

# Morfología cráneo–mandibular del oso andino *Tremarctos ornatus* (Carnivora: Ursidae)

Marcelo Stucchi<sup>1</sup> y Judith Figueroa<sup>1,2</sup>

## Abstract

We described and illustrated the skull and jaw of the andean bear *Tremarctos ornatus*, comparatively analyzing among individuals of different ages and sexes, and adults of other species of Ursidae. In ontogenetic level, we found the following morphological changes associated with senescence: obliteration of the sutures, crests development, widening of the zygomatic arches and frontalized orbits, muzzle and occipital region elongation, and tooth wear. We also found that as the length between the front edge of the premolar 4 and the rear edge of molar 2 in the skull is the most stable. This allowed to calculate proportions showing that the width of the skull at the level of the zygomatic arches and postorbital processes, and the length of the braincase, no overlap between adults male and female, which would use them to differentiate sexes. According feeding habits, mostly herbivores, were recognized following craniomandibular characteristics: short skull, straight and well developed zygomatic arches, large areas for the insertion of the temporalis and masseter muscles in the mandibles with condyle located above the teeth level, tooth wear, and large and frontalization trend of the orbits.

**Keywords:** andean bear, bones, craniomandibular morphology, Tremarctinae, *Tremarctos ornatus*, Ursidae.

## Resumen

Se describe e ilustra el cráneo y la mandíbula del oso andino *Tremarctos ornatus*, analizándolos de forma comparativa entre individuos de diferentes edades y sexos, y adultos de otras especies de Ursidae. A nivel ontogénico, se encontraron los siguientes cambios morfológicos relacionados con la senescencia: obliteración de las suturas, desarrollo de las crestas, ensanchamiento de los arcos cigomáticos y frontalización de las órbitas, alargamiento del cráneo en el hocico y la región occipital, y desgaste de los dientes. Asimismo, se encontró que la medida del largo entre el borde anterior del premolar 4 y el borde posterior del molar 2 en el cráneo, es la más estable. Esto permitió calcular proporciones que indicaron que el ancho del cráneo a nivel de los arcos cigomáticos y procesos postorbitales, y la longitud de la caja craneana, no se superponen entre el macho y la hembra adultos, lo que permitiría usarlos para diferenciar ambos sexos. Según sus hábitos alimenticios, principalmente herbívoros, se reconocieron las siguientes características cráneo–mandibulares: cráneo corto, arcos

<sup>1</sup>Asociación para la Investigación y Conservación de la Biodiversidad (AICB). Av. Vicús 538, Lima 33, Perú. E-mail: aicb.peru@gmail.com

<sup>2</sup>Grupo de Investigación de Zoología de Vertebrados. Universidad de Alicante. España.

cigomáticos rectos y bien desarrollados, áreas grandes en las hemimandíbulas para la inserción de los músculos temporal y masetero con un cóndilo ubicado por encima del nivel de los dientes, desgaste dental, y órbitas grandes con tendencia a la frontalización.

**Palabras clave:** huesos, morfología cráneo-mandibular, oso andino, Tremarctinae, *Tremarctos ornatus*, Ursidae.

## Introducción

El oso andino *Tremarctos ornatus* es el único úrsido que habita en la actualidad América del Sur, distribuyéndose desde Venezuela hasta Bolivia, con algunos registros en Panamá (Peyton 1999) y posiblemente en Argentina (Del Moral y Bracho 2009; Rumiz *et al.* 2012). En esta extensa área, ocupa diversos ecosistemas como los bosques húmedo tropical, tropical del Pacífico, premontano, seco interandino y ecuatorial, la puna y el páramo (Figueroa y Stucchi 2009), donde presenta una dieta mayormente herbívora (Figueroa 2013a). Dentro de sus características físicas resalta el dimorfismo que existe entre machos y hembras adultos, donde los primeros pueden llegar a medir hasta 2 m y pesar 200 kg, mientras que las hembras llegan a los dos tercios de estas dimensiones (Peyton 1999; Castellanos 2010).

El primer trabajo referido a su morfología cráneo-mandibular fue realizado por Blainville (1839–1864), como parte de su *Ostéographie des Mammifères*, en donde reseñó las especies de osos conocidas en esa época, entre las cuales describió e ilustró el cráneo y esqueleto del espécimen con que Frédéric Cuvier nominó a la nueva especie *Ursus ornatus* (Cuvier 1825). Posteriormente, Gervais (1855) la consideraría como un género diferente, estableciendo el actual *Tremarctos*. Por su lado, Gray (1873) realizó un estudio comparativo a nivel cráneo-mandibular de especímenes colectados en Cosñipata, cerca del río Inambari (Cusco, Perú), para diferenciar al oso andino del oso malayo *Helarctos malayanus*, llegando también a la conclusión que el primero debía pertenecer a un género distinto, en base a la morfología particular de su mandíbula y los dientes, denominándolo *Nearctos ornatus*. Al parecer, Gray no conoció el trabajo de Gervais.

En el siglo XX, Thomas (1902) comparó el material usado por Gray con otros dos cráneos de osos colectados en Ecuador para establecer la subespecie *T. ornatus majori* –hoy no aceptada– en base a su mayor tamaño. Posteriormente, Pocock (1928) realizó una descripción sobre la bula timpánica de Ursidae y Procyonidae, incluyendo al oso andino. Davis (1955) describió el aparato masticatorio de esta especie y Thenius (1976) analizó sus dientes y los de otros Ursidae, actuales y fósiles, sustentando con ello la separación entre las subfamilias Tremarctinae y Ursinae, propuesta por Merriam y Stock (1925).

El análisis de la morfología craneal de *Tremarctos* también fue usado de forma comparativa para describir *Arctotherium tarijense* y *A. wingei* (Ameghino 1902), Tremarctinae fósiles (Kraglievich 1926), *Tremarctos floridanus* (Gidley 1928; Stock 1950; Kurtén 1966), *Arctotherium brasiliense* (Trajano y Ferrarezzi 1994) y restos de un individuo de *T. ornatus* pre-actual (Stucchi *et al.* 2009); así como, para estudios filogenéticos (Perea y Ubilla 1985, 1998; Trajano y Ferrarezzi 1994; Soibelzon 2002). Por su parte, otros estudios correlacionaron la variación cráneo-mandibular con el tipo

de alimentación, con el fin de predecir el comportamiento de especies paleontológicas (Figueirido *et al.* 2009; Figueirido y Soibelzon 2009); o analizaron los cráneos de todas las especies de osos actuales en función a su comportamiento alimenticio (Christiansen 2007, 2008; Saco y Van Valkenburg 2004).

Finalmente, a excepción de Del Moral Sachetti *et al.* (2009), quienes analizaron la fuerza de mordedura de la especie en ambos sexos, ninguno de los estudios anteriores donde se analizó el cráneo del oso andino, tomó en cuenta el dimorfismo sexual que existe en esta especie, ni las diferencias en la edad ontogénica de los individuos.

A pesar del creciente interés que ha suscitado la especie en los últimos años, a la fecha, el estudio de su morfología cráneo-mandibular aún no ha sido desarrollado con detalle. Por ello, el objetivo del presente estudio es describir, medir e ilustrar el cráneo y la mandíbula del oso andino, relacionando la morfología con su edad ontogénica, sexo y dieta.

