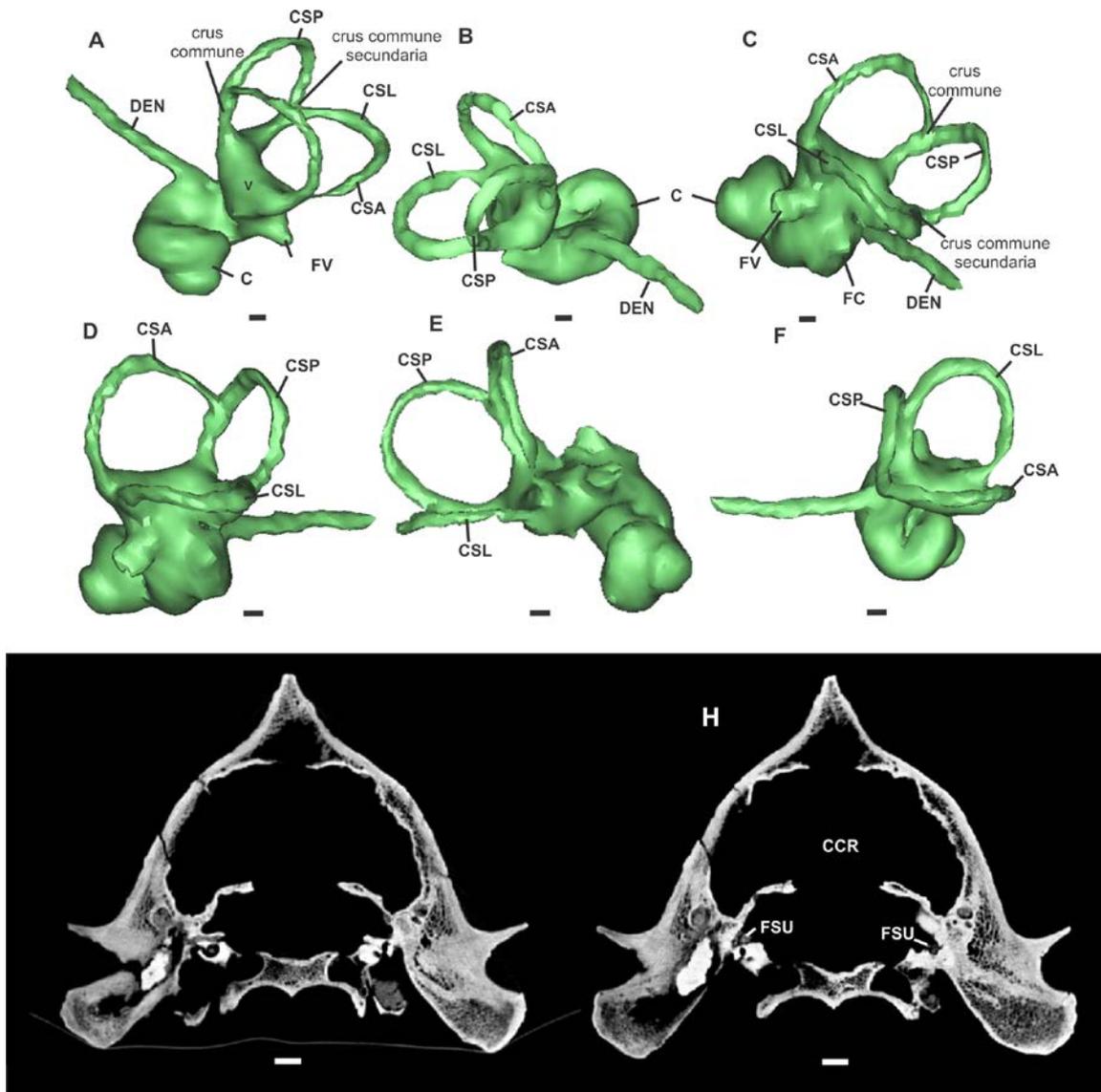


Fig. II.13.3- *Arctotherium bonariense* (MLP 00-VII-1-1). Reconstrucciones 3D del oído interno izquierdo (A- vista dorsal, B- vista posterior, C- vista lateral, D- forma del canalis semicircularis anterior, E- forma del canalis semicircularis posterior y F- forma del canalis semicircularis lateral. Imágenes en corte coronal de la región auditiva media e interna (G y H). Abreviaturas: C, cochlea; CF, canalis facialis; CSA, canalis semicircularis anterior; CSL, canalis semicircularis lateral; CSP, canalis semicircularis posterior; DEN, ductus endolymphaticus; FC, fenestra cochleae; FSU; fossa subarcuata; FV, fenestra vestibuli; PE, pars petrosa os temporale; V, vestibulum. Escala de la reconstrucción 3D del oído interno: 1mm. Escala de la TAC: 1 cm.

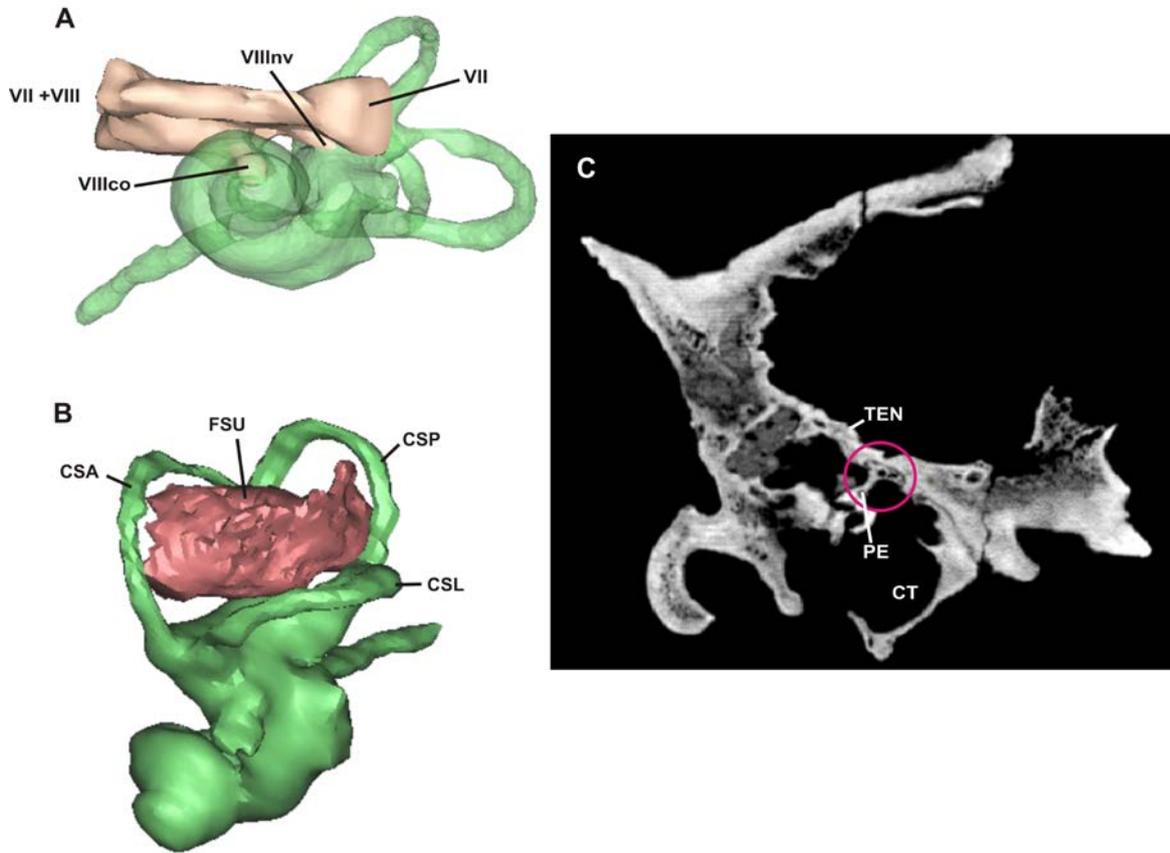


Fig. II.13.4- *Arctotherium bonariense* (MLP 00-VII-1-1). Reconstrucciones 3D del oído interno izquierdo (A, B) y corte sagital de la TAC. Abreviaturas: CSA, canalis semicircularis anterior; CSL, canalis semicircularis lateral; CSP, canalis semicircularis posterior; CT, cavum tympani; FSU, fossa subarcuata; PE, pars petrosa os temporale; TEN, tentorium; VII, N. facialis; VIIIve, porción vestibular del N. vestibulocochlearis; VIIIco, porción cochlear del N. vestibulocochlearis.

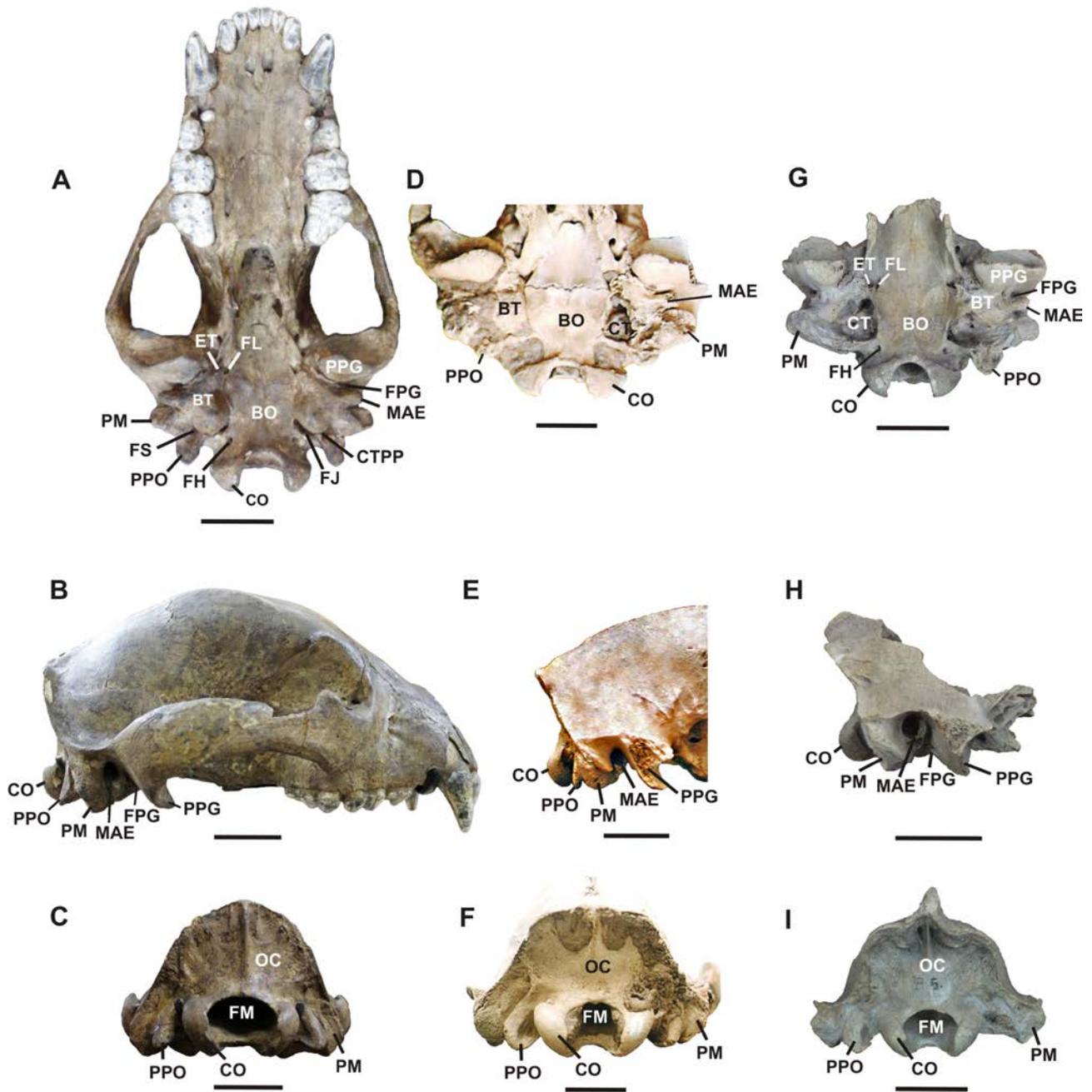


Fig. II.14.1- *Arctotherium tarijense*. A-C: MACN 971. Vistas del cráneo: A, Ventral; B, lateral derecha; C, occipital. D-F: MHJ 544, vistas del cráneo: D, Ventral; E, lateral derecha; F, occipital. G-I: MLP 10-5, vistas del cráneo G, Ventral; H, lateral derecha; I, occipital. Abreviaturas: BO, pars basilaris os occipitale; BT, bulla tympanica; CTPP, cresta transversa del processus paraoccipitalis; CO, condylus occipitalis; ET, Eustachian tube; FH, foramen n. hypoglossis; FJ, foramen jugulare; FL, foramen lacerum; FM, foramen magnum; FPG, foramen postglenoideum; FS, foramen stylomastoideum; MAE, meatus acusticus externus; PM, processus mastoideus; PPG, processus postglenoideus; PPO, processus paraoccipitalis; OC, os occipitale. Scale bar: 5 cm

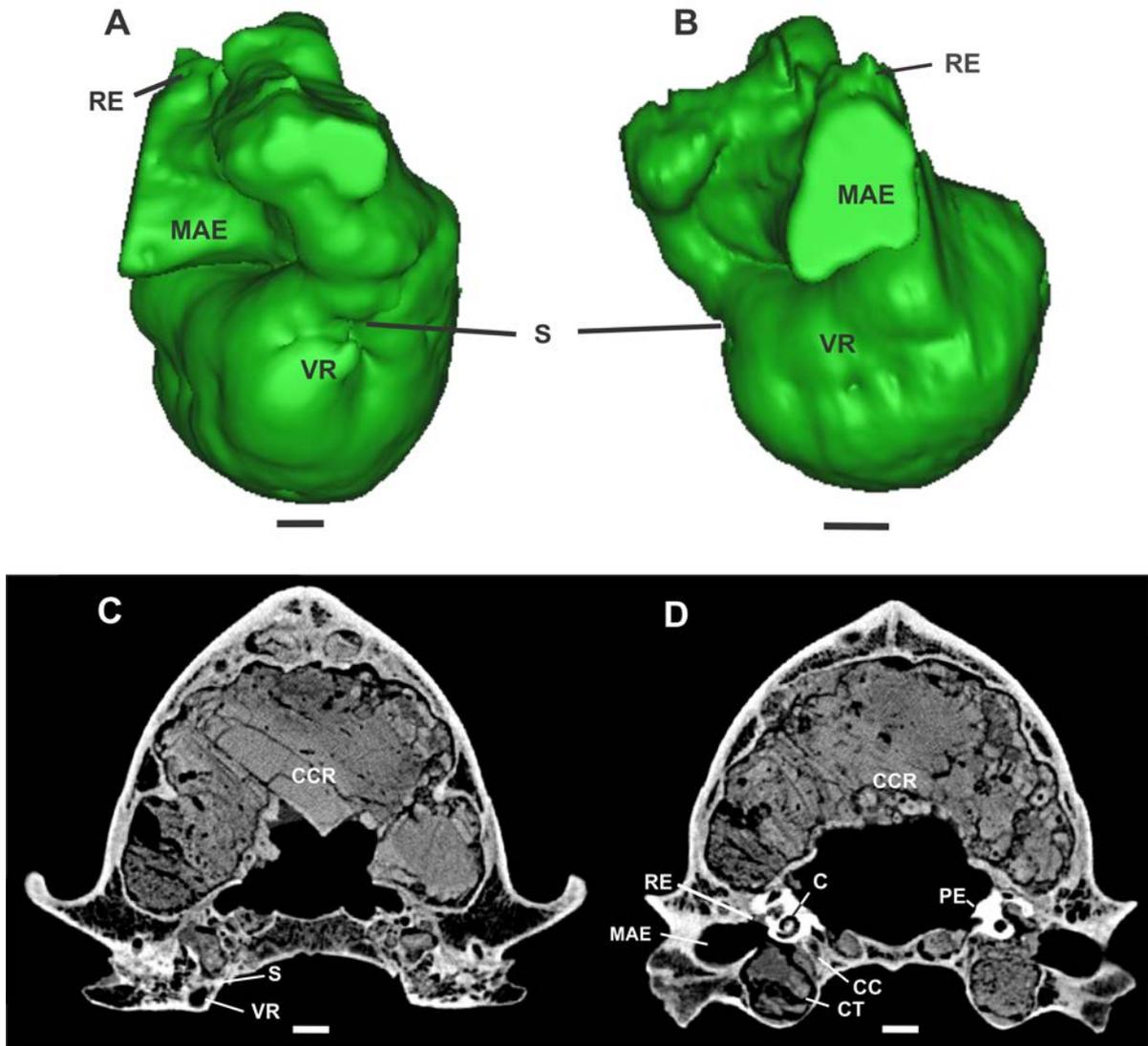


Fig. II.14.2- *Artotherium tarijense* (MACN 971). (A) Vista anterior de la reconstrucción 3D del oído medio derecho, (B) Vista lateral de la reconstrucción 3D del oído medio derecho, (C-D) Imagen en corte coronal de la TAC del cráneo. Abreviaturas: BO, pars basilaris del os occipitale; C, cochlea; CC, canalis caroticus; CCR, cavum cranii; CT, cavum tympani; MAE, meatus acusticus externus; RE, recessus epytimpanicus; PE, pars petrosa os temporale; PM, processus mastoideus; RD, receso dorsal; RV, receso ventral; S, septum; SR, septas radiales. Escala de la reconstrucción 3D del oído medio: 5mm. Escala de la TAC: 1 cm

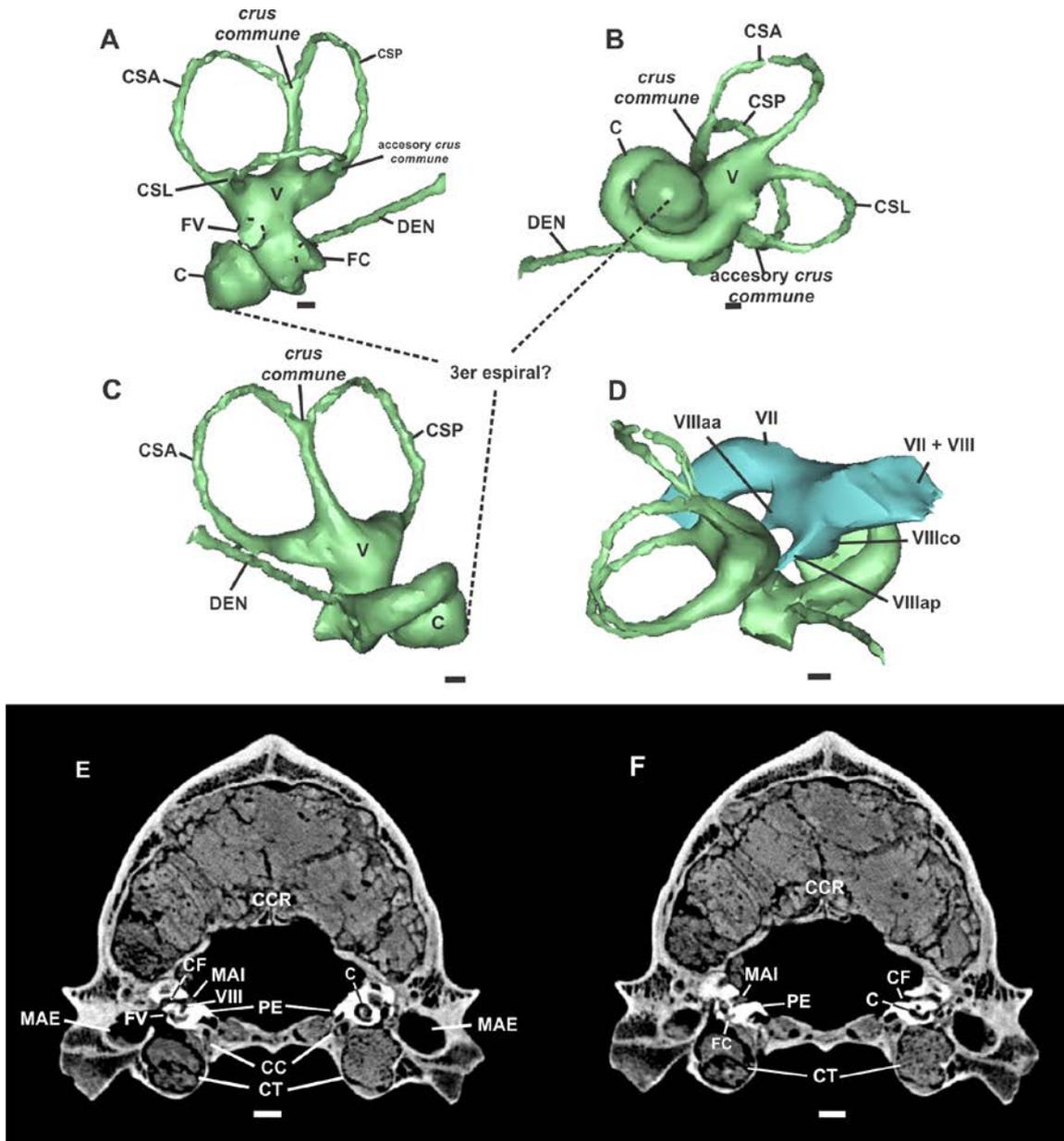


Fig. II.14.3- *Arctotherium tarijense* (MACN 971). Reconstrucciones 3D del oído interno izquierdo (A, lateral; B, anterior; C, medial; D, postero-medial) e imágenes de las TACs en corte coronal. Abreviaturas: C, cochlea; CC, canalis caroticus; CCR, cavum cranii; CF, canalis facialis; CSA, canalis semicircularis anterior; CSL, canalis semicircularis lateral; CSP, canalis semicircularis posterior; CT, cavum tympani; DEN, ductus endolymphaticus; FC, fenestra cochleae; FV, fenestra vestibuli; MAE, meatus acusticus externus; MAI, meatus acusticus internus; RE, recessus epytimpanicus; PE, pars petrosa os temporale; VIII, opening for the nervi vestibulocochlearis; V, vestibulo; VR, ventral recess; S, septum; VII, nervi facialis; VIII, nervi vestibulocochlearis; VIIIaa, nervi ampularis anterior of the nervi vestibulocochlearis; VIIIap, nervi ampularis posterior of the nervi vestibulocochlearis; VIIIco, nervi cochlearis of the nervi vestibulocochlearis. Escala de la reconstrucción 3D del oído interno: 1mm. Escala de la TAC: 1 cm

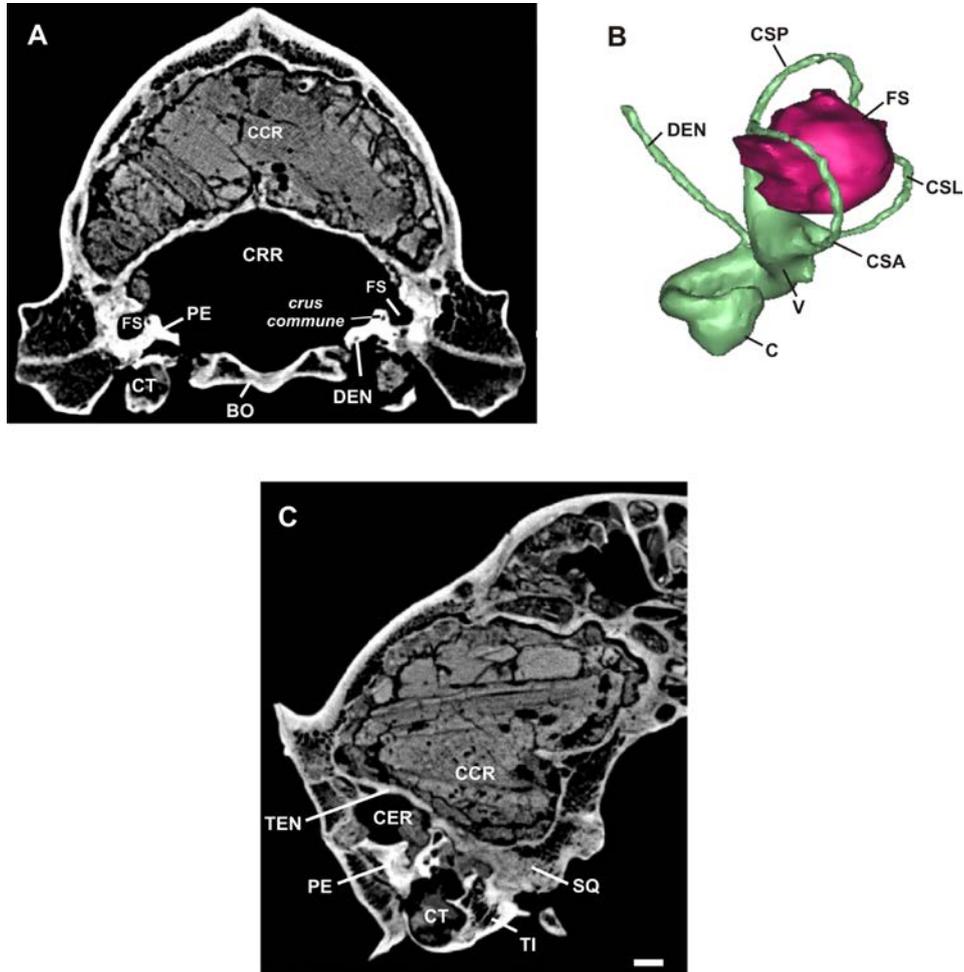


Fig. II.14.4- *Arctotherium tarijense* (MACN 971). Imágenes de las TACs (A, en corte coronal y C, en corte sagital) y reconstrucción 3D oído interno izquierdo. Abreviaciones: BO, pars basilaris os occipitale; C, cochlea; CER, cavidad del cerebellum; CCR, cavum cranii; CSA, canalis semicircularis anterior; CSL, canalis semicircularis lateral; CSP, canalis semicircularis posterior; CT, cavum tympani; DEN, ductus endolymphaticus; FSU, fossa subarcuata; PE, pars petrosa os temporale; PPO, processus paraoccipitalis; SQ, squamosus; TEN, tentorium cerebelli osseum; TI, timpanico; V, vestibule. Escala: 1 cm.

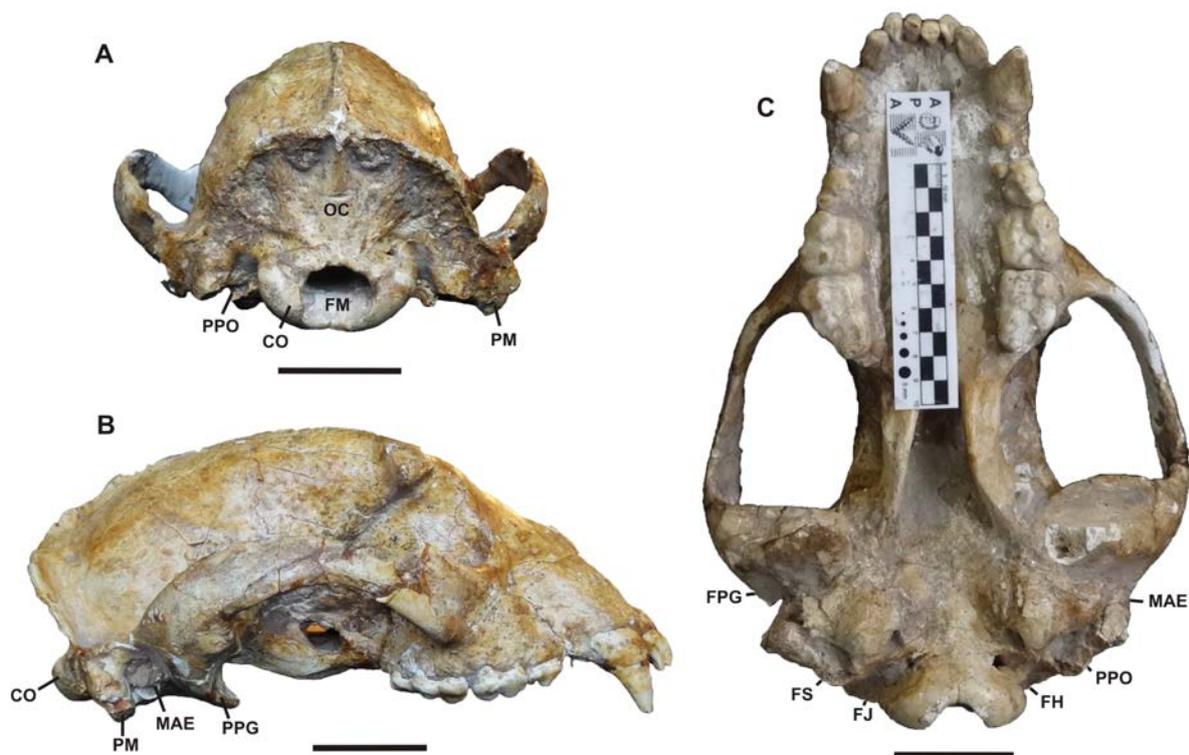


Fig. II.15.1- *Arctotherium vetustum* (MMP 1233). Imágenes del cráneo en diferentes vistas: A, occipital; B, lateral derecha; C, ventral. Abreviaturas: BO, pars basilaris os occipitale; BT, bulla tympanica; CO, condylus occipitalis; FH, foramen n. hypoglossis; FJ, foramen jugulare; FM, foramen magnum; FPG, foramen postglenoideum; FS, foramen stylomastoideum; MAE, meatus acusticus externus; PM, processus mastoideus; PPG, processus postglenoideus; PPO, processus paraoccipitalis; OC, os occipitale. Escala: 5 cm.



Fig. II.15.2- *Arctotherium vetustum* (MMP 1233). Imágenes en corte coronal de la TAC en las que se observa el estado del material. Abreviaturas: C, cochlea; CT, cavum tympani; FSU, fosa subarcuata; PE, pars petrosa; PM, processus mastoideus; SQ, pars squamosa. Escala de la TAC: 1 cm.

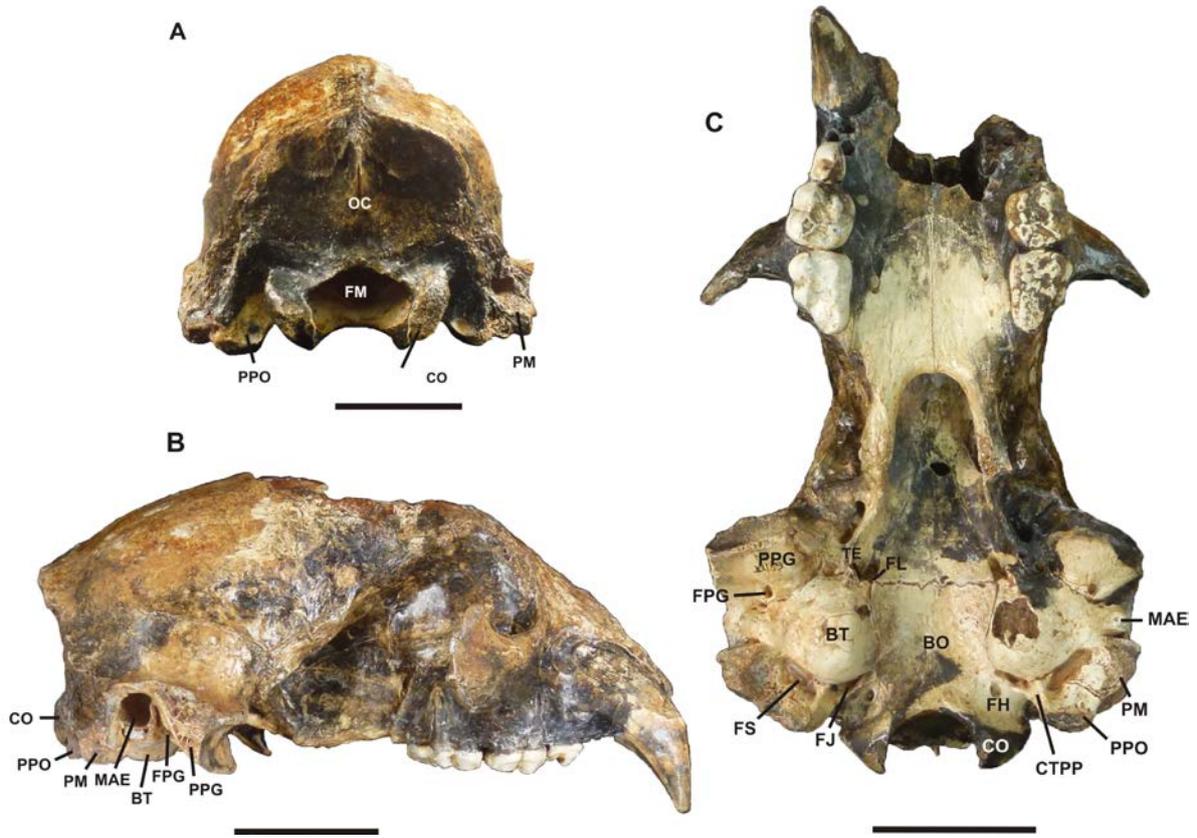


Fig. II.16.1- *Arctotherium wingei* GP-2T 04. Imágenes del cráneo en vista: A, Occipital; B, lateral derecha; C, Ventral. Abreviaturas: BO, pars basilaris os occipitale; BT, bulla tympanica; CO, condylus occipitalis; CTPP, cresta transversal del processus paraoccipitalis; FH, foramen n. hypoglossis; FJ, foramen jugulare; FL, foramen lacerum; FM, foramen magnum; FPG, foramen postglenoideum; FS, foramen stylomastoideum; MAE, meatus acusticus externus; PM, processus mastoideus; PPG, processus postglenoideus; PPO, processus paraoccipitalis; OC, os occipitale; TE, tubo de Eustaquio. Escala: 5 cm.

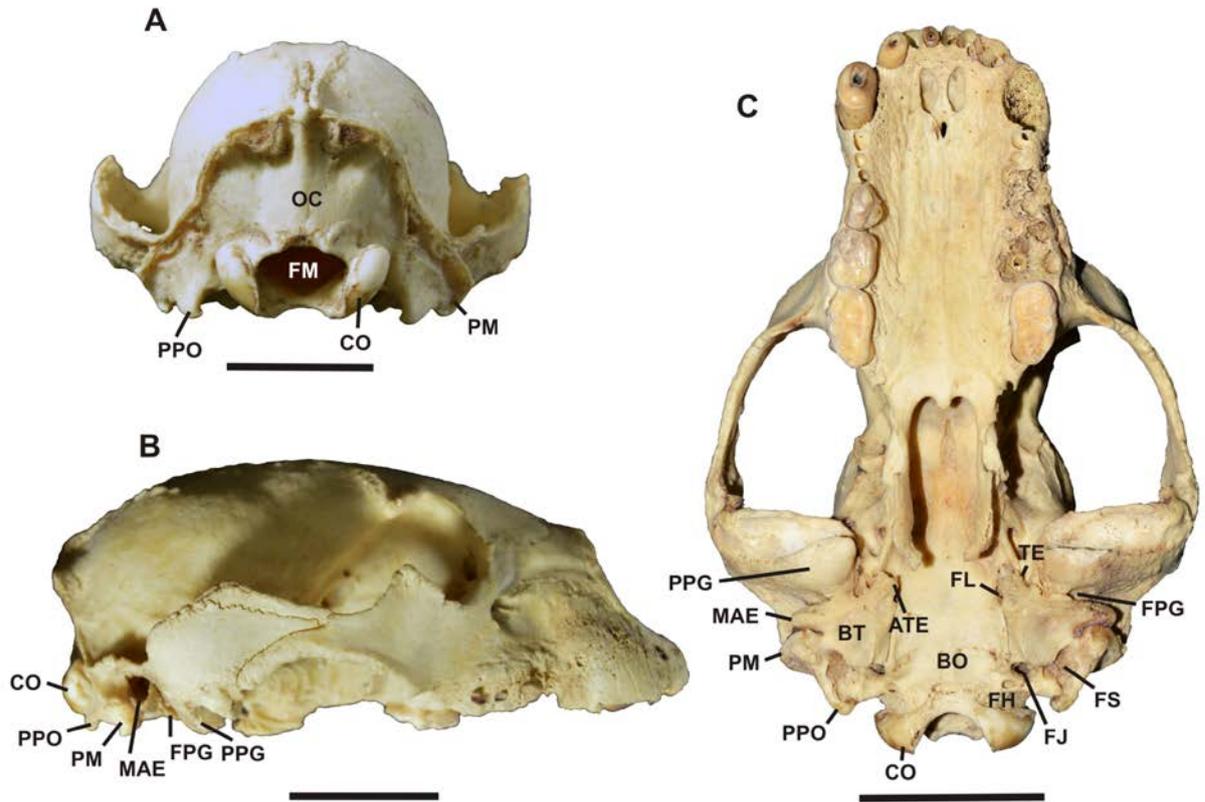


Fig. II.17.1- *Tremarctos ornatus* (MLP 1-I-03-62). Cráneo en vistas occipital (A), lateral derecha (B) y ventral (C). Abreviaturas: ATE, apófisis del tubo de Eustaquio; BO, pars basilaris os occipitale; BT, bulla tympanica; CO, condylus occipitalis; FJ, foramen jugulare; FL, foramen lacerum; FM, foramen magnum; FPG, foramen postglenoideum; FS, foramen stylomastoideum; MAE, meatus acusticus externus; PM, processus mastoideus; PPG, processus postglenoideus; PPO, processus paraoccipitalis; OC, os occipitale; TE, tubo de Eustaquio. Escala: 5 cm.

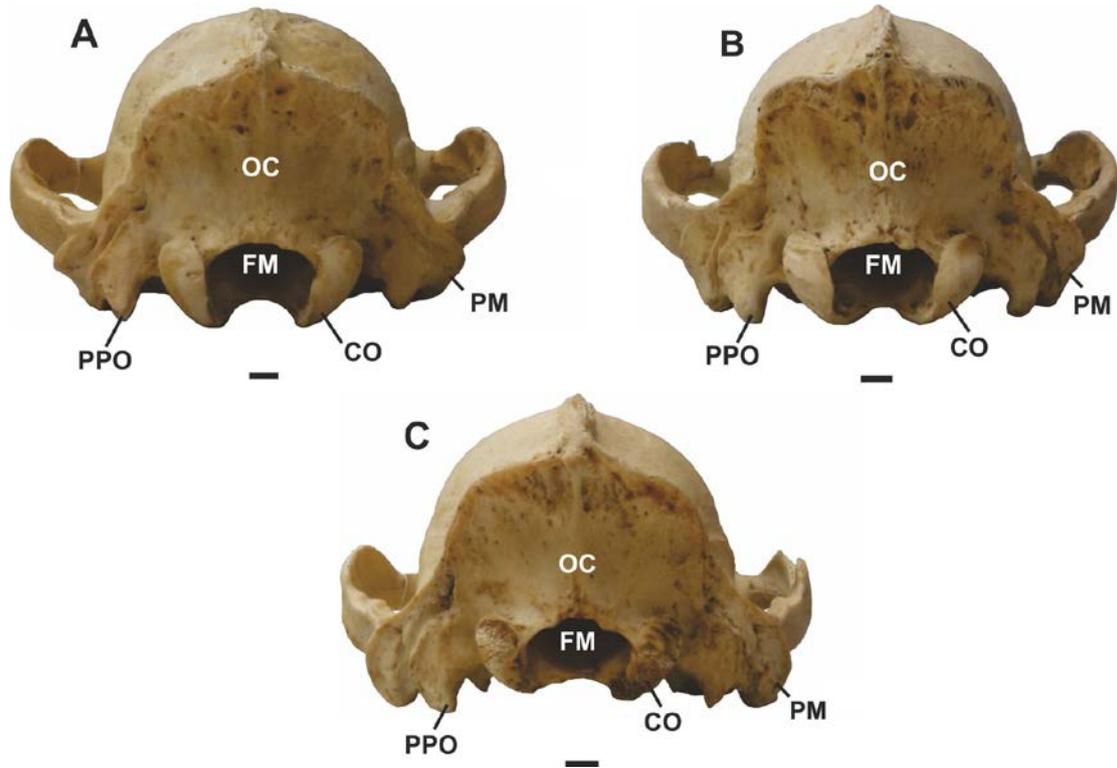


Fig. II.17.2- *Tremarctos ornatus* (MLP 1-I-03-62). Vista occipital del cráneo correspondiente a los ejemplares USNM 210323 (A), USNM 210324 (B) y USNM 271418 (c). Abreviaturas: CO, condylus occipitalis; FM, foramen magnum; PM, processus mastoideus; PPO, processus paraoccipitalis. Escala: 1cm

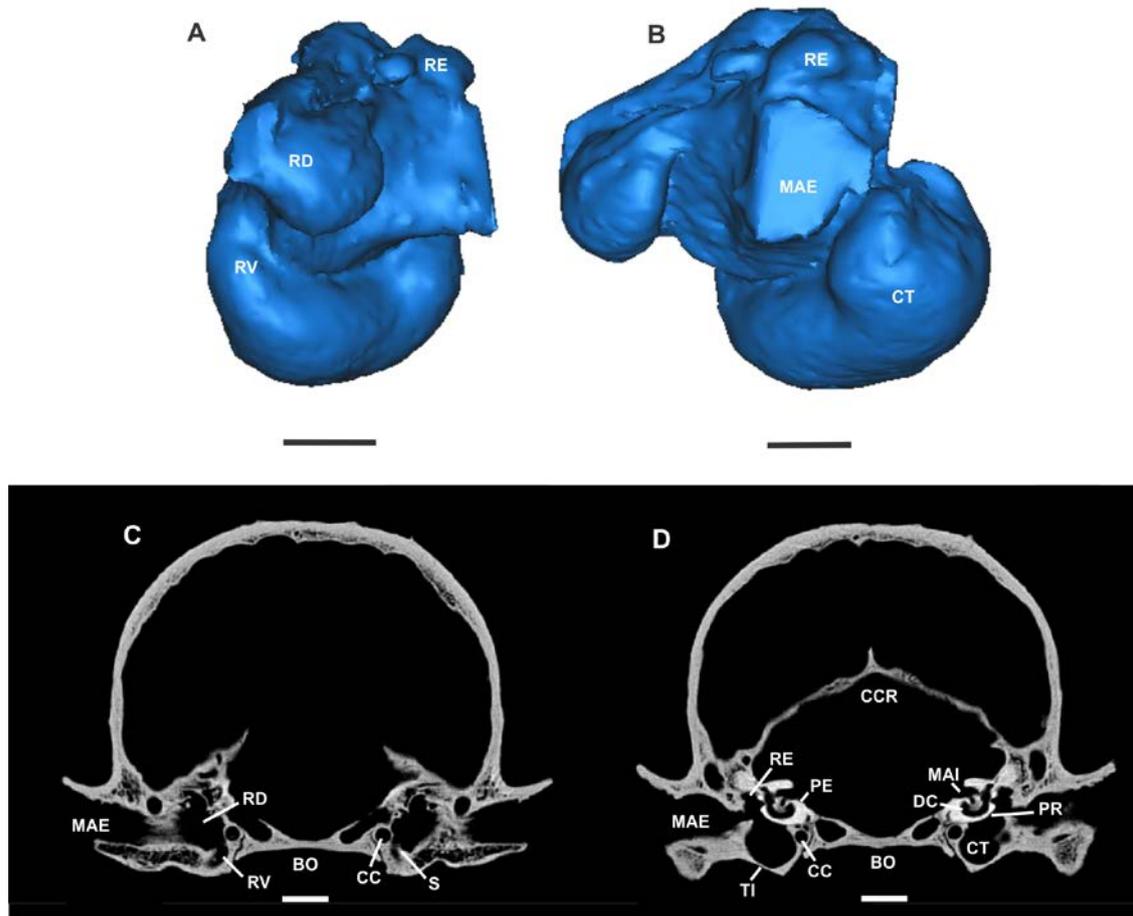


Fig. II.17.3- *Tremarctos ornatus* (MLP 1-I-03-62). (A) Vista anterior de la reconstrucción 3D del oído medio izquierdo, (B) Vista lateral de la reconstrucción 3D del oído medio izquierdo, (C-D) Imagen en corte coronal de la TAC del cráneo. Abreviaturas: BO, pars basilaris del os occipitale; CC, canalis caroticus; CCR, cavum cranii; CT, cavum tympani; DC, ductus cochlearis; MAE, meatus acusticus externus; MAI; meatus acusticus externus; RE, recessus epytimpanicus; PE, pars petrosa os temporale; PR, promontorium; RD, receso dorsal; RV, receso ventral; S, septum; TI timpánico. Escala de la reconstrucción 3D del oído medio: 5mm. Escala de la TAC: 1 cm.