## Material y Métodos

El material revisado se encuentra depositado en las siguientes instituciones: Field Museum of Natural History (FMNH, Chicago, EE.UU;  $n = 10$ ). Museo de Historia Natural Javier Prado, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Departamento de Paleontología de Vertebrados (MUSM, Lima, Perú;  $n = 2$ ). University of Florida Natural History Museum (UF, Gainesville, EE.UU;  $n = 1$ ). ND: No depositado en un museo, de particulares (ND;  $n = 4$ ). Adicionalmente, se comparó con material publicado, procedente del American Museum of Natural History (AMNH, Nueva York, EE.UU;  $n = 1$ ) y United States National Museum – Smithsonian Institution (USNM, Washington, EE.UU;  $n = 1$ ). El detalle del material utilizado se encuentra en las Tablas 1 y 2.

**Tabla 1.** Especímenes de *Tremarctos ornatus* utilizados en el presente estudio. ND = No depositado en un museo, FMNH = Field Museum of Natural History, MUSM = Museo de Historia Natural Javier Prado.

Nº	Institución - código	Sexo	Edad	Procedencia
1	ND To1	macho	senil	Mishkiuno, Cusco, Perú
2	ND To2	hembra	joven	Rodríguez de Mendoza, Amazonas, Perú
3	ND To3	hembra	joven	Perú
4	ND To4	hembra	joven	Machu Picchu, Cusco, Perú
5	FMNH 142010	hembra	adulta	Lincoln Park Zoo, Chicago, EE. UU.
6	FMNH 134484	hembra	senil	Lincoln Park Zoo, Chicago, EE. UU.
7	FMNH 123369	hembra	adulta	Lincoln Park Zoo, Chicago, EE. UU.
8	FMNH 88488	hembra	adulta	Colombia
9	FMNH 78678	hembra	joven	Marcapata, Chilichili, Cusco, Perú
10	FMNH 20311	hembra	adulta	Noroeste de Menocucho, La Libertad, Perú
11	MUSM To1	macho	adulto joven	Apurímac, Perú
12	MUSM 1441	macho	senil	Soloco, Amazonas, Perú
13	FMNH 41294	macho	adulto	Lambayeque, Perú
14	FMNH 85498	macho	adulto	Marcapata, camino a Socapata, Cusco, Perú
15	FMNH 85499	macho	adulto	Marcapata, Cusco, Perú
16	FMNH 47052	macho	adulto	Napo, Tungurahua, Cordillera de los Llanganates, Ecuador

Se realizaron nueve mediciones en los cráneos y cuatro en las mandíbulas del *T. ornatus*: seis machos y nueve hembras, aunque no en todos los casos se pudo hacer todas las medidas, debido a que algunos especímenes no estaban completos (Tabla 3). En el

texto se utiliza la siguiente nomenclatura de los dientes: molares superiores (M), molares inferiores (m), premolares superiores (P) y premolares inferiores (p).

Las medidas utilizadas fueron: **AC**: ancho máximo del cráneo, entre los bordes externos de los arcos cigomáticos. **APP**: ancho máximo de la frente, entre los procesos postorbitales. **MSH**: altura del cráneo, entre el borde posterior de los procesos postorbitales y el borde posterior de M2. **FL**: longitud del hocico, entre el punto medio del borde posterior de los procesos postorbitales y el borde anterior de los premaxilares. **CL**: longitud de la caja craneana, entre el borde posterior de los procesos postorbitales y el borde posterior de la cresta occipital. **LCBX**: ancho menor del cráneo, a nivel de la constricción de la caja craneana, posterior a los procesos postorbitales. **LCB**: longitud cóndilo basal del cráneo, entre el borde posterior de los cóndilos occipitales y el borde anterior de los premaxilares. **APIM1**: ancho máximo del paladar, entre los bordes internos de los M1 derecho e izquierdo. **LP4M2**: longitud de los dientes, del borde anterior del P4 al borde posterior de M2. **ARA**: altura de la rama ascendente de la mandíbula, entre la cresta coronoidea y el borde inferior del dentario. **ARHm2**: altura de la rama horizontal de la mandíbula a nivel del m2. **LBPC**: ancho máximo del proceso coronoideo, en su base. **LCS**: longitud de la mandíbula, entre el borde anterior de la sínfisis y el punto medio del cóndilo mandibular (Fig. 1). FL, LP4M2, CL, LCBX y MSH son medidas tomadas de Manning (1971); AC, APP, LCB, APIM1, ARA y ARHm2 de Soibelzon (2002); LBPC de Stucchi *et al.* (2009) y LCS de Stock (1950). Las descripciones y mediciones de los cráneos y mandíbulas de *T. ornatus* y otras especies de Ursidae, que fueron utilizadas para la comparación, se detallan en las Tablas 1 y 2.

Especie	Institución - código	Sexo	Edad	Fuente
<i>Tremarctos floridanus</i>	UF 7454	hembra	adulta	Kurtén 1966
<i>Arctotherium vetustum</i> , <i>A. angustidens</i> ( <i>A. latidens</i> ), <i>A. bonariense</i> y <i>A. tarijense</i>				Soibelzon 2002
<i>Ursus americanus</i> , <i>U. arctos</i> y <i>U. maritimus</i>				Elbroch 2006
<i>Ailuropoda melanoleuca</i>				Davis 1964
<i>Ai. melanoleuca</i>	FMNH 39514	no precisa	adulto	Presente estudio
<i>U. maritimus</i>	FMNH 29173	macho	adulto	Presente estudio
<i>U. maritimus</i>	FMNH 60105	hembra	adulta	Presente estudio
<i>Ursus thibetanus</i>	FMNH 25712	hembra	adulta	Presente estudio
<i>Helarctos malayanus</i>	FMNH 54316	macho	adulto	Presente estudio

**Tabla 2.** Especímenes de Ursidae utilizados como material de comparación en el presente estudio. UF = University of Florida Natural History Museum, FMNH = Field Museum of Natural History.

Para el cráneo, se calculó proporciones entre cada una de las medidas con respecto a LP4M2, que se estimó como la más estable de todas, dada la muy poca variación que presenta entre todos los individuos medidos, a pesar del sexo y la edad (Tabla 4).

En base a esto se obtuvieron índices, que se compararon entre los individuos. Para la mandíbula, se calcularon proporciones entre las medidas ARA y ARHm2 con respecto a LCS. Para las medidas menores a 150 mm, se utilizó un calibre con 0.02 mm de aproximación, redondeando a décimas. Para medidas mayores, se usó una regla de 30 cm con aproximación de 1 mm, redondeando a enteros.