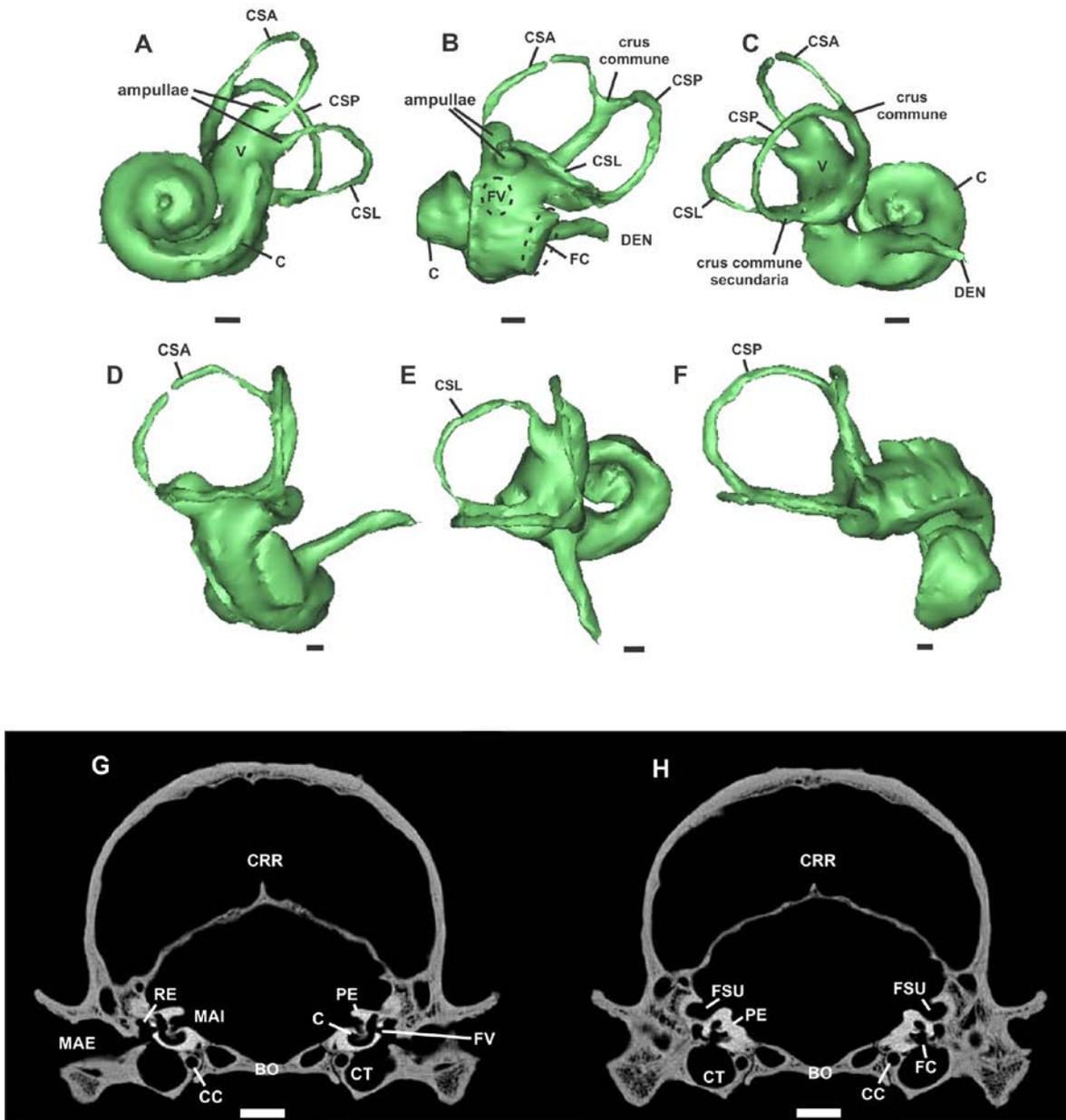


Fig. II.17.4- *Tremarctos ornatus* (MLP 1-I-03-62). Reconstrucciones 3D del oído interno izquierdo: A- vista anterior, B- vista lateral, C- vista posterior, D- Canalis semicircularis anterior, E- canalis semicircularis lateral, F, canalis semicircularis posterior, e imágenes en corte coronal de la TAC del cráneo (G, H). Abreviaturas: BO, pars basilaris os occipitale; C, cochlea; CC, canalis caroticus; CCR, cavum cranii; CSA, canalis semicircularis anterior; CSL, canalis semicircularis lateral; CSP, canalis semicircularis posterior; CT, cavum tympani; DEN, ductus endolymphaticus; FC, fenestra cochleae; FSU, fossa subarcuata; FV, fenestra vestibuli; MAE, meatus acusticus externus; MAI, meatus acusticus internus; PE, pars petrosa os temporale; RE, recessus epytimpanicus; V, vestibulum. Escala de la reconstrucción 3D del oído interno: 1mm. Escala de la TAC: 1 cm.

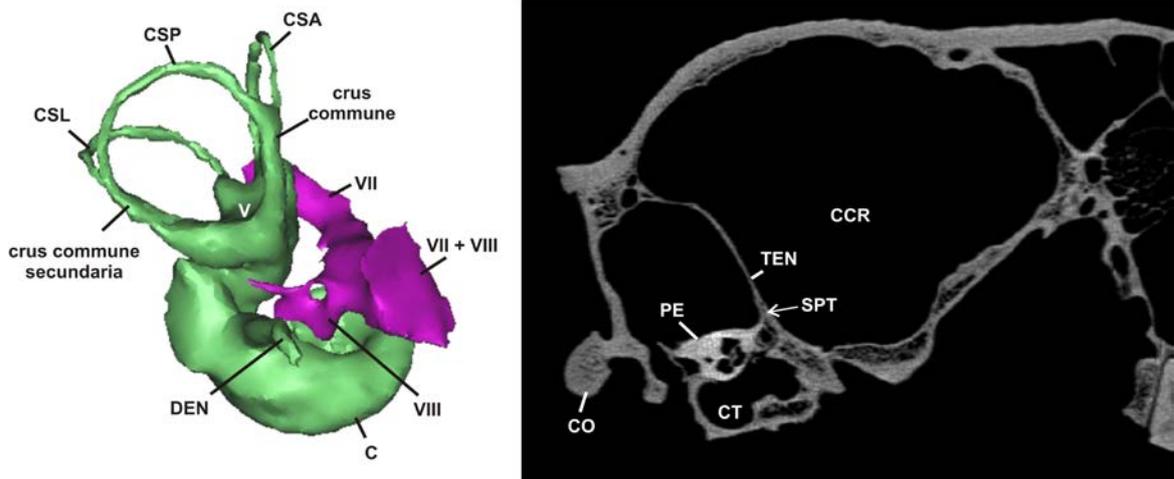


Fig. II.17.5- *Tremarctos ornatus* (MLP 1-I-03-62). Reconstrucción 3D del oído interno izquierdo (A) e imágenes en corte sagital de la TAC del cráneo (G, H). Abreviaturas: C, cochlea; CCR, cavum cranii; CSA, canalis semicircularis anterior; CSL, canalis semicircularis lateral; CSP, canalis semicircularis posterior; CT, cavum tympani; DEN, ductus endolymphaticus; PE, pars petrosa os temporale; SPT, sutura entre pars petrosa os temporale y el tentorium; TEN, tentorium; V, vestibule. VII + VIII, meatus acusticus internus por el que pasan el n. facialis (VII) y el n. vestibulocochlearis (VIII).

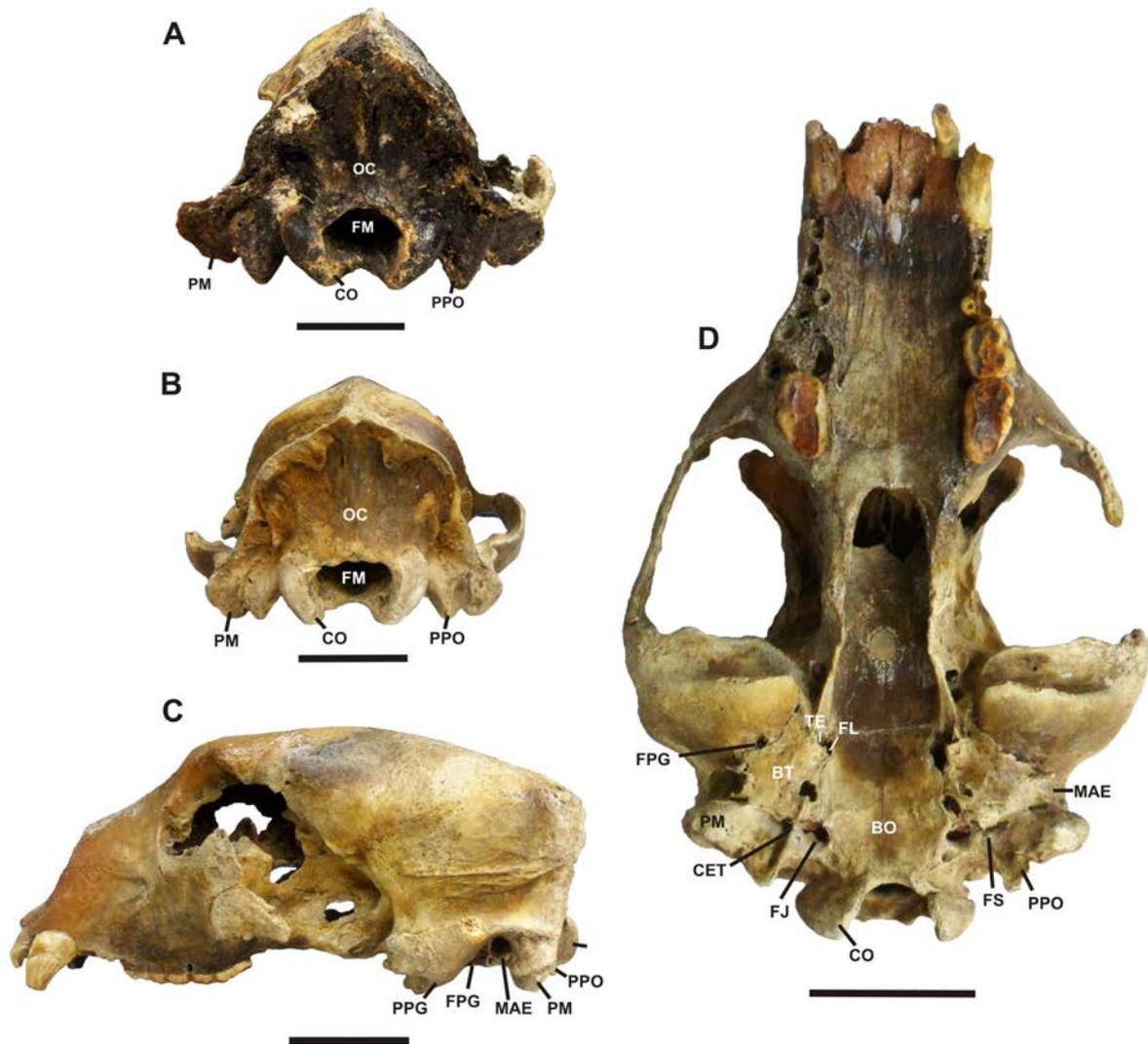


Fig. II.18.1- *Tremarctos floridanus*. Imágenes del cráneo en vista occipital: A, AMNH F 98965; B, UF 7454. En vista lateral izquierda: C, UF 7454 y en vista ventral: D, UF 7454. Abreviaturas: BO, pars basilaris os occipitale; BT, bulla tympanica; CO, condylus occipitalis; CET, contacto exoccipital-timpánico; FJ, foramen jugulare; FL, foramen lacerum; FM, foramen magnum; FPG, foramen postglenoideum; FS, foramen stylomastoideum; MAE, meatus acusticus externus; PM, processus mastoideus; PPG, processus postglenoideus; PPO, processus paraoccipitalis; OC, os occipitale; TE, tubo de Eustaquio. Escala: 5 cm.

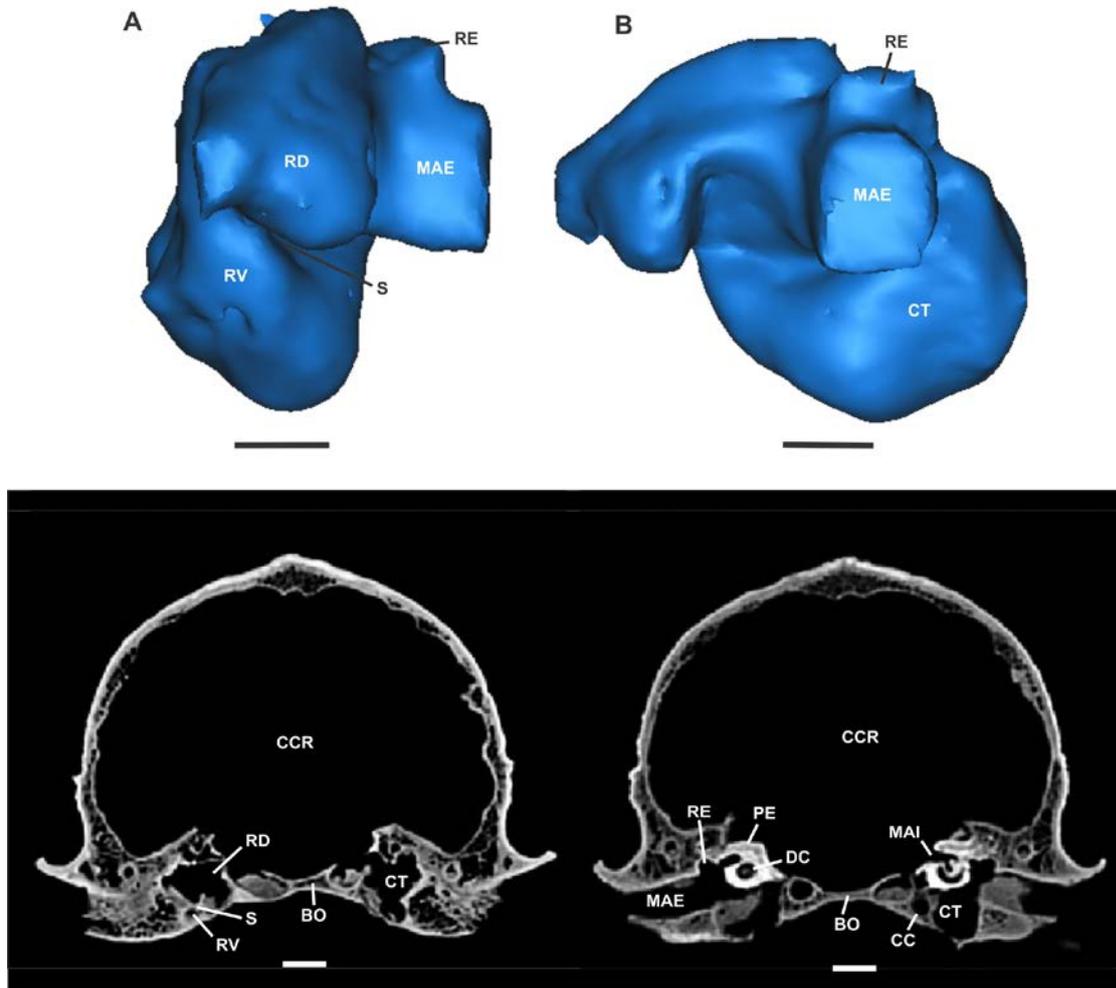


Fig. II.18.2- *Tremarctos floridanus* (UF 7454). (A) Vista anterior de la reconstrucción 3D del oído medio izquierdo, (B) Vista lateral de la reconstrucción 3D del oído medio izquierdo, (C-D) Imagen en corte coronal de la TAC del cráneo. Abreviaturas: BO, pars basilaris del os occipitale, CC, canalis caroticus; CCR, cavum cranii; CT, cavum tympani; DC, ductus cochlearis; MAE, meatus acusticus externus; RE, recessus epytympanicus; PE, pars petrosa os temporale; RD, receso dorsal; RV, receso ventral; S, septum. Escala de la reconstrucción 3D del oído medio: 5mm. Escala de la TAC: 1 cm.

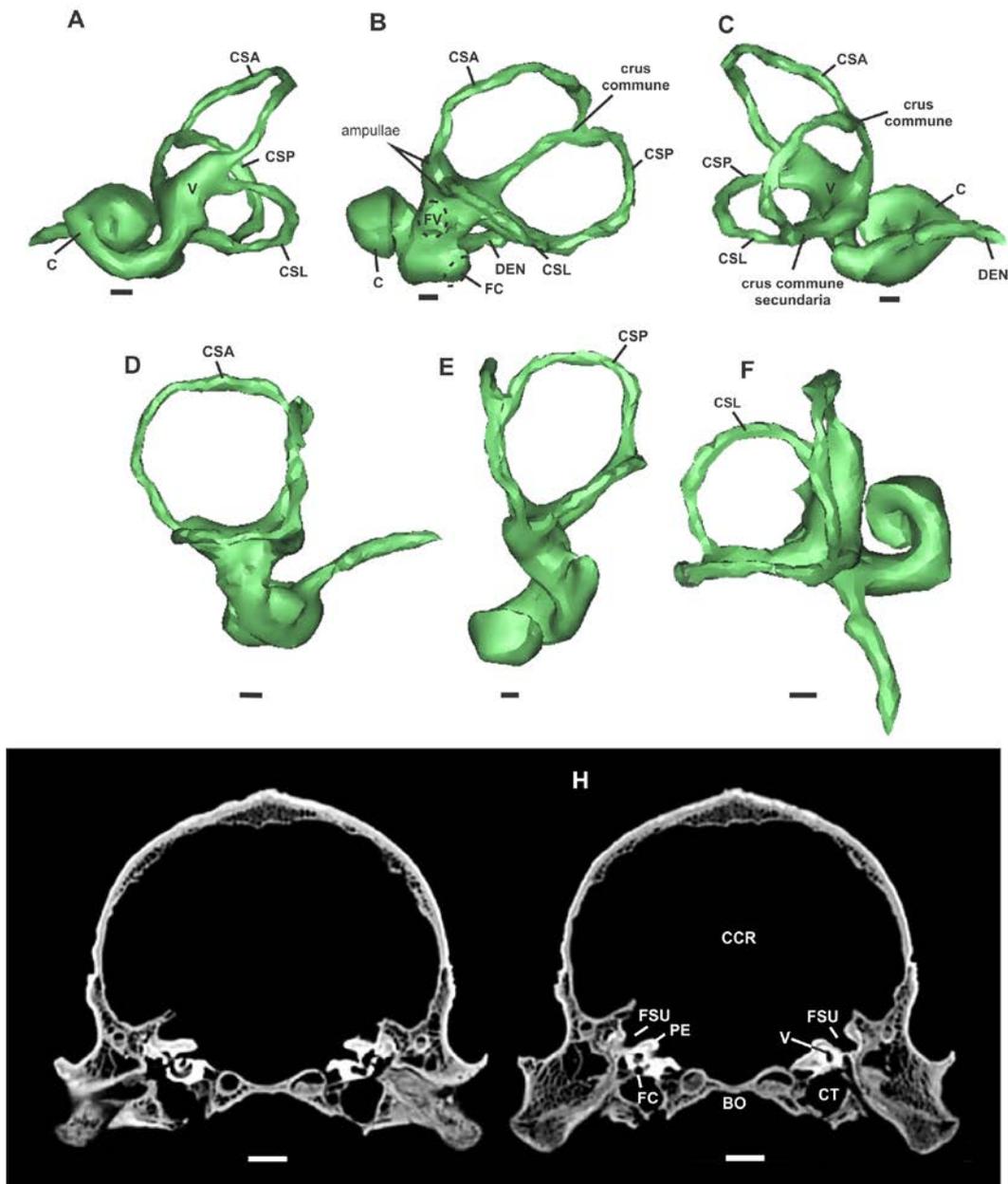


Fig. II.18.3- *Tremarctos floridanus* (UF 7454). Reconstrucciones 3D del oído interno izquierdo (A- vista anterior, B- vista lateral, C- vista posterior, D- Canalis semicircularis anterior, E- canalis semicircularis lateral, F, canalis semicircularis posterior) e imágenes en corte coronal de la TAC del cráneo (G, H). Abreviaturas: BO, pars basilaris del os occipitale; C, cochlea; CC, canalis caroticus; CCR, cavum cranii; CSA, canalis semicircularis anterior; CSL, canalis semicircularis lateral; CSP, canalis semicircularis posterior; CT, cavum tympani; DEN, ductus endolymphaticus; FC, fenestra cochleae; FSU, fosa subarcuata; FV, fenestra vestibuli; MAE, meatus acusticus externus; MAI, meatus acusticus internus; PE, pars petrosa os temporale; RE, recessus epytimpanicus; V, vestibule. Escala de la reconstrucción 3D del oído interno: 5mm. Escala de la TAC: 1 cm.

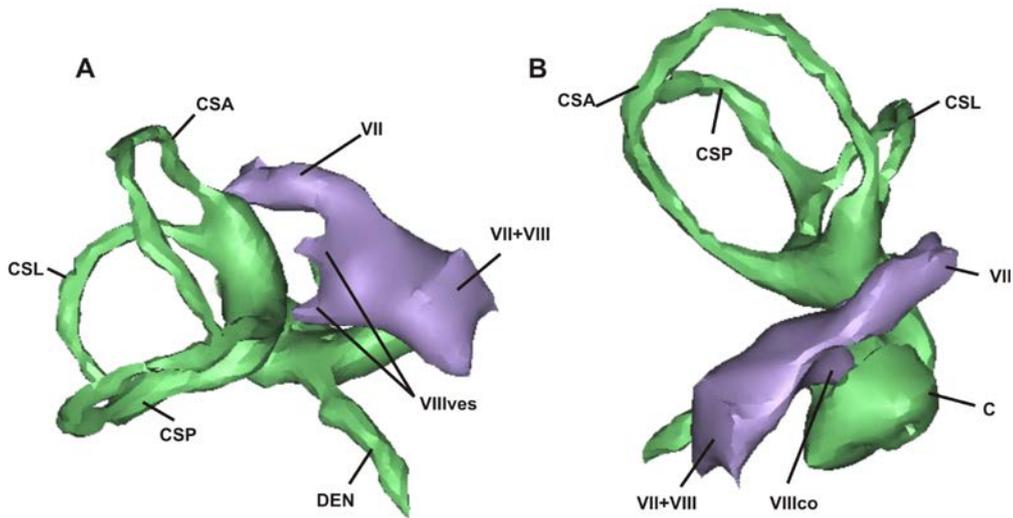


Fig. II.18.4- *Tremarctos floridanus* (UF 7454). Reconstrucciones 3D del oído interno izquierdo junto al N. facialis y el N. vestibulocochlearis en vista postero-lateral (A) y dorso-medial (B). Abreviaturas: C, cochlea; CSA, canalis semicircularis anterior; CSL, canalis semicircularis lateral; CSP, canalis semicircularis posterior; VII +VIII, meatus acusticus internus por el que pasan el N. facialis (VII) y el N. vestibulocochlearis (VIII); VIIIves, porción vestibular del n. VIII; VIIIco, porción cochlear del N. vestibulocochlearis.

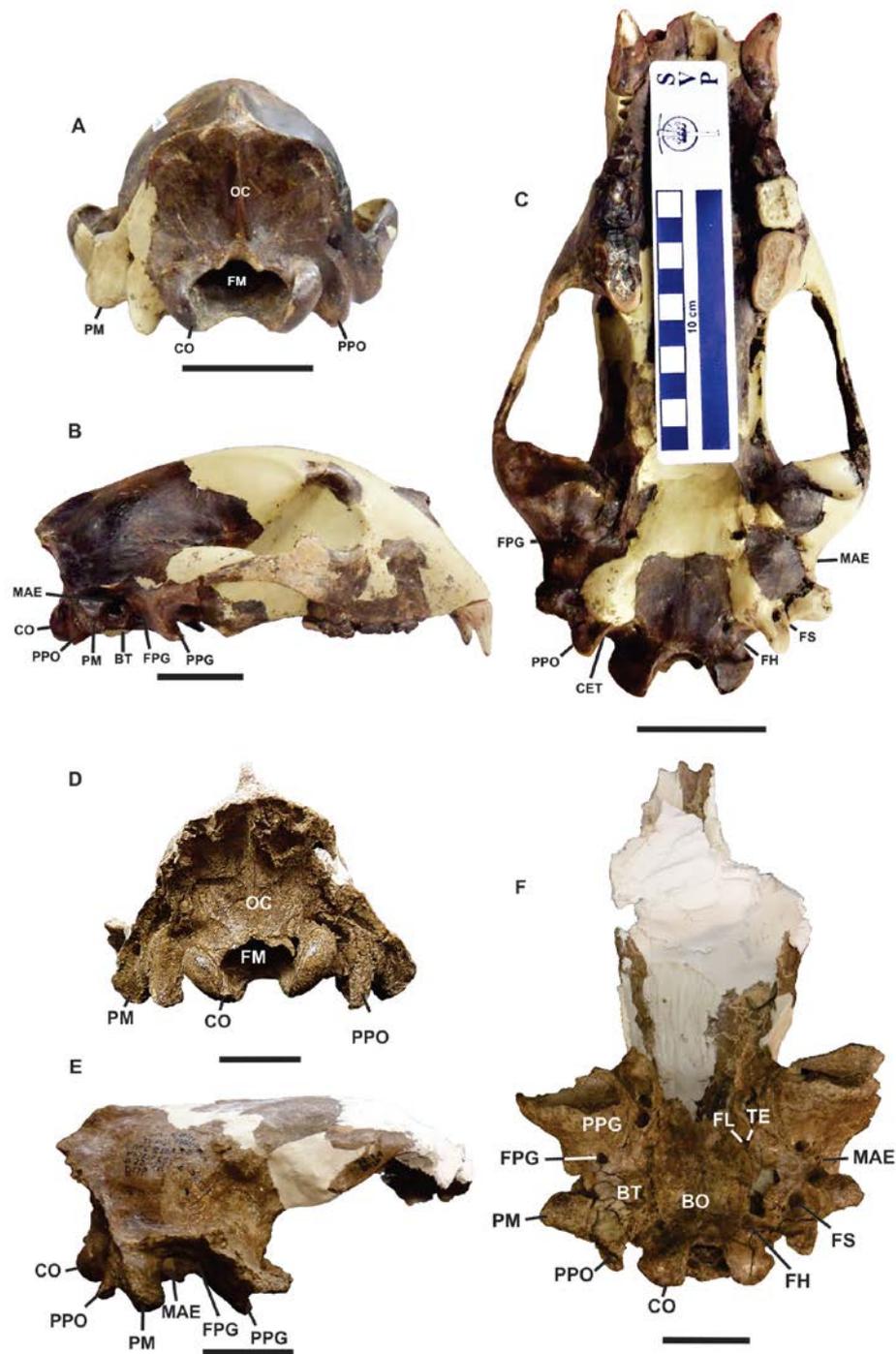


Fig. II.19.1- *Arctodus pristinus*. Imágenes de diferentes vistas del cráneo correspondientes a los ejemplares UF 154288 (A, occipital; B, lateral derecha; C, ventral) y AMNH 95696 (D, occipital; E, lateral, F, ventral). Abreviaturas: BO, pars basilaris os occipitale; BT, bulla tympanica; CO, condylus occipitalis; FH, foramen n. hypoglossis; FJ, foramen jugulare; FL, foramen lacerum; FM, foramen magnum; FPG, foramen postglenoideum; FS, foramen stylomastoideum; MAE, meatus acusticus externus; PM, processus mastoideus; PPG, processus postglenoideus; PPO, processus paraoccipitalis; OC, os occipitale; TE, tubo de Eustaquio. Escala: 5 cm.

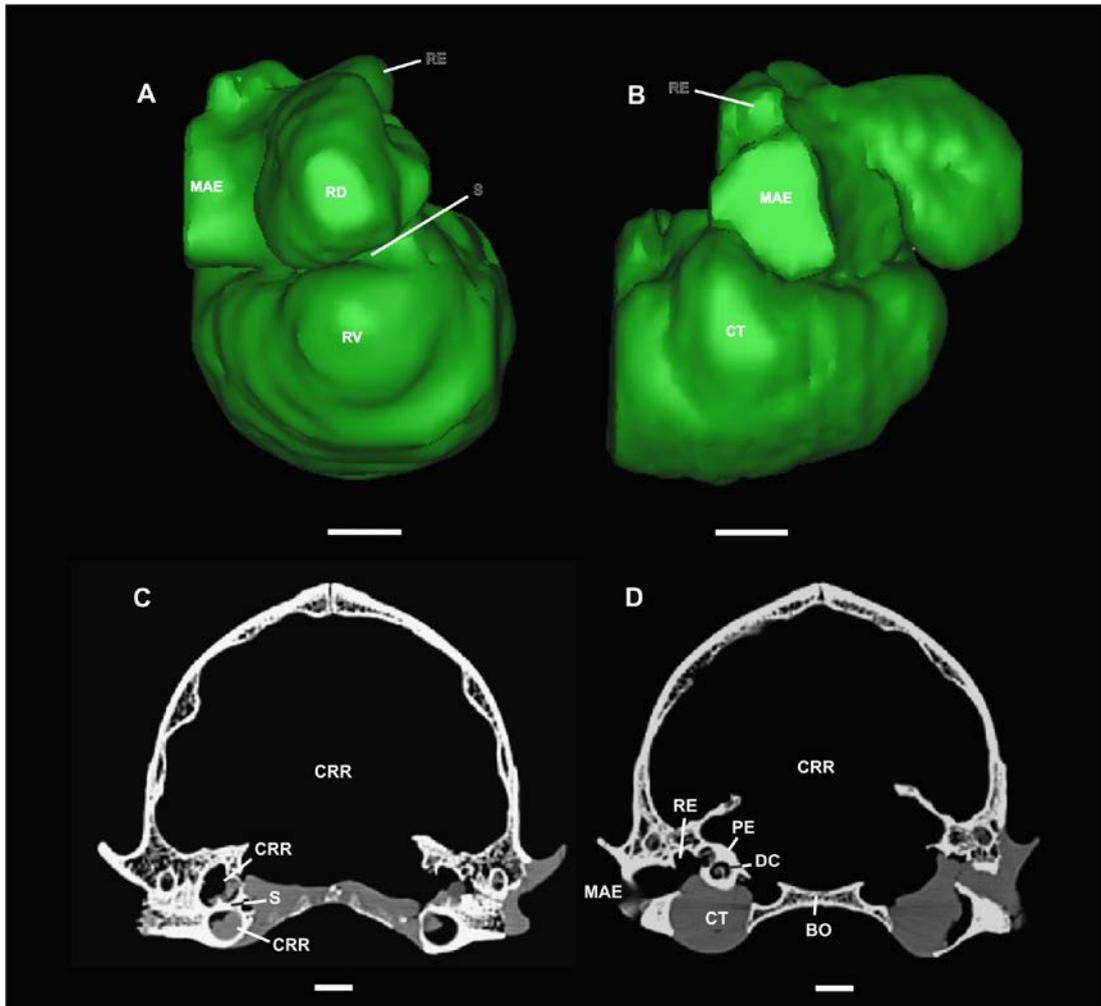


Fig. II.19.2- *Arctodus pristinus* (UF 154288). (A) Vista anterior de la reconstrucción 3D del oído medio derecho, (B) Vista lateral de la reconstrucción 3D del oído medio derecho, (C-D) Imagen en corte coronal de la TAC del cráneo. Abreviaturas: BO, pars basilaris del os occipitale; CCR, cavum cranii; CT, cavum tympani; DC, ductus cochlearis; MAE, meatus acusticus externus; RE, recessus epytympanicus; PE, pars petrosa os temporale; RD, receso dorsal; RV, receso ventral; S, septum. Escala de la reconstrucción del oído medio: 5 mm. Escala de la TAC: 1 cm

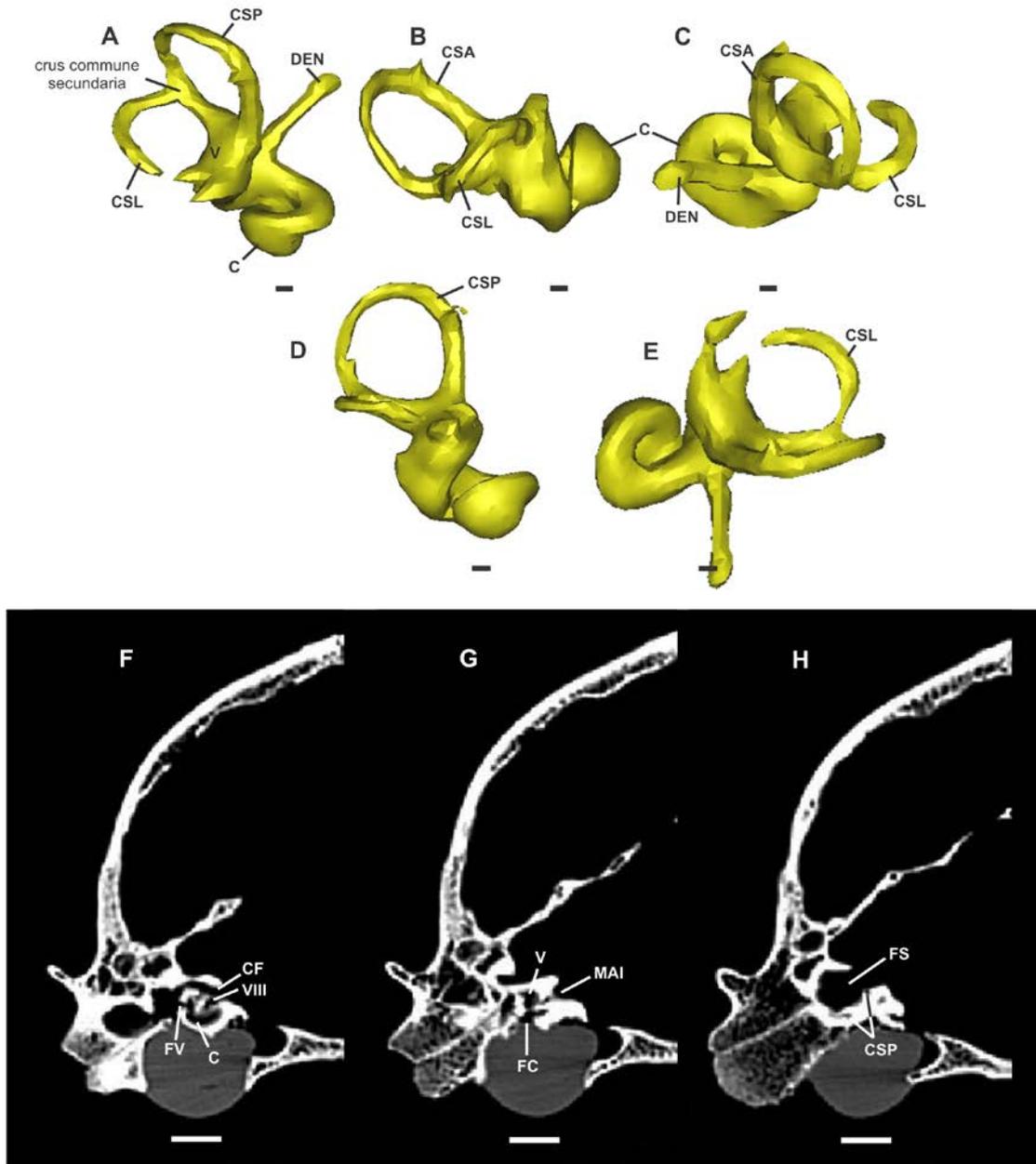


Fig. II.19.3- *Arctodus pristinus* (UF 154288). Reconstrucción del oído interno derecho en vista A) dorsal, B) lateral, C) posterior. Imágenes de la TAC del oído derecho en corte coronal, que es el que se encuentra preservado (F,G,H). Abreviaturas: C, cochlea; CF, canalis facialis; CSA, canalis semicircularis anterior; CSL, canalis semicircularis lateral; CSP, canalis semicircularis posterior; DEN, ductus endolymphaticus; FC, fenestra cochleae; FS, fosa subarcuata; FV, fenestra vestibuli; MAI, meatus acusticus internus; V, vestibulo; VIII, N. vestibulocochlearis. Escala de la reconstrucción del oído interno: 1 mm. Escala de la TAC: 1 cm.

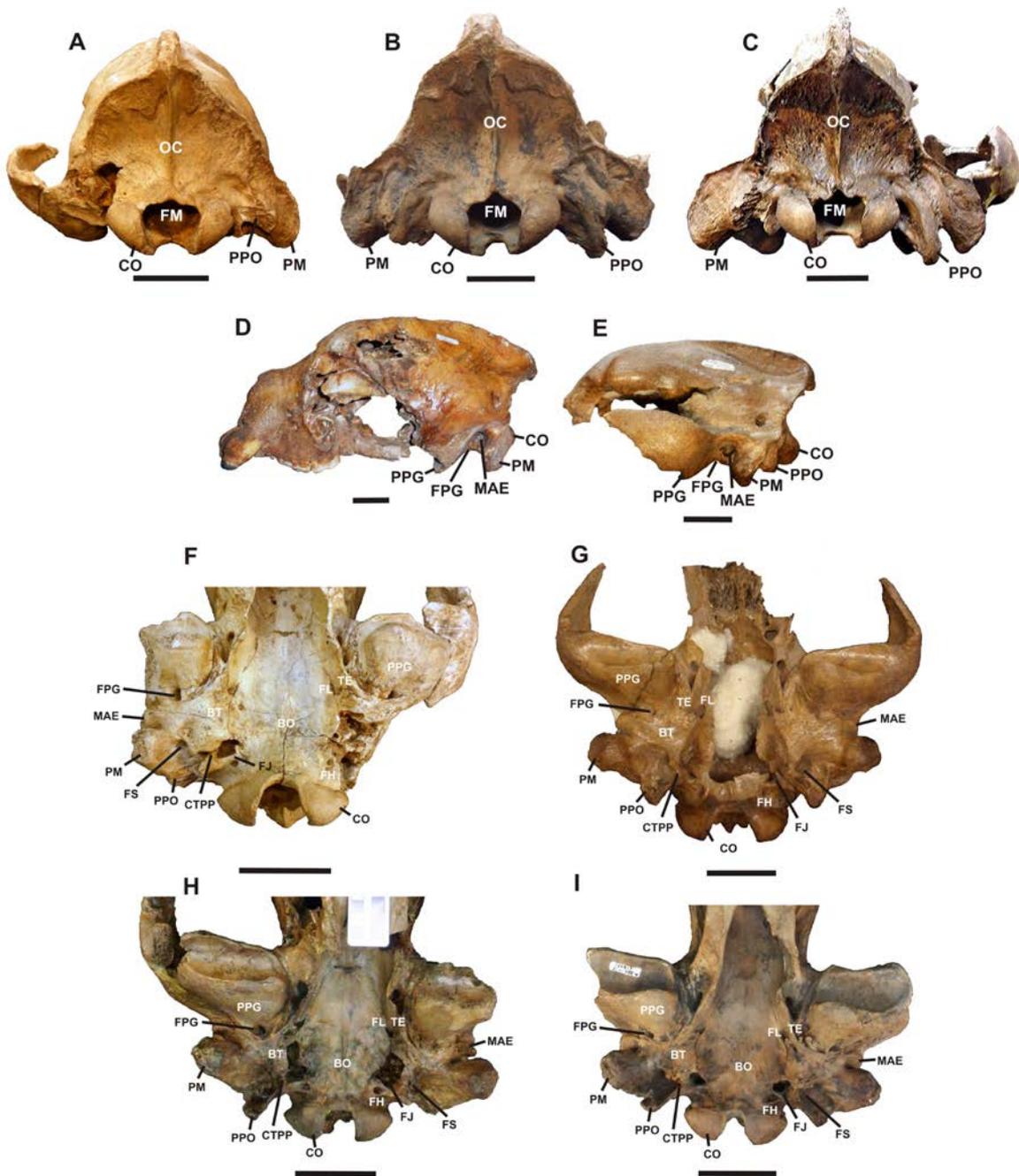


Fig. II.20- *Arctodus simus*. Vistas del cráneo en vistas occipital: A, AMNH 8222; B, AMNH 99209; C, AMNH 30492; lateral izquierda: D, AMNH 8222; E, AMNH 30492; ventral: F, AMNH 95607; G, AMNH 8222; H, AMNH 95607; I, AMNH 30492. Abreviaturas: BO, pars basilaris os occipitale; BT, bulla tympanica; CO, condylus occipitalis; CTPP, cresta transversa del processus paraoccipitalis; FH, foramen n. hypoglossis; FJ, foramen jugulare; FL, foramen lacerum; FM, foramen magnum; FPG, foramen postglenoideum; FS, foramen stylo-mastoideum; MAE, meatus acusticus externus; PM, processus mastoideus; PPG, processus postglenoideus; PPO, processus paraoccipitalis; OC, os occipitale; TE, tubo de Eustaquio. Escala: 5 cm.

Capítulo III

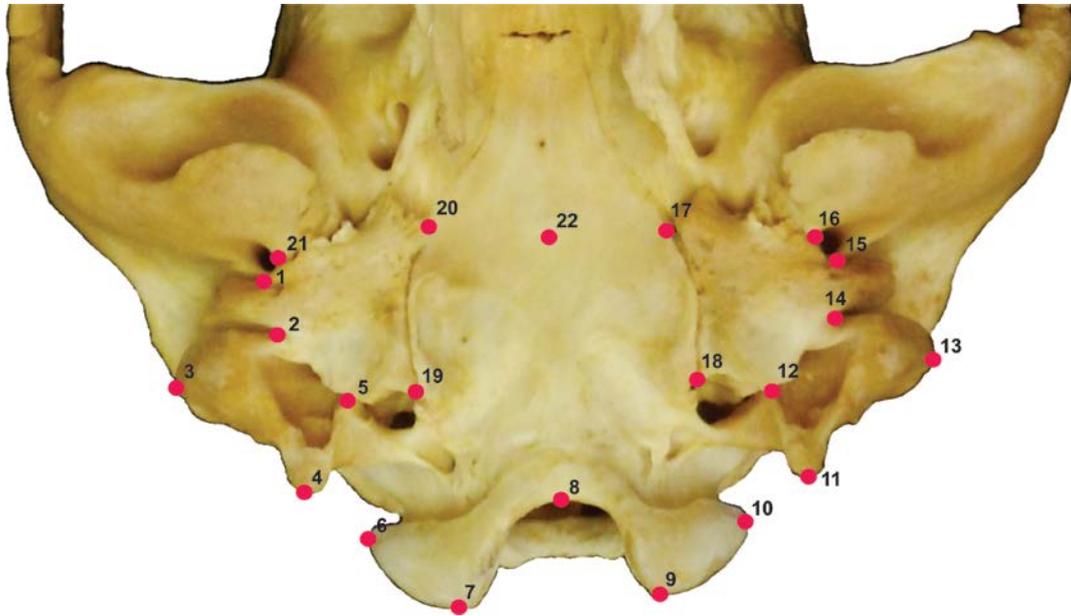


Fig. III.1- Visualización en vista ventral de los landmarks en el basicráneo de *Tremarctos ornatus* usados en el análisis de morfometría geométrica.

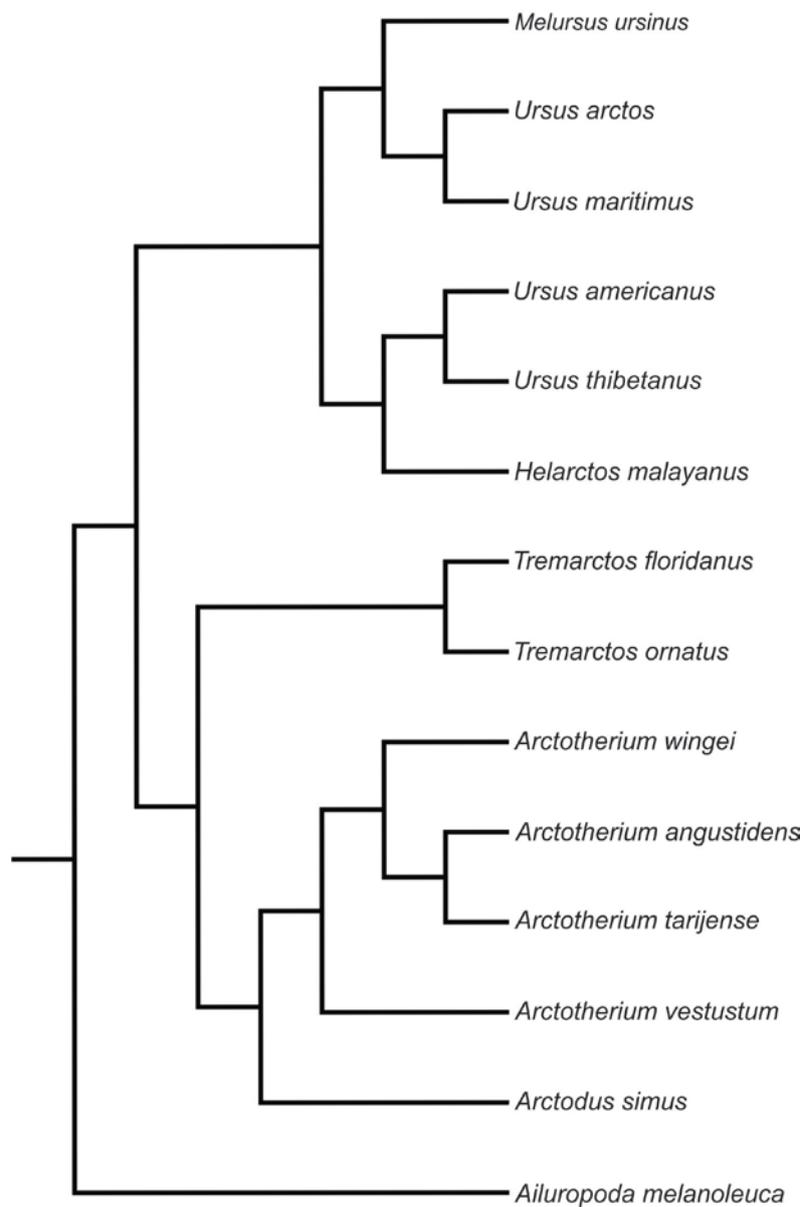


Fig. III.2- Superárbol reconstruido a partir de la filogenias de Soibelzon (2002) y Krause et al. (2008).
(Ver Materiales y Métodos, Capítulo III, pag. 99)

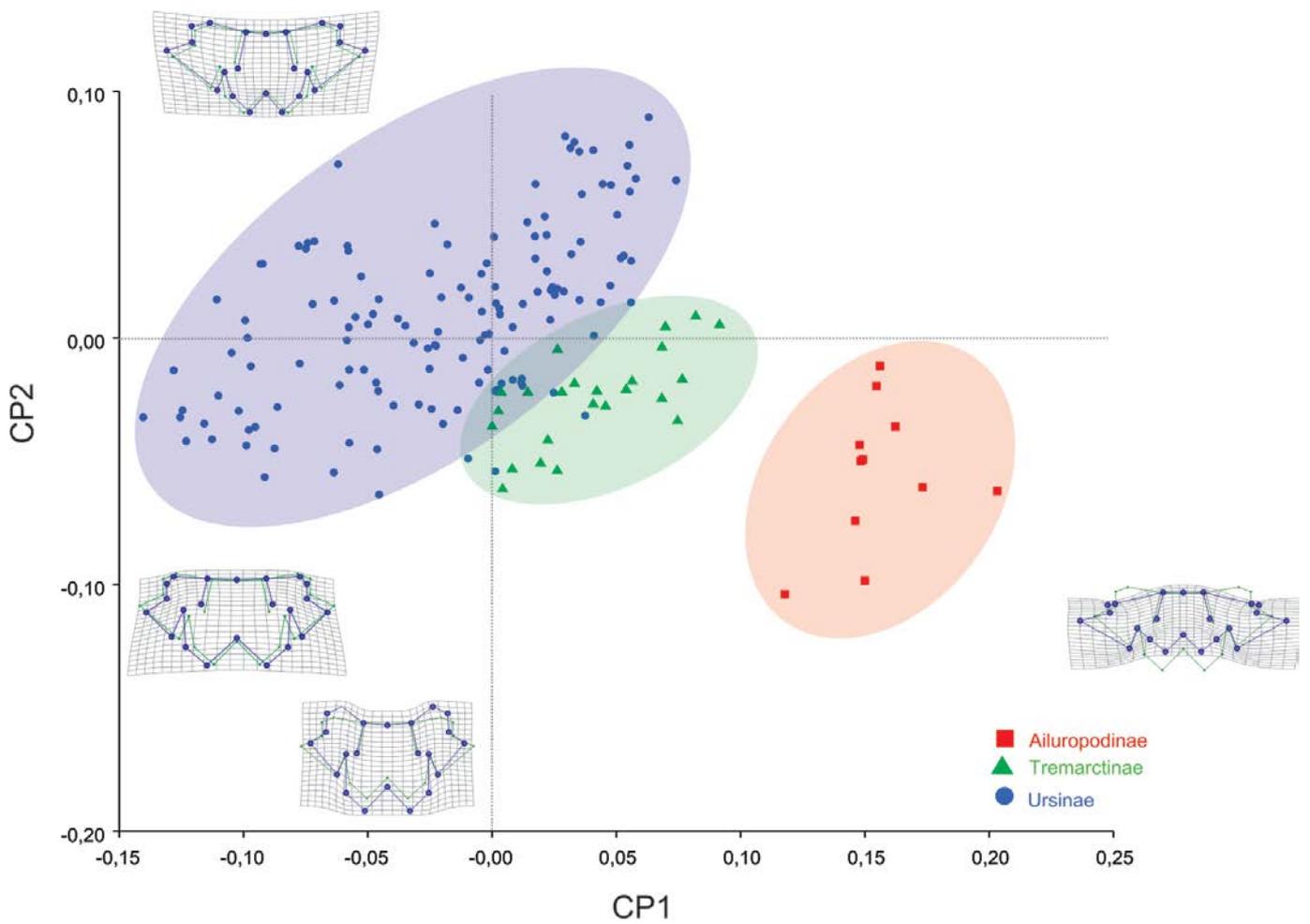


Fig. III.3- Morfoespacio obtenido a partir del Análisis de Componentes Principales de las variables de forma relevadas en Ursidae actuales y fósiles (Tabla 2). CP1 vs CP2. Las áreas elípticas delimitan las tres subfamilias (véase Materiales y Métodos, Capítulo III, pag. 98).