Se hizo la descripción de la morfología craneana y mandibular de los especímenes de *T. ornatus*, de forma comparativa entre individuos de diferentes edades y sexos de la misma especie, y de adultos de las otras especies mencionadas, para lo cual se utilizó la nomenclatura de Soibelzon (2002) y, complementariamente, Davis (1964). Para la determinación de las edades relativas, se siguió la propuesta de Soibelzon (2002): **joven**: individuo que no presenta indicios de desgaste en sus molares; **adulto joven**: presenta desgaste solo en el ápice de las cúspides más altas; **adulto**: cuando el desgaste afecta a todas las cúspides principales; y **adulto senil**: individuo cuyas coronas se encuentran arrasadas por el desgaste. Asimismo, se asoció el desgaste dental con la presencia de suturas para la determinación de la edad.

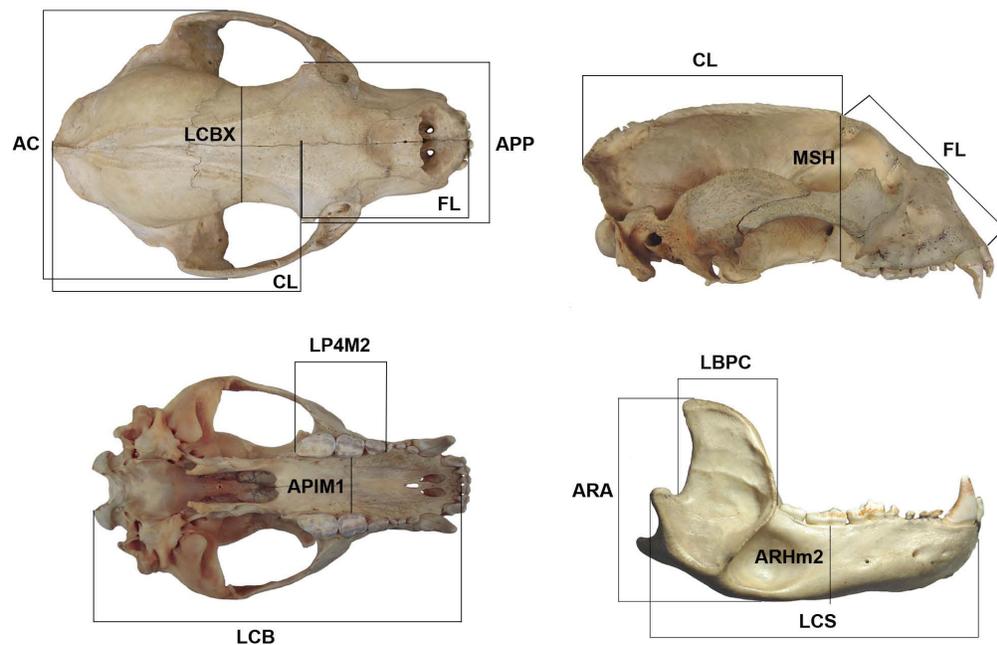


Figura 1. Medidas del cráneo y mandíbula.

## Resultados

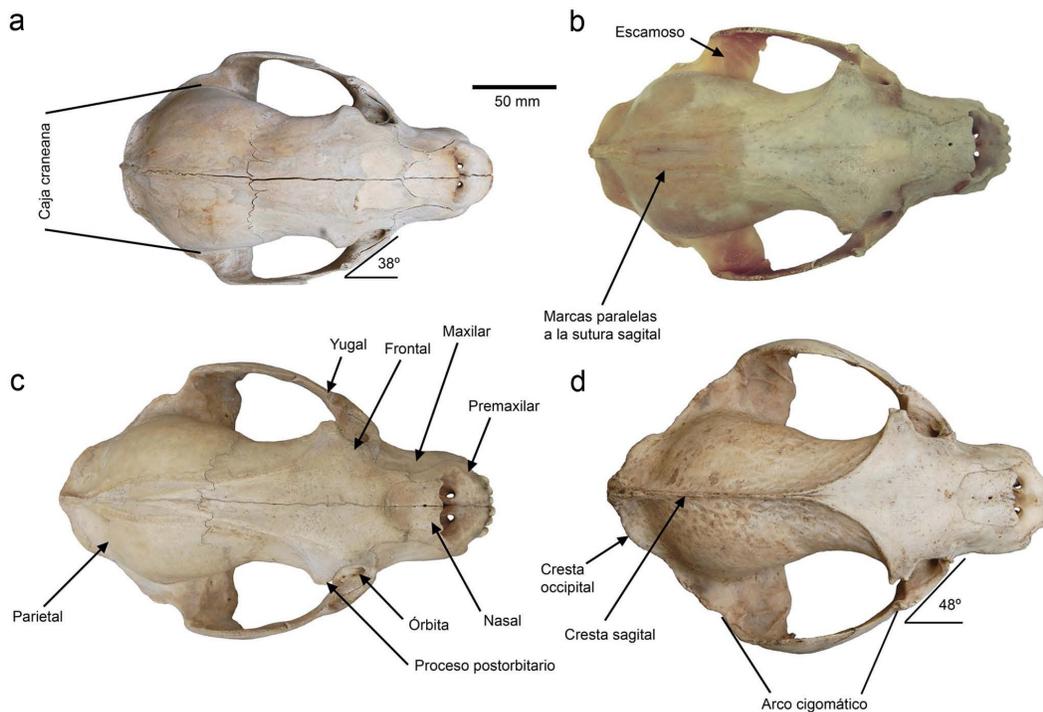
### Descripción del cráneo

*Vista dorsal* (Fig. 2). El cráneo presenta un contorno definido por el hocico, los arcos cigomáticos y la región occipital. En la parte central están el orificio nasal, las órbitas y la caja craneana. El eje sagital, es decir, la mitad de los dos hemisferios craneales, está definido por la cresta sagital en los adultos y la sutura que divide los frontales y parietales en los jóvenes. Presenta un hocico corto en relación al cráneo en comparación con otras especies de la familia. Esta proporción se reduce con los años, al ampliarse los arcos cigomáticos, a pesar del aumento de la región anterior del hocico y la zona posterior a las órbitas (Fig. 4, 6). El techo de la caja craneana está formada por los frontales y parietales. Esta es globosa y ancha en los jóvenes (Fig. 2a), y a pesar del avance de la edad, mantiene la mismas proporciones (Fig. 2d; Tabla 3).

En los jóvenes se puede apreciar las suturas nasales, premaxilares, maxilares, frontales, parietales y supraoccipitales (Fig. 2a). Conforme ocurre la senescencia, todas estas suturas se van obliterando, permaneciendo en la adultez solo la sagital y las nasales (Fig. 2d).

Los nasales forman el techo de la cavidad nasal, con una ligera depresión en su zona media a posterior y declinación anterior. Son dos huesos cortos, en forma de triángulo rectángulo, unidos por su arista recta, que se oblitera en los adultos (Fig. 2b, 2d). Sus extremos anteriores forman una curvatura con sus lados externos prolongándose hacia el interior de la cavidad nasal. Los mediales se unen en la línea media y los laterales se prolongan muy ligeramente más allá del premaxilar (Fig. 6).

Los premaxilares se disponen a los lados del eje sagital anterior del cráneo, juntándose entre sí anteriormente, y con los bordes laterales de los nasales, y los frontales, posteriormente. Forman las paredes y la base de la región anterior del orificio y cavidad nasales. Los maxilares se disponen laterales a los premaxilares y forman los bordes externos del hocico.