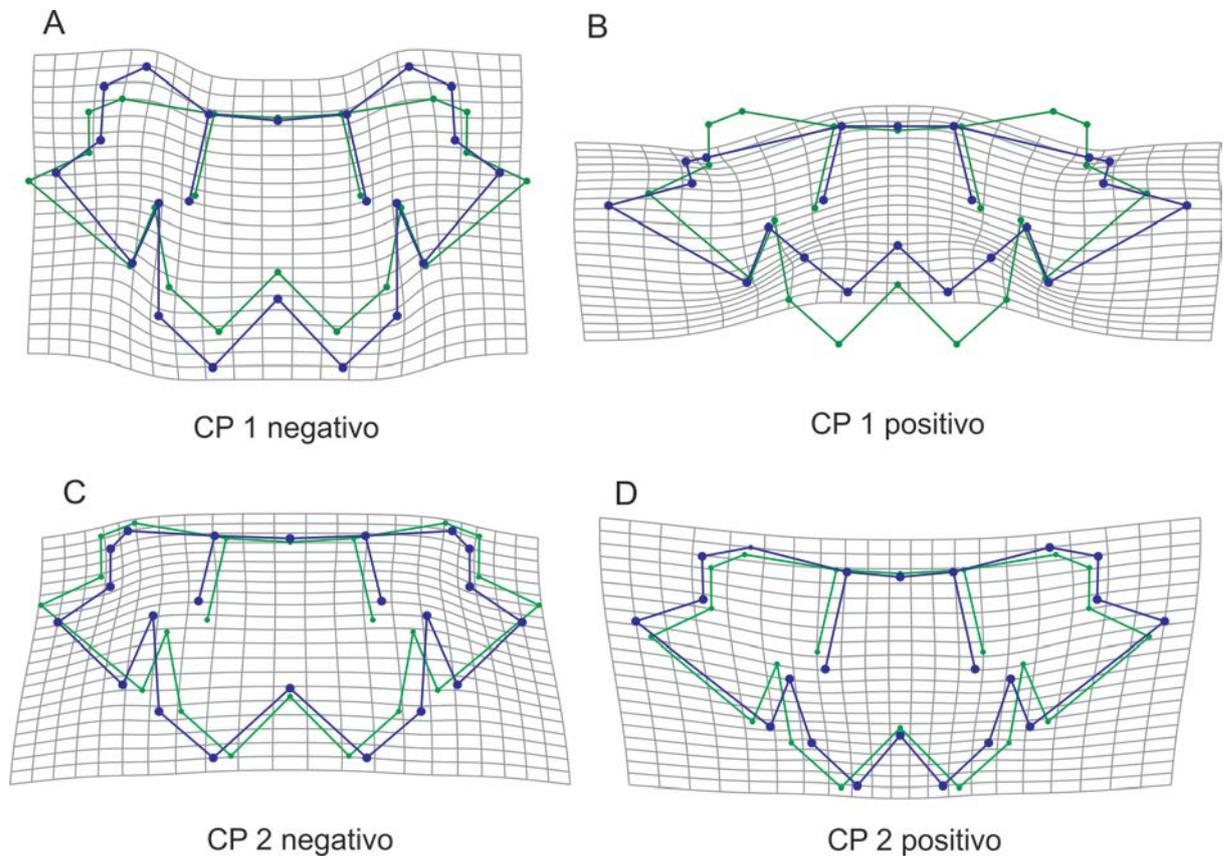


Fig. III.4- Detalle de las grillas de deformación con el consenso para ejemplares de Ursidae obtenidos en el análisis de morfometría geométrica para cada uno de los **dos**. a) PC1 negativo, b) PC1 positivo, c) PC2 negativo, d) PC2 positivo.

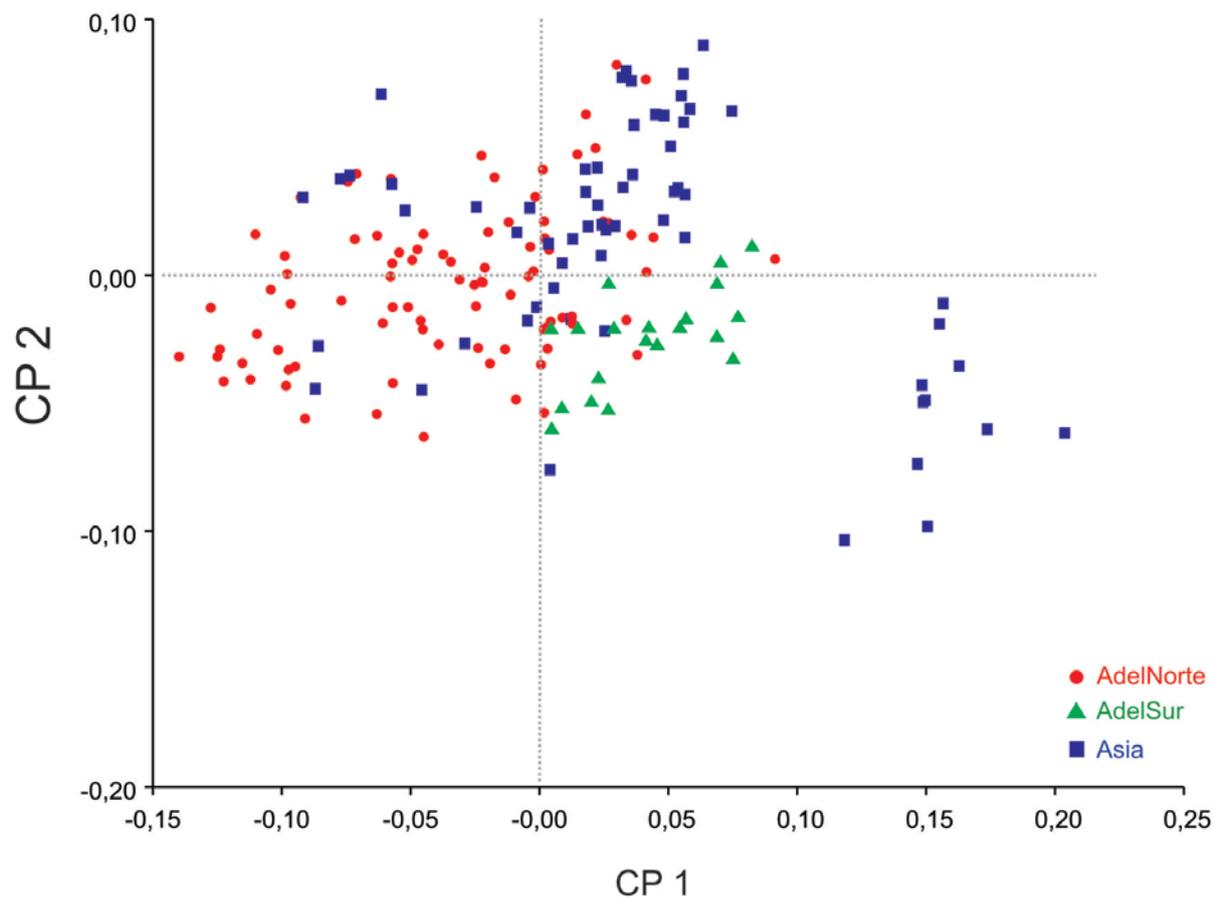


Fig. III.5- Análisis de componentes principales. CP1 vs CP2 en el que se muestra la distribución geográfica de las especies de Ursidae (véase Materiales y Métodos, Capítulo III, pag. 98)

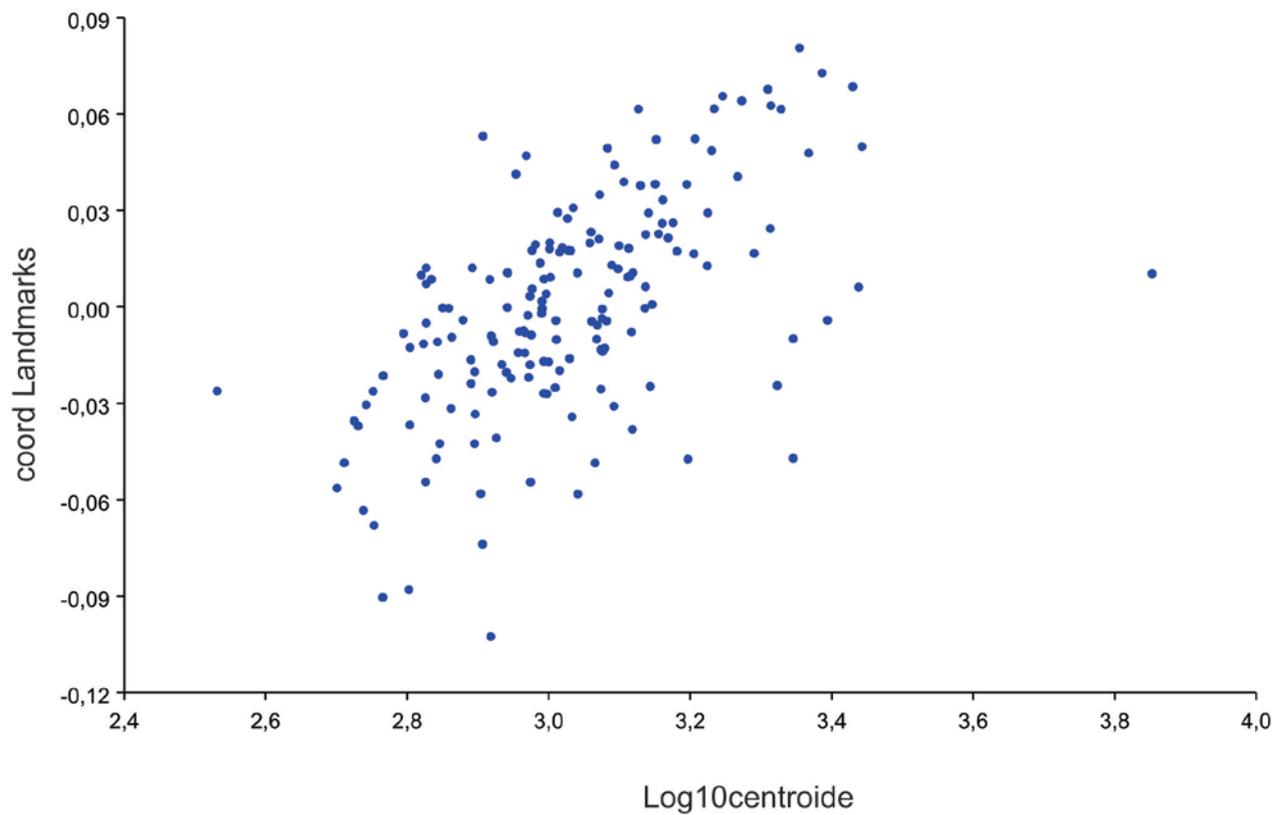


Fig. III.6- Regresión de las coordenadas de forma (coordendas de landmarks alineadas) para cada espécimen de Ursidae contra el logaritmo en base 10 del tamaño del centroide (véase Materiales y Métodos, Capítulo III, pag. 98).

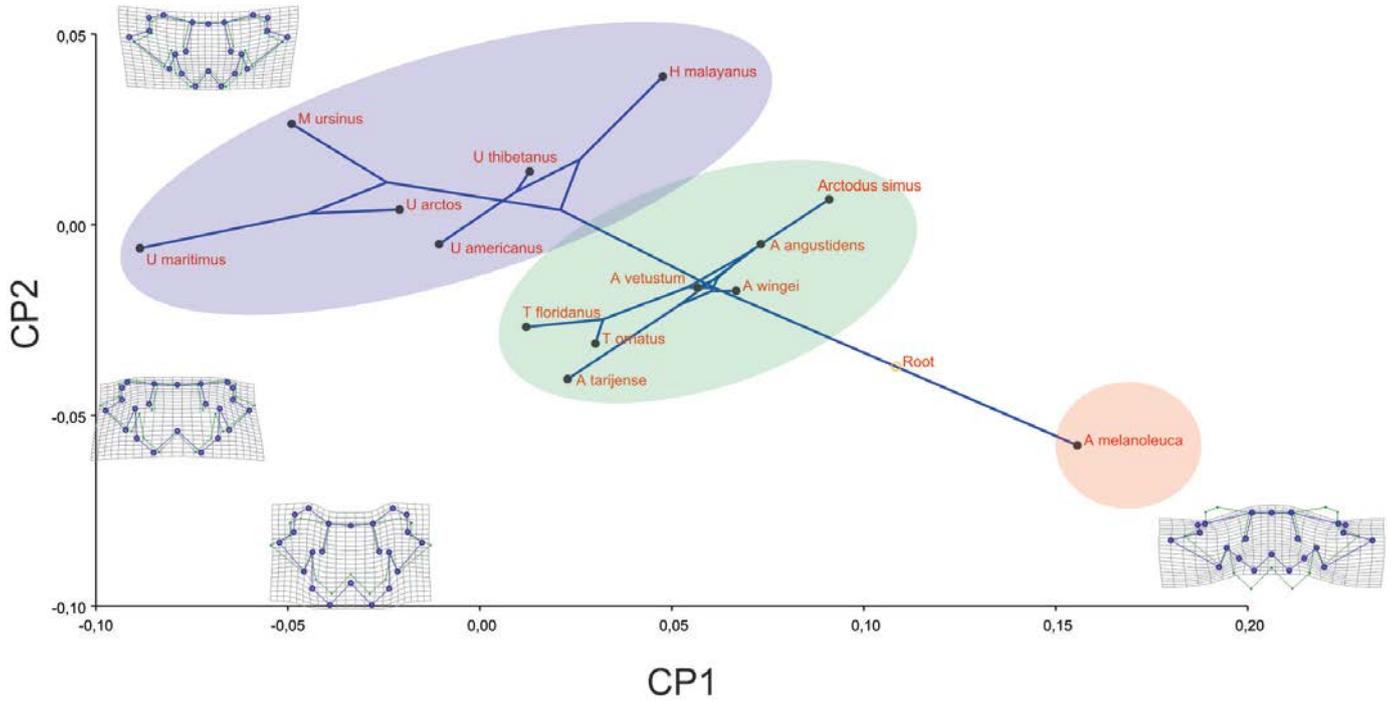


Fig. III.7- Superárbol (Fig. III.2) mapeado sobre los resultados obtenidos a partir del Análisis de Componentes Principales (Fig. III.3) para evidenciar las relaciones filogenéticas entre las especies. Los taxones y los nodos están indicados por puntos y la raíz por un círculo. Las áreas elípticas engloban cada una de las tres subfamilias.

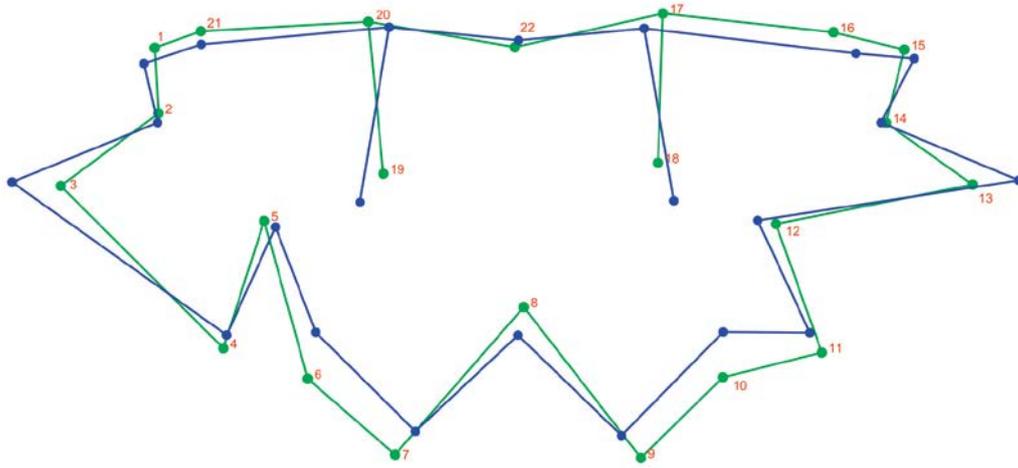


Fig. III.8- Gráfico que resume la variación de la forma dentro del género *Arctotherium* (véase Materiales y Métodos, Capítulo III, pag. 99). La línea verde representa a *Arctotherium tarijense* (ubicado en el extremo izquierdo de la línea) y la línea azul corresponde a *Arctotherium angustidens* (ubicado en el extremo derecho de la línea).

Capítulo IV

ABREVIATURAS:

90_{var}: desviación de la ortogonalidad

AGIL: Índice de agilidad locomotora

CR4: ecuación obtenida para calcular la masa a partir de una muestra de Carnivora

CR5: ecuación obtenida para calcular la masa a partir de una muestra de Ursidae

CR6: ecuación obtenida para calcular la masa a partir de especies cuya categoría de tamaño es mayor a 100 kg

CS: canalis semicircularis

CSA: canalis semicircularia anterior

CSL: canalis semicircularis lateral

CSP: canalis semicircularis posterior

l: largo (length) del canalis semicircularis

LCB: largo cóndilo-basal

LCO: largo cóndilo-orbital

M: masa corporal

MA: Major Axis

R: radius de curvatura

R3Vol/LCO: índice entre la raíz cúbica del volumen de la bulla y el largo cóndilo-orbital

RCS: promedio del radius de los canalis semicircularis

RCSA: radius del canalis semicircularis anterior

RCSL: radius del canalis semicircularis lateral

RCSP: radius del canalis semicircularis posterior

SE: smearing error

TACs: tomografías axiales computalizadas

VOL: volumen

w: es el ancho (width) del canalis semicircularis

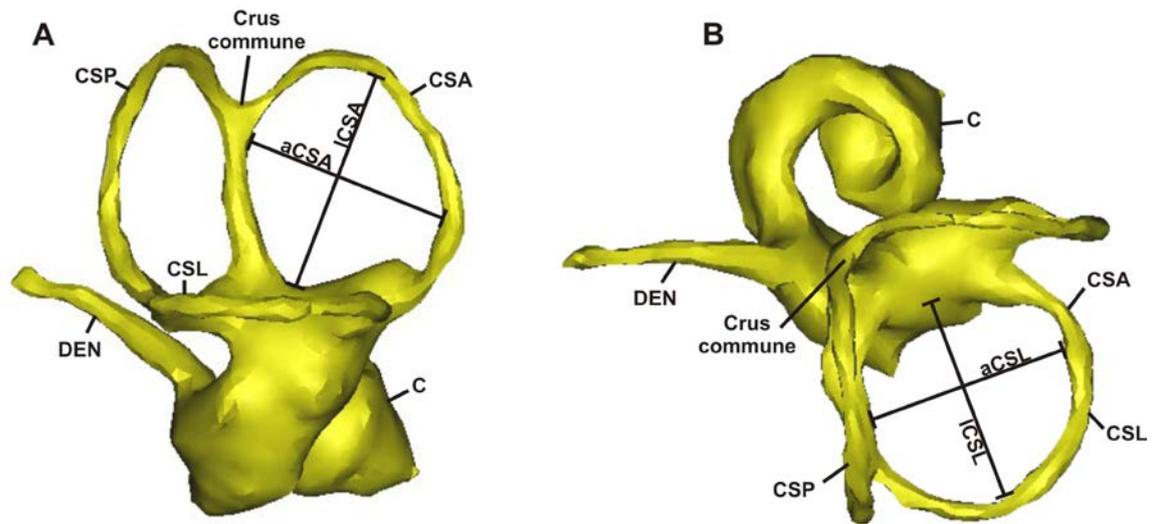


Fig. IV.1- Medidas lineales tomadas sobre la reconstrucción 3D del oído interno derecho de *A. tarijense*. Se muestran las medidas tomadas sobre el canalis semicircularis anterior (A) y en el canalis semicircularis lateral (B). El canalis semicircularis posterior se midió en la misma posición que el anterior. Abreviaturas: aCSA, ancho del canalis semicircularis anterior; ACSL, ancho del canalis semicircularis lateral; C, cochlea; CSA, canalis semicircularis anterior; CSL, canalis semicircularis lateral, CSP, canalis semicircularis posterior; DEN, ductus endolymphaticus; ICSA, largo del canalis semicircularis anterior; ICSL: largo del canalis semicircularis lateral.

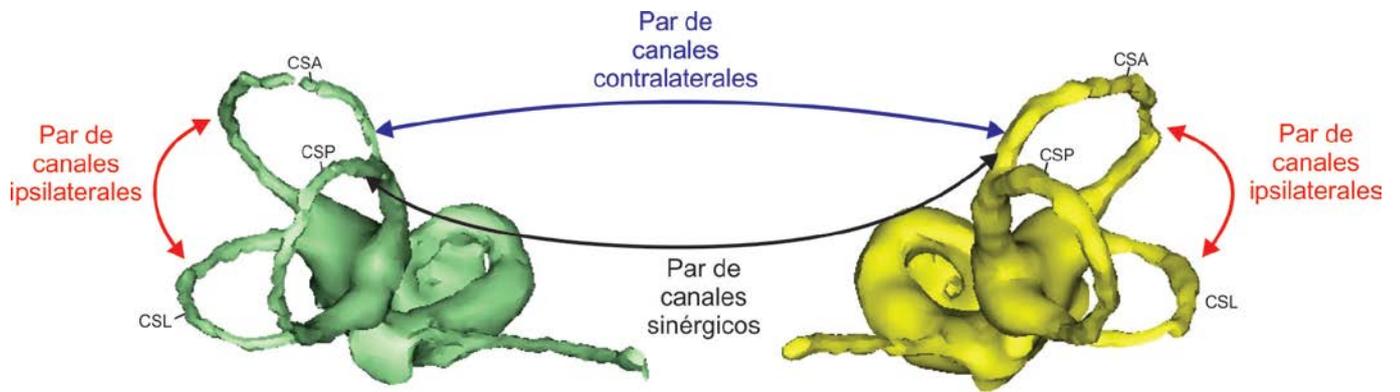


Fig. IV.2- Reconstrucción del oído interno derecho (amarillo) e izquierdo (verde) de *Arctotherium tarijense* (MACN 971) en la que señalan los pares de canales ipsilaterales, sinérgicos y contralaterales. Abreviaturas: CSA, canalis semicircularis anterior, CSL canalis semicircularis lateral; CSP, canalis semicircularis posterior.

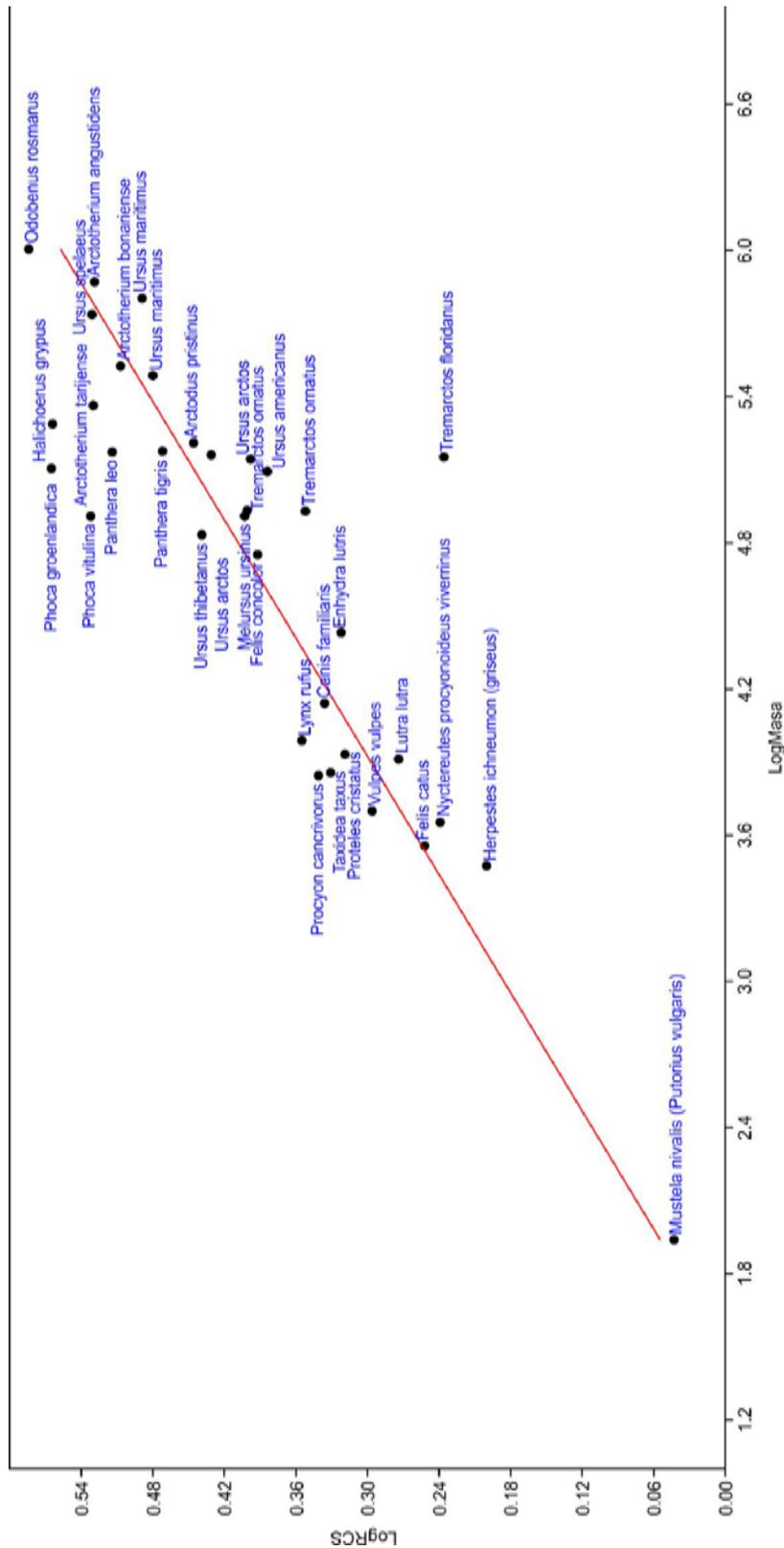


Fig. IV.3- Regresión entre el tamaño de los canales semicircularis y la masa corporal de una muestra de Carnívora. Abreviaturas: RCS, promedio del radio de curvatura de los canales semicirculares; Masa, masa corporal.

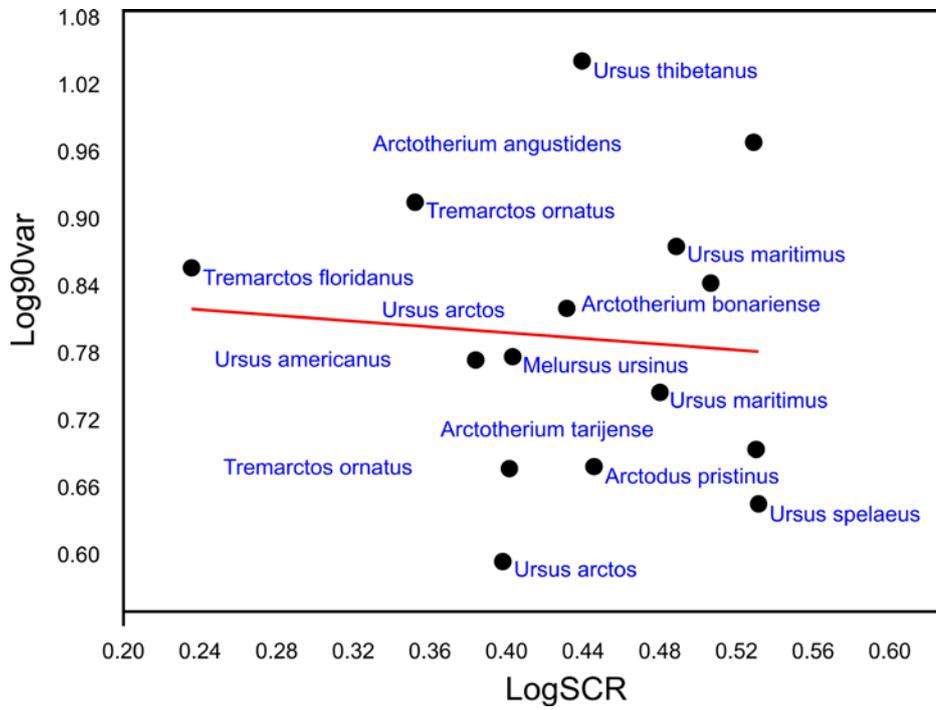


Fig. IV.4- Regresión la ortogonalidad y el tamaño de los canalis semicircularis de Ursidae. Abreviaturas: 90_{var} , desviación de la ortogonalidad; SCR, promedio del radio de curvatura de los canales semicirculares.

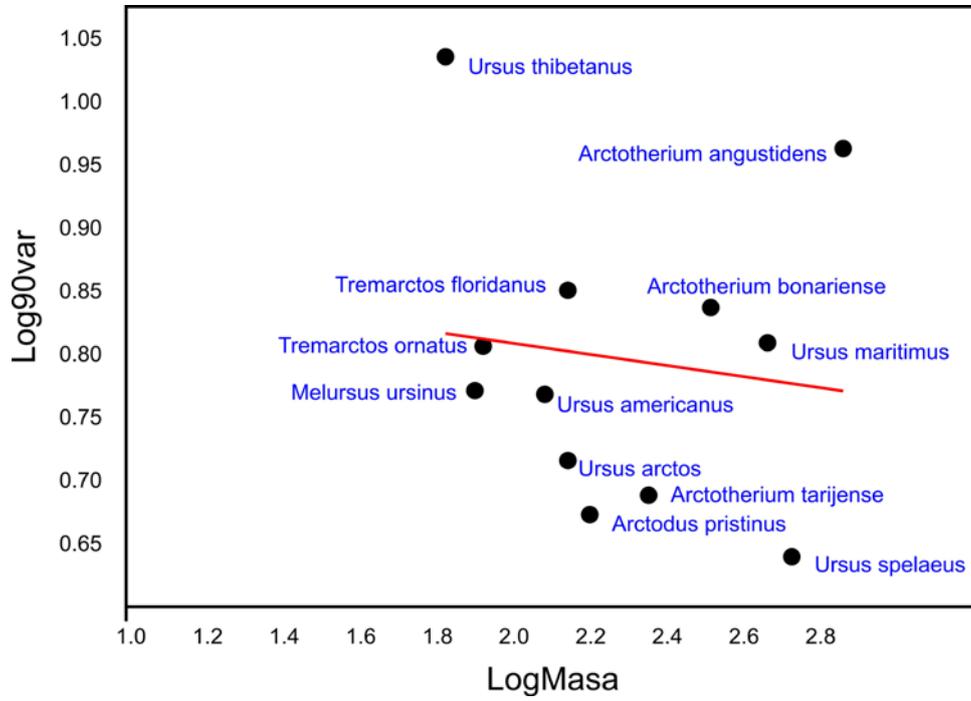


Fig. IV.5- Regresión entre la ortogonalidad y la masa corporal de Ursidae. Abreviaturas: 90_{var} , desviación de la ortogonalidad; Masa: masa corporal.

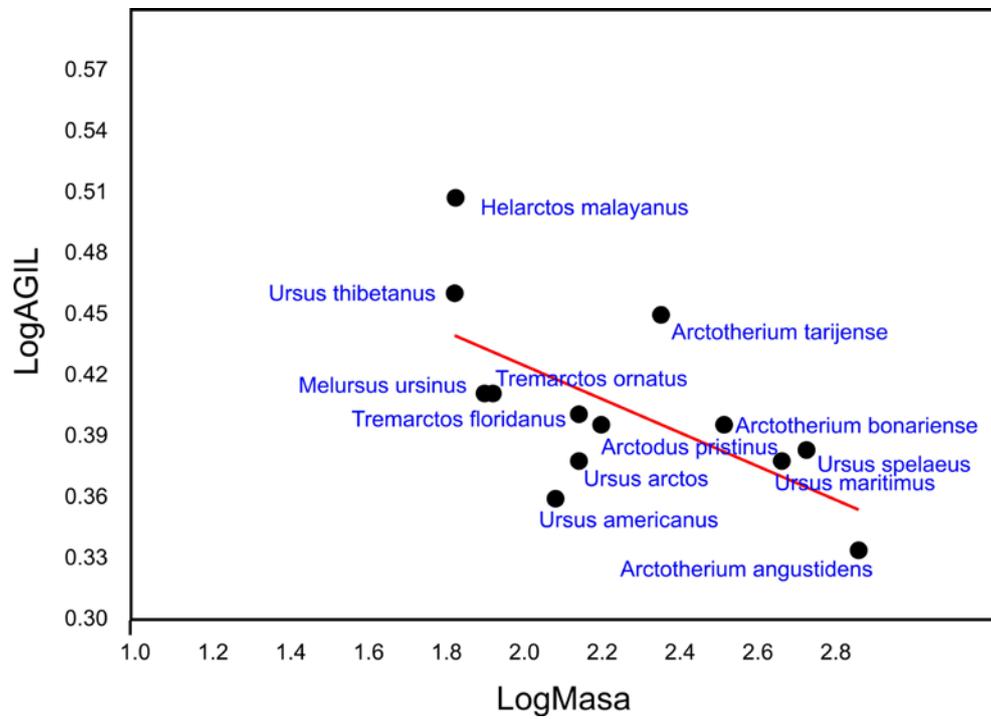


Fig. IV.6- Regresión entre el índice de agilidad y el la masa corporal de Ursidae. Abreviaturas: AGIL, índice de agilidad; Masa: masa corporal.

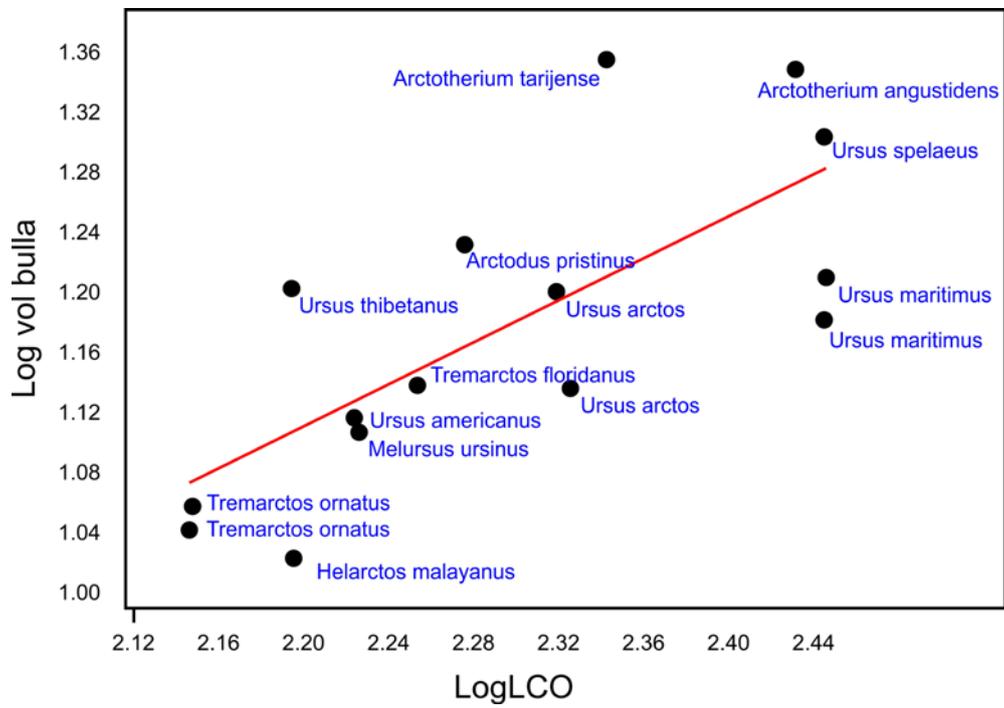


Fig. IV.7- Regresión entre el volumen de la bulla tympanica y el largo cóndilo-orbital de Ursidae. Abreviaturas: Vol, volumen de la cavidad del oído medio, LCO, largo cóndilo-orbital del cráneo.

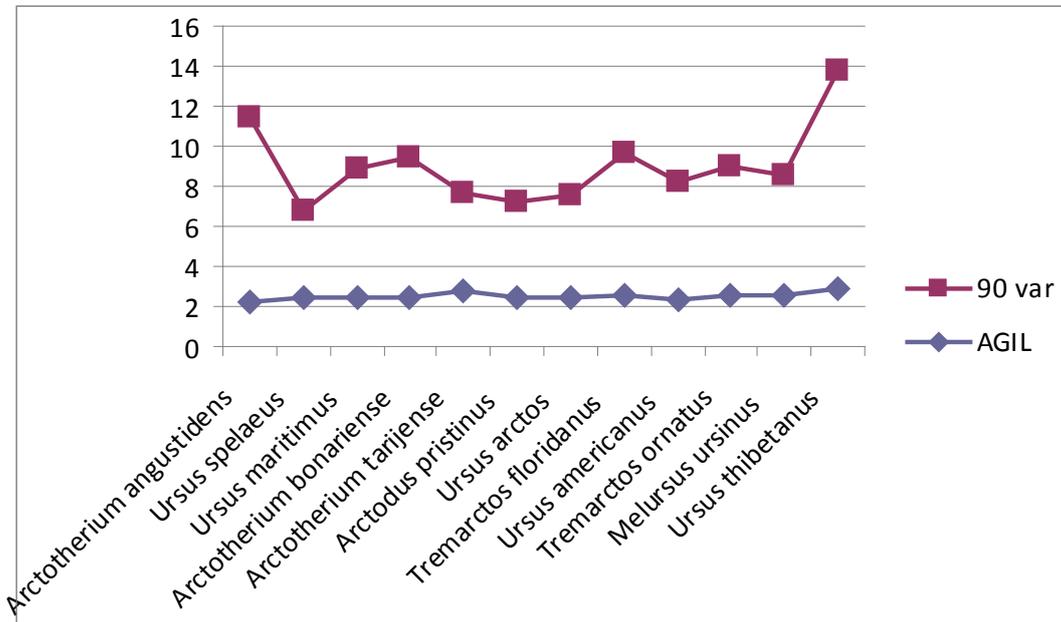


Fig. IV.8- Grafico comparativo entre los valores de la ortogonalidad y el índice del agilidad de Ursidae. Las especies están ordenadas de izquierda (mayores) a derecha (menores) según su tamaño corporal. Abreviaturas: 90_{var}, desviación de la ortogonalidad; AGIL, índice de agilidad.

Glosario

GLOSARIO Y SINONIMOS DE LA REGION DEL BASICRÁNEO Y AUDITIVA

En este apartado se encuentran los términos anatómicos utilizados en este Trabajo de Tesis. Los mismos se han dividido en dos partes, por un lado los correspondientes a la región basicraneana y por otro, los de la región ótica. Los términos que no han sido incluidos por Loza (2016) fueron agregados y se los diferenció con un asterisco al final de la palabra.

Términos correspondientes a la región del basicráneo

A. carotis interna*: es una rama terminal de la arteria carótida común

A. stapedis (o arteria estapedial)*: arteria embrionaria que pasa por entre las ramas del estribo y solo persiste en el estadio adulto de algunos grupos de mamíferos como ratones (Muridae), ratas (Muridae) y damanes (Hyracoidea).

A. stylomastoidea (o arteria estilomastoidea): es una rama de la arteria carótida externa. Entra por el foramen estilomastoideo. Irriga la cavidad timpánica, el antro mastoideo, las celdillas mastoideas y los conductos semicirculares (Gray).

Cavidad glenoidea (fossa mandibularis): cavidad donde articula el cóndilo de la mandíbula inferior.

Condylus occipitalis: protuberancia (par en mamíferos y reptiles) en la región basal del hueso occipital de los vertebrados que articulan a través de las caras articulares con el atlas.

Cresta transversa del processus paraoccipitalis*: cresta ósea pequeña que une la porción posterior de la bulla timpánica con el processus paraoccipitalis. Se ubica el foramen jugulare y el foramen stylomastoideum.

Foramen magnum: orificio mayor situado en la parte póstero-inferior del cráneo, a través del cual se continúa el encéfalo con la medula (Gray).

Fossa condylaris ventralis: fosa ubicada en la región posterior del cráneo, entre el foramen jugulare y el condylus occipitalis, en el que se encuentra el foramen N. hypoglossis, que conecta con el canalis N. hypoglossi (XII).

M. digastricus: está constituido por dos porciones o vientres, uno anterior y otro posterior, unidos entre sí por un tendón intermedio. El vientre posterior se une al processus mastoideus e interviene en la apertura de la mandíbula.

M. longissimus capitis: músculo flexor lateral de la cabeza (Sisson, 1977) que surge de las apófisis transversas de las tres últimas vértebras cervicales y se une al vértice y al borde posterior del processus mastoideus.

M. rectus capitis lateralis: músculo flexor lateral de la cabeza (Sisson, 1977), se inserta en la superficie posterior del processus mastoideus, próximo a su borde lateral.

M. sternomastoideus: músculo flexor lateral de la cabeza (Sisson, 1977) que se inserta en los bordes lateral y ventral del processus mastoideus.

N. hypoglossi (XII): es el nervio motor de la lengua, inerva tanto la musculatura extrínseca como intrínseca. Emerge a través del foramen hipogloso

Os occipitale: también conocido como hueso occipital. Hueso impar, posterior, que forma la región posterior y medial del cráneo.

Pars basilaris del os occipitale: región basal del hueso occipital.

Processus mastoideus (Proceso mastoideus o apófisis mastoideus): apófisis ventral y caudal al meato acústico externo, se desarrolla del hueso mastoideus.

Processus paraoccipitalis: apófisis que se desarrollan a partir de los occipitales.

Processus postglenoideus: localizado por delante del meato auditivo externo. Es una cresta articular posterior a la cavidad glenoidea que aumenta de altura lateralmente para formar una prominencia con forma de cono engrosado. Su función es la de limitar el desplazamiento postero-lateral del cóndilo.

Processus zygomaticus: porción del hueso temporal que se proyecta hacia delante y que forma el arco cigomático junto al proceso temporal del cigomático.

Ramus auricularis del N. vagus: rama del N. Vago (X) que inerva la piel que recubre el meatus acusticus externus y la pinna o aurícula (Sisson, 1977)

Términos correspondientes a la región región ótica

***Aditus ad antrum* o canal tímpano-mastoideo:** pequeña abertura que comunica la caja timpánica con el antro mastoideo.

Ala dorsal del surco medial del petroso: es la lámina que queda definida dorsal al surco medial del petroso en su cara medial en *Arctocephalus australis*.

Ala petro-mastoidea: extensión en forma de ala de la fosa cerebelar posterior, ubicada en la cara dorsal del petroso.

Ala ventral del surco medial del petroso: lámina que queda definida ventral al surco medial del petroso, en su cara medial. Está presente en *Arctocephalus australis*.

Alas epitimpánicas (epitympanic wing): forma parte del piso del meato acústico interno, corre a lo largo de la region lateral del promontorio y emerge en la region rostral de la ventana oval.

Alero del tegmen: es una saliencia que se ubica en la cara dorso-lateral del petroso, por debajo se encuentra el foramen del N VII en los fócidos.

***Ampullae membranaceae* (Ampollas membranosas):** son dilataciones fusiformes de los conductos semicirculares, cerca de la unión con el utrículo. Existe una por cada conducto; en estas dilataciones existen las crestas ampullares.