**Figura 2.** Vista dorsal del cráneo de *Tremarctos ornatus*, a: Hembra joven (ND To4), b: Hembra adulta (FMNH 142010), c: Macho adulto joven (MUSM To1), d: Macho adulto senil (ND To1).

La cresta sagital se desarrolla con la edad. En los jóvenes está ausente por completo.

En su lugar se encuentra una sutura que divide en pares a los frontales y parietales (Fig. 2a). En los adultos jóvenes puede verse una marca en el eje sagital del cráneo, en la zona media de los parietales (donde estuvo la sutura, ahora obliterada), que se bifurca anteriormente, cerca del límite con los frontales, para divergir hacia los procesos postorbitales. En ambos lados de esta marca corren otras dos marcas paralelas con la central, que en el adulto se van a unir con la cresta sagital (Fig. 2b, 2c). En el individuo macho adulto senil la cresta puede sobresalir claramente de la caja craneana (Fig. 2d, 7a), y se desarrolla siguiendo el mismo patrón de las marcas del individuo adulto joven. La hembra adulta no desarrolla la cresta, manteniendo la morfología del macho adulto joven, pero con las marcas más acentuadas (Fig. 2b). El mismo patrón básico lo presentan el oso de Florida (*Tremarctos floridanus*), los osos fósiles de América del sur (*Arctotherium*) spp. y Ursinae, incluso el oso panda (*Ailuropoda melanoleuca*), que presenta unos procesos postorbitales muy pequeños o ausentes.

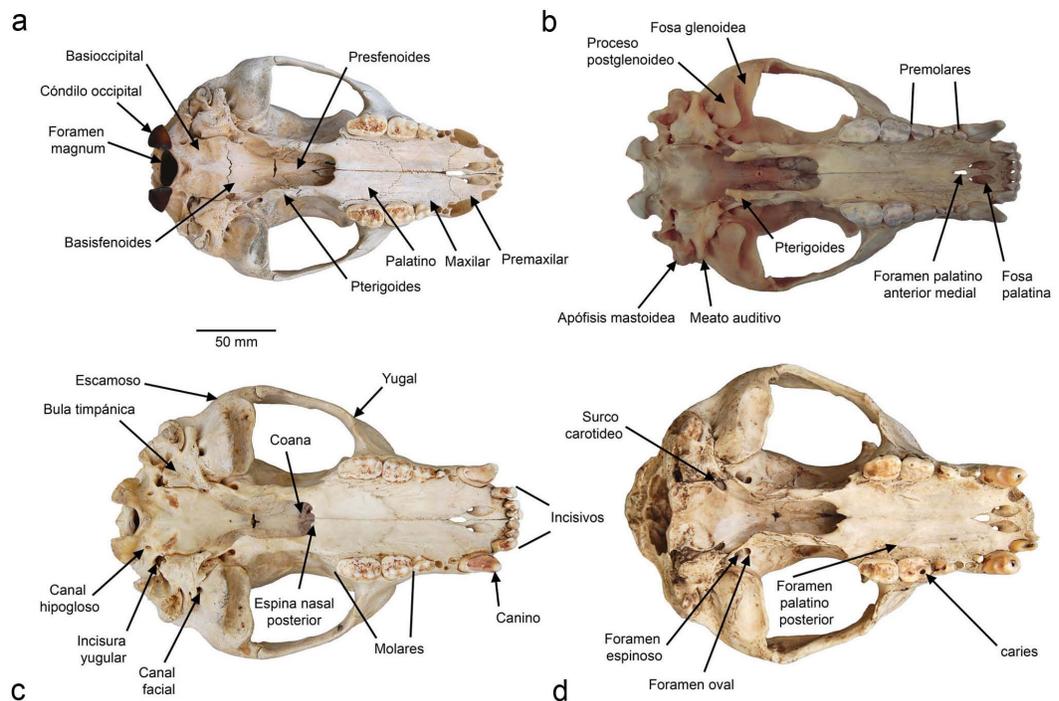
En los jóvenes el borde posterior del cráneo lo define una ligera cresta occipital (lambdoidea o nugal), que se forma sobre la sutura que une a los huesos parietales con el occipital. En los adultos, esta cresta se hace más grande, desarrollándose más en el área del lambda. Esta región, en los adultos y adultos seniles, es la que logra el mayor tamaño. En las hembras adultas también se presenta, pero más pequeña (Fig. 2b, 6b).

Los arcos cigomáticos se encuentran despegados del cráneo como en todos los Ursidae. Conforme el individuo avanza en edad estos se van anchando y separando más de la caja craneana, dándole un aspecto más redondeado al contorno del cráneo, pero no llegando a ser como *Ai. melanoleuca* (Fig. 2a, 2d, 5; Tabla 3).

Conforme ocurre la senescencia, el ensanchamiento de los arcos cigomáticos hace más ancha la cara del oso. En los jóvenes las órbitas presentan una posición ligeramente lateralizada, como lo planteó Figueirido *et al.* (2009) (Fig. 2a, la inclinación de la órbita respecto al plano sagital es de 38°). Pero en los adultos estas se frontalizan, como en *Arctotherium* (Fig. 2d, la inclinación de la órbita respecto al plano sagital es de 48°).

Los procesos postorbitales son pequeños en los jóvenes y desarrollados en los adultos, en quienes se levantan al unirse con las crestas que divergen de la cresta sagital (Fig. 2a, 2d).

*Vista ventral o palatal* (Fig. 3, 4). En *T. ornatus* no hay diastema, como en los osos de hábitos más carnívoros de la familia (Figueirido *et al.* 2009) debido a su alargamiento rostral. Los márgenes laterales del paladar son rectos y paralelos. El margen anterior está formado por los premaxilares, que contienen en su borde anterior a los incisivos y las fosas palatinas, que son dos, dispuestas a los lados de la sutura interpremaxilar. En el borde posterior de los premaxilares está el foramen palatino anterior medial. Tanto las fosas como el foramen se observan en los jóvenes, adultos jóvenes, adultos y adultos seniles.