***Ampullae osseae* (Ampollas óseas):** son excavaciones fusiformes situadas en un extremo de cada uno de los tres canales semicirculares para contener a las ampollas membranosas, que son la ampolla ósea anterior, posterior y lateral u horizontal.

***Ampullae osseae anterior* (Ampolla ósea anterior):** dilatación del canal semicircular anterior.

***Ampullae osseae lateralis* (Ampolla ósea lateral):** dilatación del canal semicircular lateral.

***Ampullae osseae posterior* (Ampolla ósea posterior):** dilatación del canal semicircular posterior.

***Annexae mastoidae* (Anexos mastoideos):** son los espacios de aire que se encuentran en el mastoides del hombre.

anulus tympanicus* anillo óseo formado por el timpánico, sobre el que se extiende la membrana timpánica.

***Apertura externa aqueducto vestibuli* (Abertura externa del conducto vestibular):** es el orificio de abertura del conducto vestibular.

Apertura externa canal cochlear (Abertura externa del canalículo de la cóclea): es el orificio de abertura del canalículo coclear.

Apex partis petrosae (Vértice de la parte petrosa): extremo del hueso petroso, dirigido antero-ventralmente.

Ápice central o posterior del petroso: es el extremo más posterior de la region ventral del promontorio del petroso, y se ubica entre la abertura coclear y la ventana oval (se desarrolla marcadamente en *Mirounga leonina* y *Lobodon carcinophagus*).

Ápice lateral del petroso: es el extremo de la parte ventral del promontorio, que se ubica entre la ventana oval y la cara lateral (se desarrolla marcadamente en *Mirounga leonina*).

Ápice medial del petroso: es el extremo de la parte ventral del promontorio, que se ubica entre la cara medial propiamente dicha y la abertura del canal coclear (se desarrolla marcadamente en *Mirounga leonina*).

Apófisis anterior del canalis caroticus: apófisis que rodea el foramen anterior del canal carotideo.

Apófisis del tubo de Eustaquio: rodea y/o solapa parcialmente al foramen externo del tubo de Eustaquio.

Apófisis del brazo corto del yunque: es una pequeña prolongación que está presente en el brazo corto del yunque en *Arctocephalus gazella*.

Apófisis jugulare (Apófisis jugular): apófisis que se desarrolla en el ectotimpánico de los pinnípedos. Es la más conspicua en de todas y en los otáridos es donde presenta un mayor desarrollo, pudiendo ser diferenciada a veces en apófisis jugular anterior y posterior con formación de una cresta o un oto-tubérculo.

Apófisis larga: presente en en borde anterior de la bulla timpánica de odobénidos, probablemente formada a partir de la unión entre la apófisis de Eustaquio y la apófisis postglenoidea.

Apófisis postglenoidea: apófisis que se ubica en las inmediaciones del foramen posglenoideo, detrás de la cavidad glenoidea.

Apófisis posterior del *canalis caroticus*: apófisis que se ubica rodeando al foramen posterior del canalis caroticus.

Apofisis stylomastoidea (Apófisis estilomastoidea): es la apófisis que rodea a la abertura del forámen estilomastoideo.

***Aqueductus cochleae* o *canaliculus cochleae* (Acueducto de la cóclea o canalículo coclear):** es el canal óseo que contiene al conducto perilinfático.

***Aqueductus vestibuli* (Acueducto del vestíbulo):** canal óseo que contiene al conducto endolinfático de la parte membranosa.

***Area vestibularis inferior* (Área vestibular inferior o Fosita sacular):** véase receso esférico.

***Area vestibularis superior* (área vestibular superior o Fosita utricular):** véase receso elíptico

Arruga de la búrula: es una constricción que se forma en el cuello de la búrula dejando una abertura que parece obliterada en el petroso de *Hydrurga leptonyx*.

***Arteria labyrinthi* (Arteria del laberinto o arteria auditiva):** rama de la arteria basilar o de la arteria cerebelosa caudal que se introduce en el petroso por el meato acústico interno.

***Articulatio incudomallearis* (Articulación incudomaleolar):** articulación entre el cuerpo del yunque y la cabeza del martillo.

***Articulatio incudostapedia* (Articulacion incudoestapedial):** articulación entre la apófisis larga del yunque el hueso lenticular y la cabeza del estribo.

Aureola del brazo corto: es una marca circular ubicada en el brazo corto del yunque de *Lobodon carcinophagus*.

Barra de Bill: tabique horizontal en el fondo del meato acústico interno que lo separa en una parte izquierda y una derecha.

Base del modiolo (Base del modiolo): corresponde a la base del meato acústico interno.

***Basis cochleae* (Base coclear):** parte más ancha de la cóclea, donde se forma la primera vuelta.

***Basis stapedis* (Base del estapedio o platina):** base del estribo que cierra la ventana vestibular.

Borde medial del petroso (*margo medialis*): borde de la cara medial del petroso que delimita las caras dorsal y ventral.

Bulla tympanica: dilatación ventral que encierra la cavidad timpánica, formada por ectotimpánico y en algunos grupos que puede estar formada también por un segundo hueso que surge por vía condral, el entotimpánico.

Búrsula: es una bolsa o cavidad de forma variable, mayormente esférica, que se profundiza dentro del petroso, alojando al paraflóculo del cerebelo y se vincula íntimamente con los canales semicirculares del oído interno. Es homóloga a la fossa subarcuata de los otros mamíferos.

Canal aferente de la lámina espiral: véase Sauvage 2000.

Canal central de la columella: es el canal de mayor tamaño por el que salen las fibras nerviosas que provienen del órgano sensorial (véase Sauvage 2000).

***Canales semicircularis ossei* (Canales semicirculares óseos)**: contienen a los conductos semicirculares del laberinto membranoso, y presentan una orientación en los tres planos ortogonales, ellos son: anterior o superior, horizontal o lateral y posterior.

***Canaliculi caroticotympanici* (Canalículos carotidotimpánicos)**: pequeños canales, que se proyectan desde el canalis caroticus por la pared de la bulla timpánica.

***Canaliculus chordae tympani* (Canalículo para la cuerda del tímpano)**: canal para el paso de la cuerda del tímpano.

***Canalis caroticus* (Canal carotideo)**: es el conducto que da paso a la carótida interna, atravesando el entotimpánico.

***Canalis facialis* (Canal facial) o acueducto de Falopio**: canal ubicado en la cara ventral del petroso, que lleva el nervio facial.

***Canalis longitudinales modioli* (Canales longitudinales del modiollo)**: llevan fibras nerviosas hacia el canal central de la columella y a la base de la cóclea, desde el ganglio espiral.

***Canalis n. petrosi majoris* (canal del nervio petroso mayor)**: ubicado en la pared rostral del hueso petroso, por el que pasa el nervio petroso mayor.

***Canalis n. petrosi minoris* (canal del nervio petroso menor)**: ubicado en la pared rostral del hueso petroso, para el paso del nervio petroso menor.

***Canalis semicircularis anterior* (Canal semicircular anterior o superior)**: perpendicular al lateral, y paralelo al canal posterior del oído contrario, actuando así como pares funcionales, se estimulan cuando la cabeza gira de adelante hacia atrás.

***Canalis semicircularis lateral* (Canal semicircular lateral u horizontal):** ambos canales, derecho e izquierdo, están en el mismo plano. Estos determinan el plano orto-vestibular de la cabeza. Se estimulan cuando la cabeza gira de derecha a izquierda.

***Canalis semicircularis posterior* (Canal semicircular posterior):** es perpendicular al canal lateral y es paralelo al canal anterior del oído opuesto.

***Canalis spiralis cochleae* (Canal coclear):** es el tubo que conforma la cóclea.

***Canalis spiralis cochlearis* (Canal espiral de la cóclea):** conducto enrollado en espiral alrededor del modiolo.

***Canalis spiralis modioli* (Canal espiral del modiolo o conducto de Rosenthal o canal espiral coclear):** espacio en la base de la lámina espiral ósea donde se ubica el ganglio espiral de la cóclea. También llamado *criba espiroidea* o tracto criboso espiral o *habénula perforata* (tractus spiralis foraminosus).

***Caput mallei* (Cabeza del martillo):** parte redondeada del martillo que articula con el yunque.

***Caput stapedis* (Cabeza del estribo o ápice del estribo):** parte del estribo que articula con el yunque mediante el hueso lenticular.

Cara ventral del petroso, timpánica (*Facies ventralis partis petrosae*): es la superficie ventral del petroso.

Carillas articulares del martillo: caras o lóbulos que articulan con las faceta articulares del yunque, existen una mayor y una menor.

Carillas articulares del yunque: caras o lóbulos que articulan con las caras articulares del martillo, son una mayor y una menor.

Cartílago auricular: cartílago que forma el pabellón auricular u oreja.

***Cavum tympani* (Cavidad timpánica):** es parte del oído medio, es una cavidad que aloja a los huesecillos estribo, yunque y martillo.

Cavum cranii*: cavidad craneana

***Cecum cupulare* (Ciego cupular):** es la terminación en fondo de saco del conducto coclear a nivel de la cúpula de la cóclea.

***Cecum vestibulare* (Ciego vestibular):** fondo de saco inicial del conducto coclear.

***Cellulae tympanicae* (Celdas mastoideas o celdillas timpánicas):** subdivisiones de la parte ventral de la cavidad timpánica, ausentes en los carnívoros.

***Chorda tympani* (Cuerda del tímpano):** es una rama del nervio facial.

***Cochlea* (Cóclea o caracol):** es la estructura espiral que se forma a partir del enrollamiento del tubo coclear, o de lo que se denomina lagena.

***Collum mallei* (Cuello del martillo):** estrechamiento entre la cabeza y el mango del martillo.

Comisura suprafacial: parte de la cara dorsal del petroso que se ubica por encima del conducto facial.

Concavidad posterior del petroso: es una depresión que se encuentra en la cara posterior del petroso; esta presente en fócidos.

Conducto auditivo externo: véase *meato acustico externo*.

Conducto auditivo interno: véase *meato acustico interno*.

Conductos semicirculares (*Ductus semicircularis*): son los canales semicirculares que forman parte del laberinto membranoso, se originan y terminan en el utrículo. En la mayoría de los mamíferos están ubicados en ángulos rectos entre sí.

Constricción del meato: es la parte más angosta del meato acústico externo en su cercanía con la *paries membranacea* de la bulla tympanica.

***Corpus incudis* (Cuerpo del yunque o corona):** parte más grande del huesecillo que articula con el martillo.

Cresta convexa: es una elevación que separa las carillas de articulación mayor y menor de la cabeza del martillo.

Cresta del ala petro-mastoidea: elevación que se forma en el ala petromastoidea de la cara dorsal del petroso en las especies de pinnípedos analizadas.

Cresta interfenestralis: es el espacio entre la ventana redonda y la ventana oval, en la cara ventral del hueso petroso.

Cresta medial del entotimpánico: es una pequeña prominencia que se encuentra en la parte medial y ventral del entotimpánico en *Otaria byronia*.

Cresta oblicua: se encuentra por debajo de las carillas articulares de la cabeza del martillo de *M. leonina*.

Cresta transversa del *processus paraoccipitalis**: proyección anterior pequeña del exoccipital (*processus paraoccipitalis*) que contacta con la región posterior de la bulla tympanica. Esta presente en todos los Ursidae, donde se encuentra más o menos desarrollado.

***Cribo spiroidea* o habénula perforata (tracto espiral perforado):** véase canal espiral del modiolo.

***Crista ampullaris* (Cresta ampullar):** es una cresta que forma un relieve en la ampolla membranosa. Está formada por conjuntivo y fibras nerviosas, cubierta por un neuroepitelio del que se proyectan grupos de pelos sensoriales al interior de la cúpula suprayacente.

***Crista basilaris* (Cresta basilar):** cresta del ligamento espiral que se continúa con la lámina basilar.

Crista parótica: es parte lateral del petroso que bordea al canal semicircular anterior.

***Crista partis petrosae* (Cresta de la parte petrosa):** elevación aguzada entre las caras rostral y medial del hueso petroso. En los pinnípedos se encuentra entre el meato acústico interno y la fossa subarcuata, en la cara dorsal del petroso.

***Crista transversa* (Cresta falciforme o transversa):** divide al fondo del meato acústico interno en dos partes, una superior y otra inferior.

***Crista vestibuli* (Cresta del vestíbulo):** cresta en la pared medial del vestíbulo que separa los recesos esférico y elíptico.

***Crura membranacea ampullaria* (Pilar membranoso ampullar):** parte de los conductos semicirculares situados entre las ampollas y el utrículo.

***Crura osea* (Pilar óseo):** es la unión de los canales semicirculares óseos con el vestíbulo.

***Crura osseo ampullaria* (Pilar óseo ampullares):** extremo dilatado de los canales en el vestíbulo.

***Crus anterius o rostrale* (Rama anterior o Pilar rostral o Crus rostral o anterior):** rama del estribo que se une rostralmente a la cabeza y la base del mismo.

***Crus brevis* (Brazo corto o Rama corta o posterior o posterior u horizontal):** es la apófisis más corta del yunque.

Crus caudale*: rama del estribo que se une posteriormente a la cabeza y la base del mismo.

Crus longum (Brazo largo o Rama larga): es la apófisis más larga del yunque y se orienta en la misma dirección que el mango del martillo.

Crus membranacea commune (Pilar membranoso común): estructura común de dos extremos no dilatados de los conductos semicirculares anterior y posterior que desembocan en el utrículo.

Crus membranacea simplex (Pilar membranoso simple): extremo simple, no dilatado, del conducto semicircular lateral.

Crus osseum commune (Pilar óseo común): rama común formada por la unión de los extremos no dilatados de los canales anterior y posterior.

Crus osseum commune secundaria (Pilar óseo común secundario): rama común formada por la unión de los extremos no dilatados de los canales posterior y lateral.

Crus posterius (Rama posterior o Pilar caudal o Crus posterior): rama del estribo que se une caudalmente a la cabeza y a la base del mismo.

Cuello o abertura de la búrula: es el poro de entrada de la misma dentro del petroso.

Cuerpo de la búrula: es la parte más voluminosa de la misma, que se encuentra excavada en el petroso.

Cupula cochleae (Cúpula coclear o vértice del caracol): es el vértice de la cóclea

Cúpula: es una capa gelatinosa, campaniforme, situada sobre la cresta ampullar y formada por fibrillas que alternan con espacios endolinfáticos, para los pelos sensoriales del neuroepitelio.

Depresión circular: es una depresión circular y profunda en el ápice del estribo de *M. leonina*, adyacente a la apófisis de encastre del estribo.

Depresión curva: es la depresión que se encuentra en la cara dorsal del petroso de *M. leonina*, justo antes del porus acusticus internus.

Depresión de Weddell: surco profundo desarrollado en el ectotimpánico de *Leptonychotes weddellii*. Esta depresión también se encuentra en otras especies de fócidos pero no es tan conspicua.

Depresión del acueducto: concavidad donde se aloja la abertura del acueducto vestibular, en la cara medial del hueso petroso. En general se encuentra más desarrollado en adultos de *Otaria byronia*.

Depresión del brazo largo del yunque: depresión posterior a la carilla de articulación en la base del brazo largo del yunque y que se evidencia en *Artocephalus gazella*, *Lodobon carcinophagus* y *Ommatophoca rossii*.

Depresión oval: depresión del ápice del estribo, que está contenida en una elevación del mismo hueso.

Depresión para la inserción muscular: depresión en la cara opuesta a la cara articular del yunque. Presente en *Leptonychotes weddellii*, *Ommatophoca rossii*, *Hydrurga leptonyx* y *Lobodon carcinophagus*.

Depresión posterior a la carilla de articulación menor del yunque: esta depresión, ubicada justo por detrás de la carilla menor del yunque se encuentra en *Lobodon carcinophagus*.

Ductus cochlearis (Conducto coclear): es la porción espiralada del laberinto membranoso, de sección transversal triangular, que se sitúa en el caracol o cóclea (correspondería a la escala media). Puede prestar a confusión con el canal coclear que corresponde al tubo óseo que forma la cóclea. Por lo tanto aquí vamos a diferenciar al conducto coclear como sinónimo de escala media y como canal coclear o tubo coclear a la parte ósea que conforma las vueltas de la cóclea.

Ductus endolinfaticus (Conducto endolinfático): conducto situado en el acueducto del vestíbulo y se extiende desde el sáculo hasta la duramadre.

Ductus endolymphaticus (Conducto endolinfático): está situado dentro del acueducto del vestíbulo y va desde el sáculo hasta la duramadre.

Ductus perilymphaticus (Conducto perilinfático): conducto que comunica el espacio perilinfático, próximo a la base de la cóclea, con la cavidad subaracnoidea.

Ductus reuniens (Canal de Hensen o Conducto concurrente o Conducto reuniens): conductillo corto que une el sáculo con el conducto coclear.

Ductus semicircularis anterior (Conducto semicircular anterior): es el que tiene una orientación rostro-medial con respecto al cráneo.

***Ductus semicircularis lateralis* (Conducto semicircular lateral u horizontal):** es de orientación dorsal y ligeramente caudal respecto del cráneo.

***Ductus semicircularis posterior* (Conducto semicircular posterior):** con orientación rostrolateral y ligeramente dorsal con respecto al cráneo.

***Ductus utrículo-saccularis* (Conducto utrículo-sacular):** como su nombre lo indica, es el conducto que une el utrículo con el sáculo.

Ectotimpánico: es un hueso de origen dérmico, que probablemente deriva del angular o suprangular y puede formar la bulla timpánica.

Embudo del yunque: depresión cónica que existe en la region ventral a las carillas articulares de los yunques. Presente en *L. weddellii*, *O. rossii*, *H. leptonyx* y *L. carcinophagus*.

Eminencia arqueada: es una elevación presente en la cara dorsal del petroso, que indica la posición del canal semicircular anterior, ya que este lo recorre internamente.

Entotimpánico o endotimpánico: hueso de origen condral que participa junto con el ectotimpánico en la formación de la bulla timpánica.

Escala media o coclear: véase rampa.

Escala timpánica o inferior: véase rampa.

Escala vestibular o superior o escala del vestíbulo: véase rampa.

Espina rostral del petroso: es una prolongación en forma de ápice que se proyecta anteriormente desde la cara anterior del petroso. Tiene un desarrollo moderado en *Mirounga leonina* y más conspicuo en *Ommatophoca rossii*.

Espiras o vueltas de la cóclea: cada una de las vueltas que forma el conducto coclear, enrollado sobre sí mismo.

Estría carotídea: surco longitudinal que recorre el endotimpánico a nivel del canal carotideo en *L. carcinophagus*.

Estría del meato: estría que corre transversalmente en el ectotimpánico de *A. tropicalis*.

***Facies cerebellaris partis petrosae* (Cara anterior del petroso):** es la pared anterior del petroso.

Facies cerebellaris partis petrosae (Cara dorsal del petroso): es la pared dorsal del petroso.

Facies lateralis partis petrosae (Cara lateral del petroso): es la pared lateral del petroso.

Facies lateralis partis petrosae: cara lateral del petroso.

Facies medialis partis petrosae (Cara medial del petroso): es la pared medial del petroso.

Facies medialis partis petrosae: cara medial del petroso.

Facies occipitalis partis petrosae (Cara posterior, mastoidea del petroso): es la cara posterior del petroso.

Facies occipitalis partis petrosae: cara posterior del petroso.

Facies rostralis partis petrosae: cara rostral del petroso.

Facies ventralis partis petrosae: cara ventral del petroso.

Fenestra cochleae (Ventana coclear o rotunda o redonda): orificio redondeado situado en la pared interna del oído medio que comunica con la cóclea y que está tapizado por una membrana timpánica secundaria.

Fenestra vestibuli u ovalis (Ventana vestibular o foramen o ventana oval): abertura oval en la pared interna de la caja timpánica que comunica con el vestíbulo.

Fisura petro-escamosa: es el límite entre el escamoso y el petroso.

Fisura petro-timpánica: es el punto de unión entre el petroso y la parte timpánica.

Fisura tímpano-escamosa: la unión entre la parte timpánica y el escamoso.

Fisura tímpano-mastoidea: unión entre la parte timpánica y el mastoides.

Flexión del brazo largo: es una curvatura marcada sobre la parte distal del brazo largo del yunque.

Flóculo del cerebelo: es una estructura bilateral localizada en la región postero-inferior del cerebelo, este lóbulo floculonodular también recibe el nombre de arquicerebelo porque es la parte filogenéticamente más antigua del cerebelo. Tiene conexiones recíprocas con los núcleos vestibulares y reticulares y participa en el equilibrio y los movimientos oculares.

Foramen anterior del *canalis caroticus*, o Foramen lacerum (foramen lacerado medio o agujero rasgado): se encuentra por detrás del aliesfenoides, da paso a una rama de la carótida interna. En algunos grupos (e.g. Primates) este foramen es llamado “foramen lacerado medio”.

Foramen estilomastoideo del petroso: atraviesa el petroso por su parte ventral.

Foramen externo del tubo de Eustaquio *sensu* Pocock (1916) o surco para la trompa auditiva (*Sulcus Tubae auditivae*): es la abertura anterior ósea de la cavidad del oído medio que se continua con la trompa de Eustaquio. En otros carnívoros, e.g. prociónidos, hiénidos, úrsidos, se lo denomina “abertura anterior del tubo auditivo” (ver Ivanoff 2001).

Foramen hipogloso o condilar: da paso al nervio hipogloso (XII), y por su ubicación cerca de los cóndilos también es llamado condilar.

Foramen jugulare (agujero yugular): ubicado entre la bulla timpánica y el hueso occipital dando lugar al paso de los nervios glosofaríngeo (IX), vago (X), accesorio (XI), y la vena yugular interna; en esta especie su eje mayor es perpendicular al plano sagital. En algunos textos se lo menciona como “foramen lacerado posterior” (eg. canidos, úrsidos, procyonidos).

Foramen ovale u oval: ubicado sobre el aliesfenoides, da paso a la rama mandibular del trigémino (V3).

Foramen posterior del *canalis caroticus* o foramen lacerum posterior: es una abertura posterior del entotimpánico por donde pasa la carótida. En muchos trabajos, este foramen no es identificado como tal ya que en algunos otros mamíferos abre en un vestíbulo común con el foramen jugulare, por lo que se lo describe junto a este.

Foramen postglenoideum: se encuentra inmediatamente por detrás del ángulo postero-medial de la cavidad glenoidea, por delante de la bulla timpánica. Da paso a la vena yugular externa.

Foramen rotundum (Foramen redondo): comunica la cavidad craneana con la fosa pterigo-palatina para dar paso el nervio maxilar.

Foramen singulare (Foramen singular o agujero singular de Morgani): ubicado posteriormente a la fosa sacular, y da paso a las fibras de la rama ampullar posterior.

Foramen stylomastoideum (Foramen estilomastoideo): está ubicado póstero-lateralmente a la bulla timpánica y lateral al proceso mastoideo; por este foramen pasan el nervio facial (VII), y la vena estilomastoidea que atraviesa además el oído interno.

***Fossa cerebellaris* (Fosa para el cerebelo):** es una depresión amplia, dorsal al poro acústico interno (descripta para carnívoros en general). Puede considerarse homóloga a la fosa cerebellaris anterior.

***Fossa cerebellaris anterior* (Fosa cerebelar anterior):** depresión de la cara dorsal del petroso presente en el género *Arctocephalus*, bordeada anteriormente por una cresta y medialmente por la cresta petrosa.

***Fossa cerebellaris medialis* (Fosa cerebelar medial):** ubicada entre la cuarta punta y una cresta del ala petro-mastoidea.

***Fossa cerebellaris posterior* (Fosa cerebelar posterior o petromastoidea):** es una depresión posterior de la cara dorsal del hueso petroso que contacta con el mastoideo.

Fosa de encastre del estribo: es una depresión en el ápice del estribo de *M. leonina* que contacta con la apófisis lenticular del yunque.

Fosa del brazo largo: depresión profunda en la rama del brazo largo del yunque de *Leptonychotes weddellii*.

Fossa musculus tensor tympani*: fosa en la que se encuentra el músculo tensor del tímpano.

Fossa musculus stapedialis*: fosa en la que se encuentra el músculo tensor del stapes.

Fosita sulciforme: está en el límite posterior de la fosa ovoide y en su parte posterior se abre al acueducto del vestíbulo (Sauvage 2000).

***Fossa subarcuata*:** Profunda depresión dorsal al poro acústico interno, que aloja al paraflóculo del cerebelo.

***Fundus meatus acusticus internus* (Fondo del meato acústico interno):** corresponde a la parte más profunda del meato, donde se encuentran una serie de estructuras como la barra de Bill y la cresta transversa o falciforme, que lo dividen en cuadrantes.

Ganglio vestibulococlear: ganglio formado por las fibras provenientes de las ramas vestibulares y cocleares.

***Ganglion spirale cochleae* (Ganglio espiral de la cóclea):** acumulo de células nerviosas bipolares en el modiolo, las dendritas proceden de las células sensoriales del órgano de Corti y los axones dan lugar al nervio coclear.

Hamulus laminae spiralis (Hamulus o gancho o pico de la lámina espiral): es el extremo de la lámina espiral en forma de gancho.

Helicotrema: es una pequeña abertura en el extremo de la cóclea que comunica las rampas vestibular y timpánica del conducto coclear.

Labium limbi tympanicum (Labio timpánico del limbo): labio inferior del limbo en el lado timpánico del surco espiral interior y que se continua con la membrana basilar.

Labium limbi vestibulare (Labio vestibular del limbo): labio superior del limbo de la lámina espiral ósea, del lado vestibular del surco espiral interno y que se continúa con la membrana tectoria.

Labyrinthus membranaceus (Laberinto membranoso): sistema cerrado de cavidades y conductos membranosos rellenos de endolinfa, que se encuentra alojado en el laberinto óseo y está cubierto o bañado por perilinfa.

Labyrinthus osseus (Laberinto óseo): cavidad presente en el hueso petroso, que aloja al laberinto membranoso.

Lagena: es una prolongación ventral del sáculo que en los mamíferos se alarga y forma el conducto coclear.

Lamina basilaris (Lámina basilar o membrana basilar o lámina espiral secundaria): lámina de tejido conjuntivo que forma parte de la pared timpánica del conducto coclear que va desde la lámina espiral ósea hasta el ligamento espiral de la cóclea.

Lámina de los contornos: es la pared más lateral del tubo coclear.

Lámina espiral ósea 2° o cresta espiral o cresta horizontal o lámina espiral secundaria (*Lamina spiralis ossea secundaria*): es la cresta que está en contacto con la pared externa del conducto coclear, y se proyecta hacia el interior de dicho conducto, en general se encuentra en la primera vuelta de la cóclea.

Lámina espiral ósea o cresta espiral o cresta horizontal o lámina espiral (*Lamina spiralis ossea*): es la cresta que está en contacto con la pared interna de la columella, no alcanza el otro extremo del tubo y se continúa con la lámina basal o basilar.

Lámina interna del ectotimpánico: lámina del ectotimpánico que se desprende desde la parte interna del mismo hacia el interior de la cavidad timpánica, se observó en *Arctocephalus tropicalis*.

Lámina lateral del canalis caroticus: fina capa de hueso laminar que se proyecta desde el borde lateral del canalis caroticus que atraviesa la bulla timpánica, esta lámina hace de piso al hueso petroso está bien desarrollada en *M. leonina* y en menor desarrollo en las otras especies de fócidos australes.

Lámina medial del petroso: es una lámina que se extiende desde la cara medial del petroso en *Artocephalus tropicalis*.

Ligamento anulare stapedis (o ligamento anular del estribo)*: parte del ligamento *ossicalorum auditus* une la base del estribo con el borde de la ventana vestibular.

Ligamento incudis (o ligamento del yunque)*: parte del ligamento *ossicalorum auditus* que se encuentra unida al incus

Ligamento mallei (o ligamento del martillo)*: parte del ligamento *ossicalorum auditus* que se encuentra unida al malleus.

Ligamento spirale cochleae (Ligamento espiral de la cóclea): condensación del periostio de sección transversal triangular que va desde la periferia de la cóclea a la lámina basilar.

Ligamento ossicalorum auditus (Ligamentos de huesecillos): son los ligamentos que fijan los huesecillos auditivos a las paredes de la cavidad timpánica. Se denominan ligamento del martillo, ligamento del yunque y ligamento anular del estribo que une la base del estribo con el borde de la ventana vestibular.

Limbus laminae spiralis osseae (Limbo de la lámina espiral ósea): tejido conjuntivo denso situado sobre la superficie vestibular de la lámina espiral ósea.

Maculae saccullii (Mácula del sáculo o macula media): situada en la pared medial del sáculo.

Maculae utriculi (Mácula del utrículo o macula superior): situada en la pared medial del utrículo.

Maculae (Máculas): son áreas ovales de neuroepitelio, situadas en la pared del laberinto membranoso, encargados del control de la posición de la cabeza.

Maculae cribosae (Mácula cribosa): áreas perforadas para el paso de las fibras de los nervios.

Malleus (Martillo): es el huesecillo más externo de la cadena osicular.

***Manubrium mallei* (Mango o manubrio del martillo):** apófisis del martillo en forma de mango que se encuentra incluida en la membrana del tímpano.

***Meatus acusticus externus* (Meato acústico externo):** es el conducto que corresponde a una porción del oído externo, se continúa desde el pabellón auricular hasta la membrana timpánica.

***Meatus acusticus internus* (Meato acústico interno o conducto auditivo interno):** orificio que abre en la porción petrosa del hueso temporal. Por este canal pasan el n. facialis, el n. vestibulococlear y a la arteria del laberinto.

***Membrana basalis del conducto semicircularis* (Membrana basal del conducto semicircular):** capa delgada entre el epitelio y la membrana propia.

Membrana basilaris*: membrana situada en el interior de la coclea, formada por el epitelio sensitivo, responsable de la respuesta en frecuencia del oído.

Membrana espiral o pared timpánica del conducto coclear: es la pared del conducto coclear dirigido hacia la rampa timpánica.

Membrana oval: contacta con la platina del estribo está ubicada en la cara lateral del vestíbulo.

Membrana propia del *ductus semicircularis* (Membrana propia del conducto semicircular): capa externa mucosa de la pared de los conductos semicirculares.

Membrana redonda: corresponde a la ventana redonda.

***Membrana reticularis* (Membrana reticular):** reviste las células sensoriales del órgano espiral, formada por las prolongaciones de las células falángicas.

***Membrana statoconium* (Membrana de las statoconías):** capa gelatinosa que cubre las células neuroepiteliales de la macula y contiene las statoconias y pelos sensoriales de células neuroepiteliales.

***Membrana statocornium* (Membrana otolítica):** material gelatinoso ubicado sobre las maculas del sáculo y del utrículo.

Membrana tectoria: membrana que continúa al labio vestibular del limbo y está por encima del órgano de Corti y del surco espiral interno.

Membrana tympani (Membrana del tímpano o tímpano): membrana semitransparente que está en el límite lateral de la cavidad timpánica y comunica con el meato acústico externo.

Membrana tympani secundaria*: membrana que cubre la fenestra cochleae.

Membrana vestibularis (Membrana vestibular o de Reissner o pared vestibular): membrana entre la rama vestibular y coclear.

Modiolus (Columella o modíolo o columella de Breschet): es el eje formado a partir del enrollamiento del tubo o canal coclear.

M. tensor tympani (Musculo del martillo o tensor del tímpano): se origina en la pared interna de la cavidad timpánica y se inserta en la apófisis muscular del martillo.

M. stapedis (Musculo del estribo): se origina en la pared de la cavidad timpánica y se inserta en la cabeza del martillo; amortigua las vibraciones de los huesecillos.

N. accessorius spinalis*: un nervio motor que está formado por la unión de la raíz espinal y otra neurocraneal.

N. coclear: nervio formado por varias fibras que provienen del conducto coclear, atraviesa el meato acústico interno y se une al nervio vestibular y formar el nervio vestibulococlear.

N. statoacustico o vestibulococlearis (VIII): responsable del equilibrio y la función auditiva, formado por las ramas vestibular y coclear.

N. facialis (VII): fibras nerviosas que recorren el hueso temporal. Ingresan por el meato acústico interno y luego se dividen en tres partes: una parte se relaciona con el vestíbulo y cóclea, un segundo segmento timpánico recorre la caja timpánica y una tercera parte mastoidea que termina en el foramen estilomastoideo. En toda la región intertemporal este nervio está recubierto por una envoltura que es el acueducto de Falopio.

N. tensoris tympani*: rama mandibular del N. trigeminus.

N. trigeminus (V)*: es un nervio craneal mixto que cuenta con una porción sensitiva y una porción motora. Las ramas motoras se originan en el núcleo motor trigeminal que se localiza cerca del núcleo sensitivo del trigémino. La porción motora eferente inerva así los músculos aductores mandibulares (temporal, el masetero, pterigoideo interno y externo), además del tensor del tímpano, tensor del velo palatino, el milohioideo y el vientre anterior del digástrico. La región sensitiva de este nervio se divide en tres porciones principales: el nervio oftálmico o V1, el nervio maxilar o V2 y el nervio mandibular o V3.

N. vagus: Nace del bulbo raquídeo e inerva la faringe, el esófago, la laringe, la tráquea, los bronquios, el corazón, el estómago, el páncreas, el hígado y vísceras que irriga la arteria mesentérica superior

Ombigo del ectotimpánico: depresión formada en el lado postero-lateral del ectotimpánico en la bulla timpánica de algunos fócidos.

Ombigo del estribo: pequeña depresión conformada por el engrosamiento de las dos ramas del estribo en *Mirounga leonina*.

Ombigo del yunque: es una profunda depresión ventral a las carillas de articulación del yunque en *Mirounga leonina*.

***Organum spirale* (Órgano de Corti u órgano espiral)**: estructura neuroepitelial situada sobre la pared timpánica del conducto coclear que transforma las ondas sonoras en impulsos nerviosos.

***Os lenticularis* (Hueso lenticular)**: huesecillo auditivo diminuto ubicado a nivel de la articulación entre el yunque y el estribo.

***Ossicula auditus* (Huesecillos auditivos)**: cadena de huesecillos del oído medio: estribo, yunque y martillo.

Oto-tubérculo: prolongación de la apófisis yugular en forma de tubérculo que se desarrolla en los otáridos.

Papila posterior del promontorio: prolongación posterior de la región ventral del promontorio de *Otaria byronia*.

***Paries caroticus* (Pared carotídea)**: corresponde a la pared anterior de la cavidad timpánica, en otros grupos de mamíferos no pinnípedos.

***Paries de Eustaquio* (Pared de Eustaquio)**: corresponde a la pared anterior de la cavidad timpánica de pinnípedos, no es homóloga a la pared carotídea de otros grupos.

Paries entotimpanica* o *medial: corresponde a la pared medial de la bulla timpánica de pinnípedos, en otros grupos se denomina laberíntica.

***Paries externus ductus cochlearis* (Pared externa del conducto coclear)**: es la pared adyacente al ligamento espiral.

***Paries jugularis* (Pared ventral)**: es la pared ventral de la cavidad timpánica.

Paries labyrinthica (Pared laberíntica): es la pared medial de la cavidad timpánica en otros mamíferos.

Paries mastoideus (Pared mastoidea): es la pared posterior de la cavidad timpánica.

Paries membranacea (Pared membranosa): es la pared lateral de la cavidad timpánica.

Paries petrosa-laminar: es la región dorsal de la bulla timpánica en *Mirounga leonina*, tiene un origen doble ya que está conformada por la lámina lateral del canal carotideo y por el petroso.

Paries tegmentalis (Pared tegmentaria): pared dorsal de la cavidad timpánica descrita para algunos carnívoros y el hombre.

Paries tegmentalis o petrosa: corresponde a la pared dorsal o techo de la cavidad timpánica conformada por el tegmen tympani y además por el petroso en pinnípedos.

Pars esquamosa (Parte escamosa): parte de la región auditiva que corresponde al hueso escamoso.

Pars flaccida*: Porción dorsal de membrana timpánica, que se sitúa dorsalmente a la pars tensa, por encima de los pliegues del malleus y es relativamente más frágil.

Pars mastoidea (Parte mastoidea): parte de la región auditiva que corresponde al hueso mastoideo; en otáridos está bien diferenciado.

Pars petrosa (Parte petrosa): parte de la región auditiva que corresponde al hueso petroso.

Pars tensa*: Porción ventral de la membrana timpánica. Es una estructura tensa, de naturaleza fibrocartilaginosa y poco móvil. Forma la mayor parte de la membrana timpánica.

Pars timpánica (Parte timpánica): parte de la región auditiva que corresponde al hueso timpánico.

Pilar óseo simple (Crus osseum simplex): extremo no dilatado simple del canal lateral.

Pilares membranosos (Crura membranacea): Son los extremos de los conductos semicirculares que se unen al utrículo.

Pirámide: es el ángulo formado en la parte ventral de la bulla timpánica por el ecto y entotimpánico. Está presente en *H. leptonyx*.

Placa cribosa: es una placa perforada por donde pasan fibras nerviosas en el fondo del meato acústico interno.

Plataforma del poro: es una repisa que se forma en la entrada del poro acústico interno del petroso. En *Arctocephalus australis* y *Arctocephalus tropicalis* se extiende por su cara medial.

***Plica mallearis caudalis* (Pliegue malear caudal):** pliegue caudal que une la parte proximal del mango del martillo con el anillo timpánico.

***Plica mallearis rostralis* (Pliegue malear rostral):** pliegue rostral que une la parte proximal del mango del martillo con el anillo timpánico.

Pliegue del poro: es un pliegue que se encuentra en el porus acusticus internus del petroso de *Arctocephalus australis*.

***Porus acusticus externus* (Poro acústico externo):** abertura del meato acústico externo.

***Porus acusticus internus* (Poro acústico interno):** es la abertura del meato acústico interno.

***Processus lateralis* (Apófisis lateral o corta del martillo):** apófisis corta del mango del martillo.

***Processus lenticularis* (Apófisis lenticular):** es el extremo de la apófisis larga del yunque que articula con el estribo.

***Processus muscularis* (Apófisis muscular del martillo):** apófisis del mango del martillo en la que se inserta el músculo tensor del tímpano.

***Processus retroarticularis* (Apófisis retroarticular):** apófisis que sobresale del borde posterior de la cavidad glenoidea.

***Processus rostralis* (Apófisis anterior o rostral del martillo):** apófisis larga del martillo que se extiende hasta la proximidad del anillo timpánico.

***Processus styloideus* (Apófisis estiloides):** es la parte más dorsal del arco hioideo cuando se encuentra soldada al oído.

***Prominentia mallearis* (Prominencia malear):** elevación de la membrana del tímpano originada por la apófisis lateral del martillo.

Prominentia spiralis (Prominencia espiral): eminencia situada a nivel de la pared externa del conducto coclear y dorsal al surco espiral externo.

Promontorium (Promontorio): elevación del hueso petroso que evidencia la ubicación interna de la cóclea.

Protuberancia de Ross: es una protuberancia que existe en la cara dorsal del petroso en *Ommatophoca rossii*, seguramente se corresponda con la crista petrosa.

Quilla: es la elevación que separa las carillas articulares de la cabeza del martillo.

Rampa coclear o media o escala media o coclear: parte de la cóclea entre la membrana de Reissner y la membrana basilar y contiene endolinfa.

Reborde de cara articular: rodea a la cara articular de la cabeza del martillo.

Receso dorsal*: receso ubicado en la región antero-dorsal del cavum tympani.

Receso ventral*: receso ubicado en la región antero-ventral del cavum tympani

Recessus cochlearis (Receso coclear o Fosita o fosa coclear): se encuentra en la pared rostroventral del receso esférico para el ciego vestibular del conducto coclear, es decir que recibe la parte caudal del canal coclear.

Recessus cupularis: pequeña excavación que se ubica en la parte más dorsal del receso epitimpánico.

Recessus ellipticus (Receso elíptico o Fosita ovoide o semiovoide o semioval): es el receso de la parte posterior del vestíbulo que aloja al utrículo (nomina anatómica) tiene una mancha cribosa superior por donde pasan las fibras del nervio utriculoampollar (nervio vestibular superior) destinadas al utrículo y canales lateral y superior o anterior (Sauvage 2000).

Recessus epitympanicus (Receso epitimpánico): excavación en el techo de la cavidad timpánica, aloja la cabeza del martillo y el cuerpo del yunque.

Recessus hipotympanicus (Receso hipotimpánico): excavación de la pared lateral de la bulla justo por debajo del meato acústico externo.

Recessus sphericus (Receso esférico o Fosita hemisférica o semiesférica): es una fosa pequeña en la parte anterior del vestíbulo que aloja al sáculo (Nomina anta vet). Su fondo esta perforado por una mancha cribosa por donde pasan las fibras del nervio vestibular inferior (Sauvage 2000). Es la más voluminosa.

Región temporalis*: hueso temporal, constituye gran parte de la región ventral de la pared lateral del cráneo. Formado por la pars squamosa, pars petrosa y pars tympanica.

Sacculus (Sáculo): ensanchamiento o saco del laberinto membranoso, ubicado a nivel del receso esférico del vestíbulo, es de posición anterior.

Saccus endolymphaticus (Saco endolinfático): es el extremo ensanchado del conducto endolinfático.

Scala tympani (Rampa timpánica o inferior o escala timpánica): parte de la cóclea que se encuentra por debajo de la lámina basilar y la lámina espiral, se comunica con la ventana redonda y contiene perilinfa.

Scala vestibuli (Rampa vestibular o superior o escala vestibular o del vestíbulo): parte de la cóclea por encima de la membrana de Reissner, contiene perilinfa.

Seno timpánico (Senus tympani): espacio entre la ventana oval y la redonda.

Septas radiales*: pequeños septos radiales que corren desde el anulus tympanicus pasando por el piso de la región medial y posterior del cavum tympani.

Septo horizontal anterior*: pequeña cresta ósea horizontal incompleta, formada por el ectotimpánico probablemente, que divide a la porción anterior del cavum tympani en dos recesos, uno dorsal y uno ventral. Presente en todos los Ursidae, excepto *U. spelaeus*, más desarrollado en *A. pristinus*.

Septum bullae (Septo de la bulla timpánica): septo de la bulla presente en algunos grupos de carnívoros.

Spatium perilymphaticum (Espacio perilinfático): espacio entre los laberintos óseo y membranoso, dividido por trabéculas finas excepto en las rampas.

Stapes o Estribo: es el huesecillo más interno de la cadena osicular se articula con el yunque a través del hueso lenticular.

Statoconias (Estatoconias): formaciones diminutas de carbonato de calcio que están en la superficie de las membranas otolíticas.

Stria mallearis (Estría malear): banda clara de la membrana del tímpano causada por el mango del martillo.

Stria vascularis (Estría vascular): capa gruesa de epitelio pigmentado rico en capilares, se cree que secreta endolinfa.

***Sulcus sigmoideus sinus* (Surco del seno sigmoideo):** surco que divide la pars cochlearis de la *pars canalicularis*, en la cara ventral del petroso.

***Sulcus spiralis externus* (Surco espiral externo):** situado en el extremo periférico del órgano espiral a nivel de la unión de las paredes timpánica y externa del conducto coclear.

***Sulcus spiralis internus* (Surco espiral interno):** surco entre los labios del limbo de la lámina espiral ósea y está cubierto por la membrana tectoria.

Surco de anclaje: surco presente debajo de las carillas articulares del yunque y del martillo de los pinnípedos. Funcionan como anclaje para las fibras de colágeno de ambos huesos en su articulación con el martillo.

Surco de la Eminencia: es el surco que recorre la eminencia arqueada del petroso en algunas especies de fócidos.

Surco lateral del cuello: surco que recorre lateralmente el cuello del martillo en *Mirounga leonina*.

Surco lenticular o surco del brazo largo: depresión que se proyecta a lo largo del brazo largo del yunque en *Mirounga leonina*.

Surco medial del petroso: surco profundo ubicado en la cara medial del petroso de *Artocephalus australis*.

Surco petro-mastoideo: surco que recorre la parte latero-posterior del ala petromastoidea de la cara dorsal y posterior del petroso.

Surco profundo del yunque: surco formado entre las dos carillas articulares del yunque, esta presente en fócidos.

***Tegmen tympani* (Techo del tímpano):** protrusión craneal anterior de la cresta parótica (Graupp, 1900). Forma parte del techo de la cavidad timpánica.

***Tentorium cerebelli osseum* *:** Plataforma ósea sobre la superficie dorsal del cerebellum, formado por el processus tenturicus del os occipitale y el os interparietalis. Separa el cerebelo del lóbulo occipital del cerebro.

***Tuba pharyngotympanica* (Tubo o trompa de Eustaquio o auditiva o tuba auditiva):** es el tubo que comunica la cavidad timpánica con la cavidad orofaríngea.

Tubérculo de la eminencia: es una formación bulbosa de la eminencia arqueada que se manifiesta el petroso de *Lobodon carcinophagus*.

Tubérculo lateral del ectotimpánico: es una proyección formada a partir de la constricción lateral del ectotimpánico en los fócidos.

***Umbo membranaceae tympani* (Ombligo de la membrana del tímpano):** vértice de la membrana del tímpano que se proyecta en la cavidad timpánica producido por el extremo distal del mango del martillo.

***Utriculus* (Utrículo):** saco membranoso ubicado posteriormente en el vestíbulo, dentro del receso elíptico.

Vaso espiral (*vas spirale*): vena ventral al órgano espiral del lado timpánico de la membrana basilar.

Vaso prominente (*Vas prominens*): vaso en la prominencia espiral.

Vena del acueducto del vestíbulo: irrigan el utrículo y conductos semicirculares.

Vena del canalículo coclear: principalmente irriga el oído interno.

Vena espiral del modiolo: irriga el modiolo.

Venas del laberinto (*V. labyrinthi*): irriga el oído interno a través del canalículo coclear y el acueducto del vestíbulo.

Venas vestibulares: irrigan el utrículo, sáculo y canales.

Vestíbulo (*Vestibulum*): parte del laberinto óseo que contiene al utrículo y al sáculo.

Yunque (*Incus*): es el segundo de los huesecillos de la cadena osicular, está ubicado entre el estribo y el martillo.