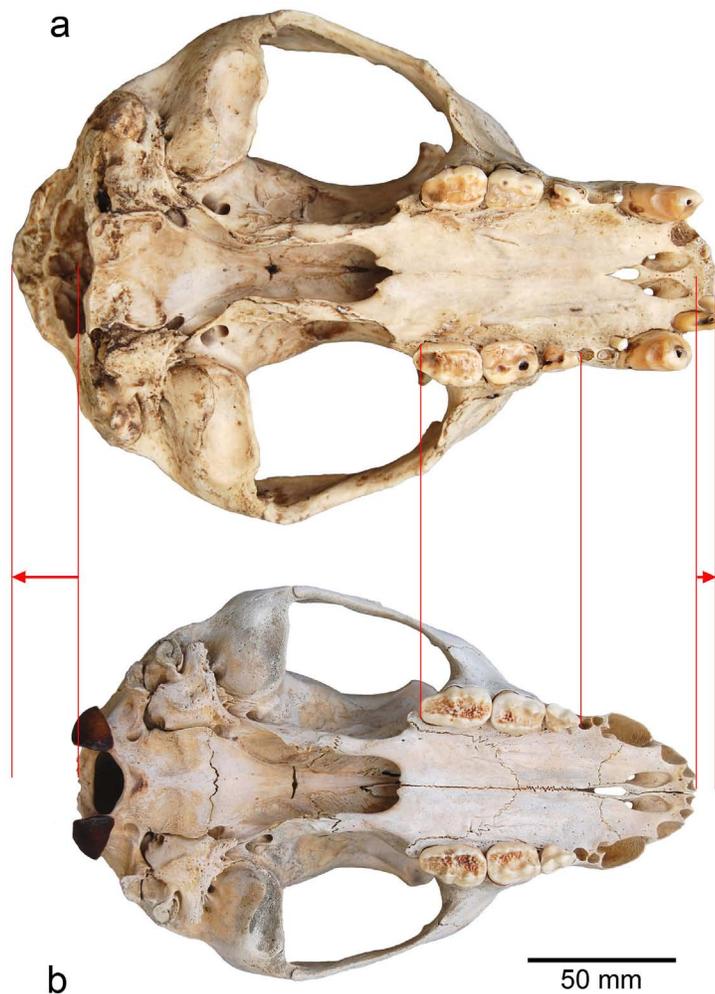


**Figura 3.** Vista ventral del cráneo de *Tremarctos ornatus*, a: Hembra joven (ND To4), b: Hembra adulta (FMNH 142010), c: Macho adulto joven (MUSM To1), d: Macho adulto senil (ND To1).

**Tabla 3.** Medidas y proporciones del cráneo y mandíbula de *Tremarctos ornatus*. UF corresponde a *T. floridanus* (medidas de esta especie de B. Schubert com. pers. 2013, salvo CLB, de Kurtén 1966). Sexo: M = macho, H = hembra. Edad: A = adulto, J = joven, AJ = adulto joven, AS = adulto senil. Institución. ND = No depositado en un museo, FMNH = Field Museum of Natural History, MUSM = Museo de Historia Natural Javier Prado, UF = University of Florida Natural History Museum.

Institución	FMNH	FMNH	FMNH	FMNH	MUSM	ND	FMNH	FMNH	FMNH	FMNH	FMNH	ND	ND	ND	UF		
Código	85498	85499	41294	47052	To1	To1	20311	78678	88488	134484	123369	142010	To2	To3	To4	7454	
Sexo	M	M	M	M	M	M	H	H	H	H	H	H	H	H	H	H	H
Edad	A	A	A	A	AJ	AS	A	AS	A	A	A	A	AJ	J	J	J	A
<b>Medidas y proporciones del cráneo</b>																	
AC	161.8	157.6	170.0	157.1	148.2	165.0	134.7	128.2	130.6	136.6	131.9	134.3	-	107.8	118.9	168.9	
APP	79.4	79.5	102.4	83.8	79.8	84.1	72.4	69.5	68.7	76.8	76.0	80.5	75.2	53.9	68.2	107.8	
MSH	80.3	66.9	91.3	84.0	77.0	76.9	72.0	71.4	71.1	64.5	66.7	77.5	66.1	63.7	66.8	93.7	
FL	115.1	107.3	117.6	120.2	108.9	113.9	105.3	100.0	100.5	104.0	112.7	111.0	105.7	91.9	103.2	142.0	
CL	138.5	136.3	170.0	149.6	140.2	142.9	125.2	122.4	117.3	-	128.7	130.9	-	106.4	110.5	155.0	
LCBX	54.9	56.0	56.1	56.7	59.3	54.5	55.4	54.2	49.8	52.6	52.3	53.3	54.5	46.9	56.5	-	
LCB	215.3	213.0	249.5	227.4	223.0	230.0	198.2	199.1	193.0	211.1	206.3	216.1	-	177.0	185.0	257.0	
APIM1	36.5	40.5	41.4	36.4	37.8	39.3	34.0	34.1	35.5	34.0	30.2	30.4	34.9	27.9	32.4	38.1	
LP4M2	52.9	49.4	53.5	53.0	50.1	49.3	49.9	47.9	50.8	49.8	51.6	50.1	48.9	48.0	47.5	55.7	
AC/LP4M2	3.1	3.2	3.2	3.0	3.0	3.3	2.7	2.7	2.6	2.7	2.6	2.7	-	2.2	2.5	3.0	
APP/LP4M2	1.5	1.6	1.9	1.6	1.6	1.7	1.5	1.5	1.4	1.5	1.5	1.6	1.5	1.1	1.4	1.9	
MSH/LP4M2	1.5	1.4	1.7	1.6	1.5	1.6	1.4	1.5	1.4	1.3	1.3	1.5	1.4	1.3	1.4	1.7	
FL/LP4M2	2.2	2.2	2.2	2.3	2.2	2.3	2.1	2.1	2.0	2.1	2.2	2.2	2.2	1.9	2.2	2.5	
CL/LP4M2	2.6	2.8	3.2	2.8	2.8	2.9	2.5	2.6	2.3	-	2.5	2.6	-	2.2	2.3	2.8	
LCBX/LP4M2	1.0	1.1	1.0	1.1	1.2	1.1	1.1	1.1	1.0	1.1	1.0	1.1	1.1	1.0	1.2	-	
LCB/LP4M2	4.1	4.3	4.7	4.3	4.5	4.7	4.0	4.2	3.8	4.2	4.0	4.3	-	3.7	3.9	4.6	
APIM1/LP4M2	0.7	0.8	0.8	0.7	0.8	0.8	0.7	0.7	0.7	0.7	0.6	0.6	0.7	0.6	0.7	0.7	
<b>Medidas y proporciones de la mandíbula</b>																	
ARA	103.2	102.6	102.2	99.5	91.5	89.9	84.3	86.1	81.3	88.3	98.8	84.1	-	68.4	-	-	
ARHm2	34.3	32.1	36.3	37.2	33.6	35.9	28.1	27.8	27.3	28.9	33.6	30.6	-	25.8	-	-	
LCS	162.7	161.8	177.0	170.7	158.0	160.0	149.0	143.2	145.4	151.0	151.4	152.4	-	126.2	-	-	
LBPC	-	-	62.7	-	42.3	45.7	-	-	-	-	-	46.0	-	30.0	-	-	
ARA/LCS	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.7	0.6	-	0.5	-	-	
ARHm2/LCS	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	-	0.2	-	-	

La zona media del paladar está formada por los maxilares, que contienen, a sus lados, a los caninos, premolares y molares. En su borde posterior, donde se juntan con los palatinos, se encuentran los forámenes palatinos posteriores, uno a cada lado, cerca del borde posterior del M1, al igual que *T. floridanus*. Estos se observan en individuos de todas las edades, pero en los mayores son más conspicuos que en los jóvenes. En estos últimos, el margen posterior del paladar se encuentra sobre la apertura nasal posterior (coana, escotadura postpalatina o fosa nasofaríngea), formando dos espinas nasales posteriores, cerca del borde posterior del M2. En los adultos está extendido por detrás de este molar, como en *T. floridanus*, *A. angustidens* y *Ai. melanoleuca*, pero no al grado de Ursinae. Este margen y las paredes laterales, por donde continúa la coana, tienen forma de "U", con sus bordes paralelos, como en *T. floridanus*, *A. vetustum*, *A. tarijense*, *Ai. melanoleuca* y Ursinae. Estas paredes están formadas por los palatinos y los pterigoides. Como también se observó en algunos especímenes de comparación actuales, los pterigoides pueden inclinarse medialmente. Internamente, sobre el paladar, la coana continúa con el meato nasofaríngeo, que está separado por un septo que termina en la tercera parte anterior de los palatinos, como en *Ai. melanoleuca*. Esto no pudo ser comparado con Ursinae. Este septo está formado por el vómer (Fig. 8b).



**Figura 4.** Vista ventral del cráneo de *Tremarctos ornatus*. Las líneas rojas indican el crecimiento del cráneo de un joven a un adulto, a: Macho adulto senil (ND To1), b: Hembra joven (ND To4).

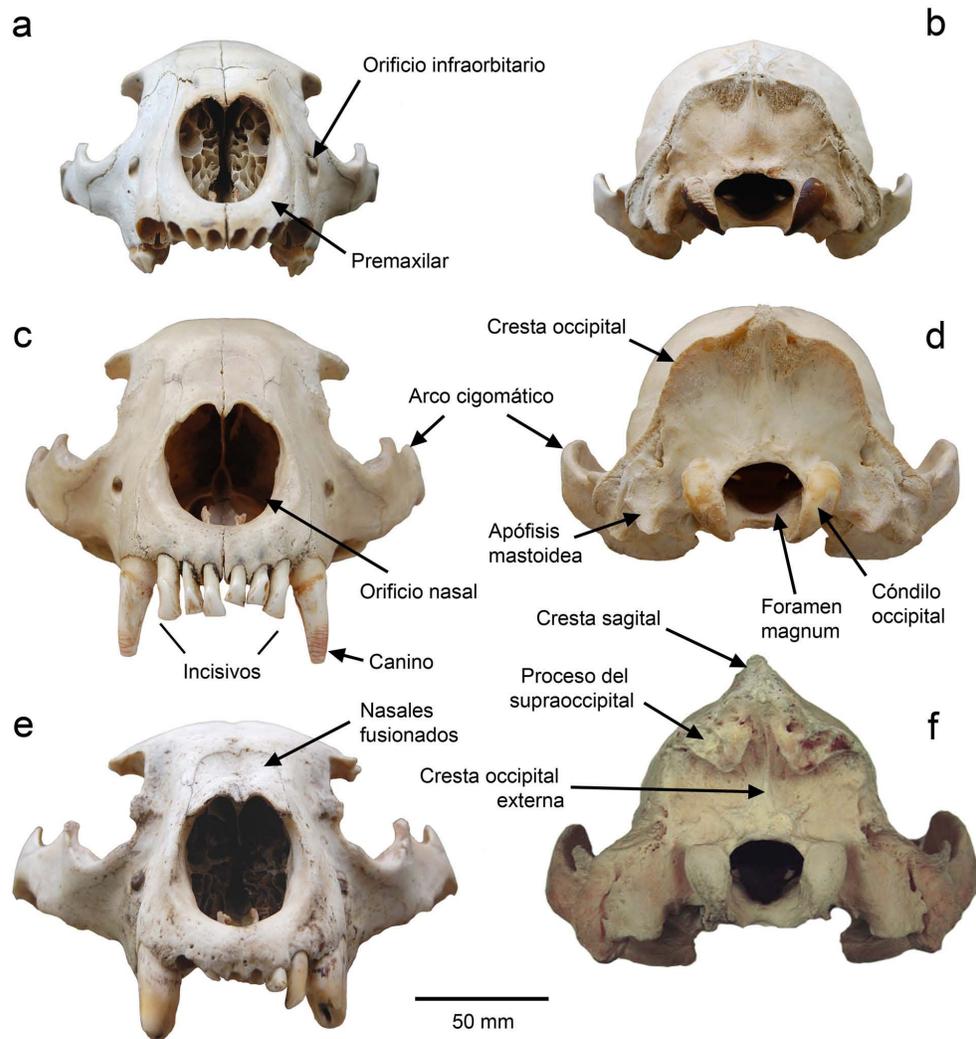
En el meato nasofaríngeo, el vómer se prolonga posteriormente hasta la entrada de la coana, en donde se junta con el presfenoides (Fig. 8b, recuadro superior), que tiene forma alargada y pasa por en medio de las prolongaciones mediales del palatino. A la altura del pterigoides, el presfenoides termina abruptamente, en una sutura recta, para continuarse posteriormente con el basisfenoides. Este va a prolongarse hasta el borde anterior de las bulas timpánicas, en donde se junta con el basioccipital, en una nueva sutura casi recta. Salvo esta última, todas las suturas son visibles tanto en jóvenes como adultos. Estos huesos forman la base de la caja craneana (Fig. 8b). Hacia los lados del basioccipital, anterior a los cóndilos occipitales, se encuentran los canales hipoglosos, y en el límite entre estos y las bulas timpánicas, a ambos lados también, las incisuras yugulares. El desarrollo del basicráneo es similar al de *T. floridanus*.

Las bulas timpánicas son planas, con superficie rugosa, apenas levantadas por encima del meato auditivo, como en *T. floridanus*, *A. latidens*, *Ai. melanoleuca* y *Ursinae*, aunque presentan una cresta en su borde posterior y medial, como lo observó Pocock (1928). En los jóvenes se aprecia que la superficie entre esta cresta y el basioccipital es ligeramente globosa. Las fosas glenoideas son transversalmente alargadas, con el proceso postglenoideo grande, proyectado de forma ventro-anterior, ampliando la superficie para que la porción medial del cóndilo mandibular rote, cuando la mandíbula se abre, y evitando que esta se disloque ante la apertura muy amplia, característica de los carnívoros (Janis 1995). Entre las bulas timpánicas y el proceso postglenoideo están los canales faciales. Las apófisis mastoideas son angostas en los jóvenes, y gruesas en los adultos. En las hembras adultas, mantienen la forma y tamaño que presentan en los machos adultos jóvenes. En esta vista se aprecia cómo se alarga el cráneo con el desarrollo ontogénico desde joven hasta adulto. Al comparar los paladares de un joven y un macho adulto, en relación con el resto del cráneo, se puede ver cómo estos mantienen casi el mismo tamaño, mientras el hocico crece ligeramente hacia su ápice y la región occipital se alarga posteriormente (Fig. 4, Tabla 3).

*Vista anterior* (Fig. 5a, 5c, 5e). El contorno del cráneo, siguiendo la proyección de los arcos cigomáticos y el techo craneano es ovoide en los jóvenes (Fig. 5a), haciéndose semicircular en los adultos (Fig. 5e). El desarrollo de los arcos cigomáticos que ocurre con la senescencia define el ensanchamiento de la cara del oso, ubicando también sus órbitas en posición más frontal. El orificio nasal es elíptico, con su diámetro menor dispuesto transversalmente. Se aprecian claramente los turbinales (Fig. 8b). El maxilar presenta un solo orificio infraorbitario, al igual que *T. floridanus*.

*Vista posterior* (Fig. 5b, 5d, 5f). En los jóvenes y adultos jóvenes el contorno de la región occipital es de forma trapezoidal, por sobre la cual se extiende el contorno de la caja craneana globosa (Fig. 5b, 5d). En los machos adultos, en la medida que crecen las crestas sagital y occipital —esta última sobre todo en su área central superior— este contorno se hace más triangular, aunque siempre manteniendo la zona más alta como un arco algo aplanado. Sin embargo, siempre es notoria la caja craneana a los lados de la cresta sagital (Fig. 5f). Las hembras adultas mantienen la forma de un macho adulto joven. La morfología básica del macho adulto es la descrita para las especies de *Arctotherium*. Como estos últimos, *T. ornatus* tiene el llano occipital amplio y de

superficie irregular, sin embargo, en individuos adultos se puede observar una ligera cresta occipital externa y en la parte superior los dos procesos del supraoccipital (Fig. 5f), también observados en *T. floridanus* (UF 7454). Laterales al llano occipital se observan los arcos cigomáticos, cuyo desarrollo se puede apreciar claramente tanto en los jóvenes como en los adultos. Lo mismo que las apófisis mastoideas.

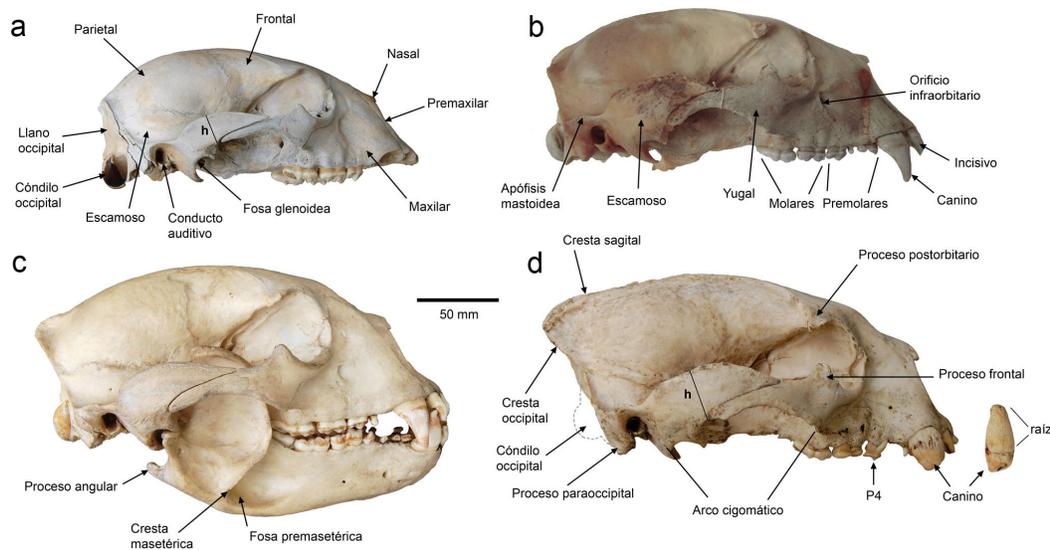


**Figura 5.** Vista anterior y posterior del cráneo de *Tremarctos ornatus*, a/b: Hembra joven (ND To4), c/d: Macho adulto joven (MUSM To1), e: Macho adulto senil (ND To1), f: Macho adulto (FMNH 41294).

*Vista lateral* (Fig. 6, 7b, 8a). El contorno del cráneo es dorsalmente convexo, semicircular, de forma más acentuada en los jóvenes y hembras adultas que en los machos adultos; en estos últimos, el cráneo se alarga posteriormente, debido al desarrollo de las crestas sagital y occipital (Fig. 6a, 6d, 4, 7b). El alargamiento del hocico es proporcional en machos y hembras (Tabla 3). Anteriormente se aprecia el hocico corto y alto, y posteriormente la cresta, el llano y los cóndilos occipitales. En los jóvenes esta región posterior es casi vertical en relación al plano basal. En las hembras adultas se nota una ligera expansión en la parte superior, producto del crecimiento de la cresta occipital (Fig. 6b). Y en los machos adultos, esta cresta ha crecido tanto que sobresale posteriormente de manera considerable respecto al llano occipital (Fig. 6d, 4, 7b). En los jóvenes, en el extremo anterior se aprecia el orificio nasal delineado por los premaxilares hacia su

borde posterior, y por los nasales sobre estos (Fig. 6a). En los adultos seniles la sutura se ha obliterado (Fig. 6d). La órbita está definida, en la parte superior, por un relieve del frontal y el proceso postorbital, y en la parte inferior, por el yugal y el proceso frontal del arco cigomático.

El arco cigomático mantiene la misma altura respecto al plano basal, anterior y posteriormente, algo similar en *Arctotherium*, *Ai. melanoleuca*, *H. malayanus* y el oso negro asiático *Ursus thibetanus*, y a diferencia del oso negro americano *U. americanus*, el oso pardo *U. arctos* y el oso polar *U. maritimus*, que tienen su extremo posterior orientado hacia abajo. El arco cigomático de *T. ornatus* tiene sus bordes superior e inferior curvos, el primero cóncavo en su tramo medio, pero convexo en la parte posterior, donde está formado por el escamoso, y el segundo convexo en todo su recorrido. Su altura máxima es mucho mayor en un macho adulto senil (Fig. 6d, h), que en un individuo joven (Fig. 6a, h). Los individuos a y d de la figura 6 muestran una diferencia proporcional de altura  $d/a = 1.7$ . El maxilar contiene los caninos, premolares y molares, y su borde inferior se prolonga en línea recta y horizontal posteriormente con los palatinos, pterigoides y región basioccipital. Los frontales, parietales, escamosos, orbitosfenoides y alisfenoides forman las paredes laterales de la caja craneana (Fig. 8a).

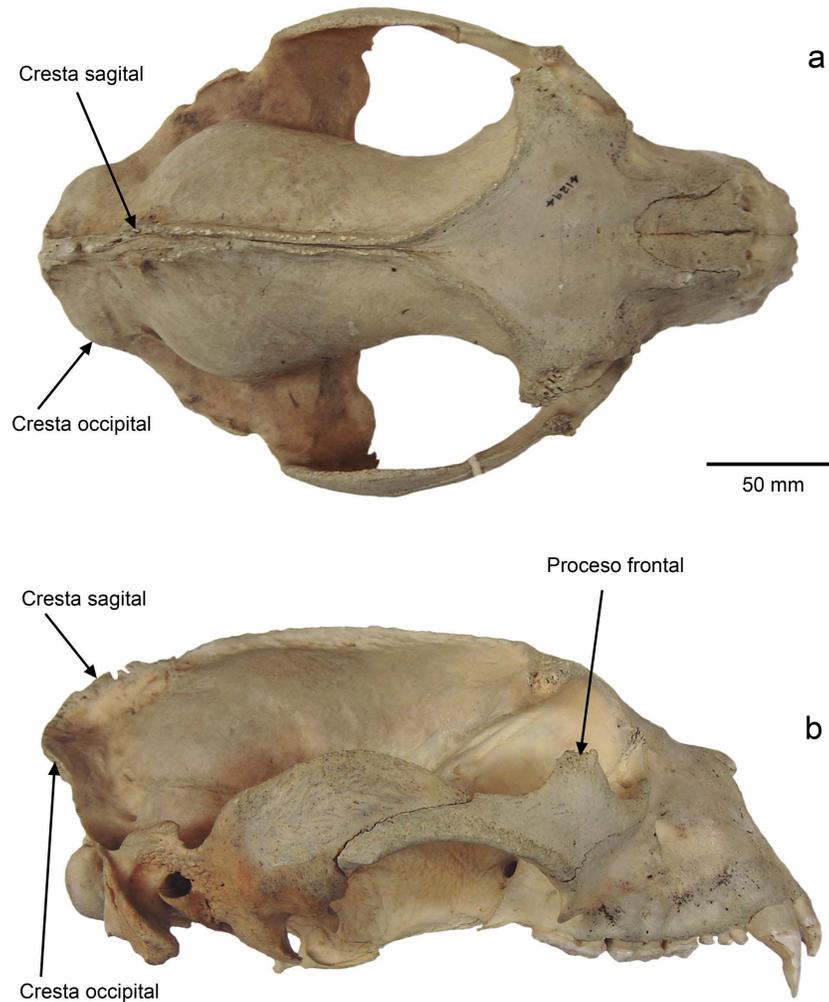


**Figura 6.** Vista lateral del cráneo de *Tremarctos ornatus*, a: Hembra joven (ND To4), b: Hembra adulta (FMNH 142010), c: Macho adulto joven con mandíbula (MUSM To1), d: Macho adulto senil (ND To1).

En los jóvenes y adultos jóvenes la bóveda es alta, pero en ningún caso llega a ser comparable con *A. angustidens*, *A. bonariense*, *A. tarijense*, *Ai. melanoleuca* ni *U. arctos* y *U. americanus*. Es más parecida con *A. vetustum*, *H. malayanus* y *U. thibetanus*, que a *U. maritimus*, que la tiene plana. En los adultos se aplanan ligeramente y se alargan posteriormente por el desarrollo de la cresta occipital. Los procesos paraoccipitales se hacen más largos y robustos conforme se desarrolla el individuo, siendo más grandes en los machos adultos. Se orientan ventralmente, a diferencia de lo que ocurre en *T. floridanus*, donde se desvían hacia atrás (Kurtén 1966).

*Vista parasagital* (Fig. 8b). Se aprecia el mismo contorno de la vista lateral. En la región posterior y media se aprecian las fosas cerebelar y cerebral, dentro de la caja craneana. En la zona superior se ve el techo craneano formado por el parietal y el frontal, este

último de mayor espesor. En la zona inferior, se ve la base de la caja craneana, formada postero–anteriormente por los huesos basioccipital, basisfenoides, presfenoides y vómer.



**Figura 7.** Vista del cráneo de *Tremarctos ornatus* macho adulto (FMNH 41294), a: Vista dorsal, b: Vista lateral.

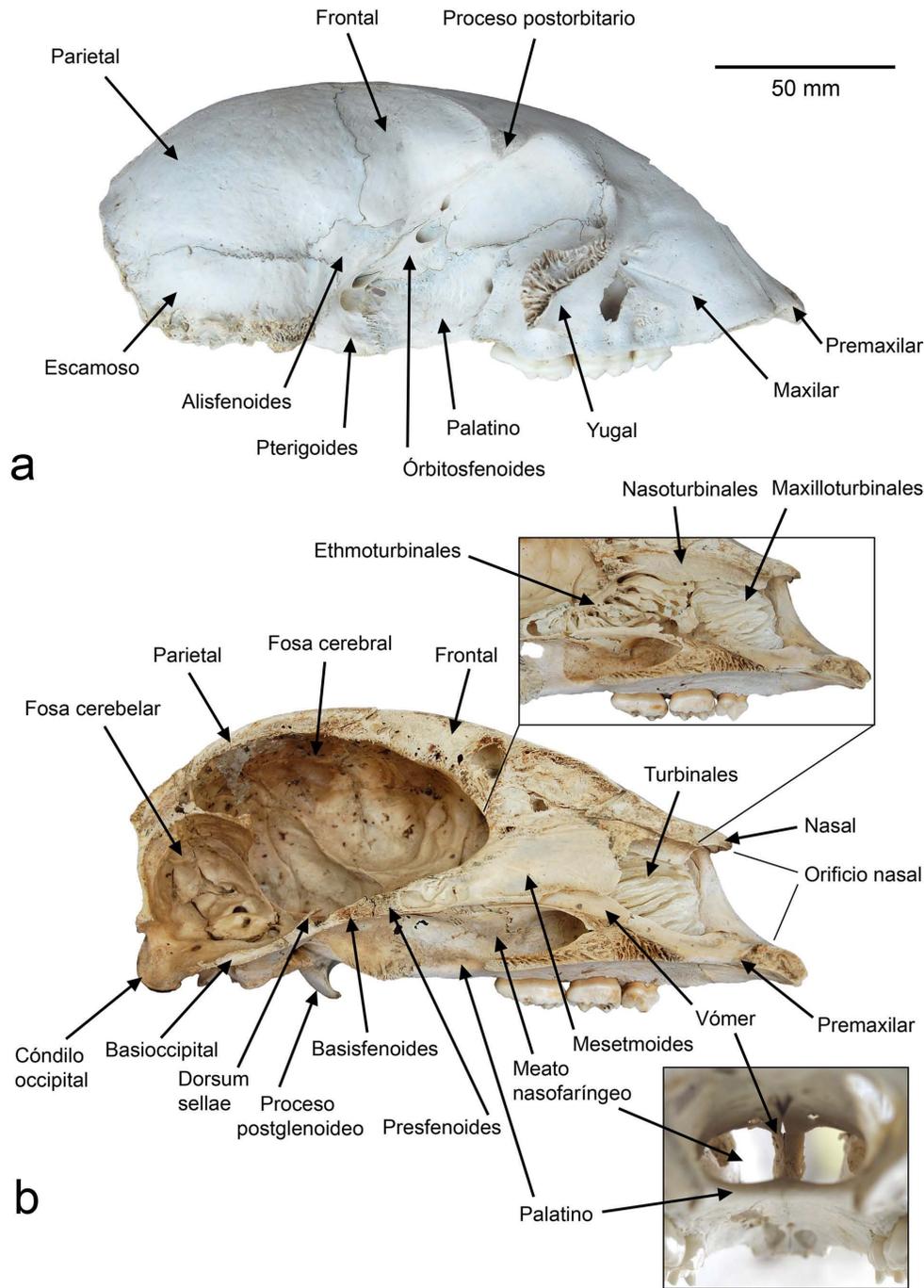
El mesetmoides (*sensu* Romer y Parsons 1981), un hueso alargado, a manera de lámina, separa el orificio nasal en dos fosas, izquierda y derecha. En el recuadro inferior de la figura 8b se puede apreciar que esta separación se da en la base por el vómer. Además, se ve el meato nasofaríngeo, que conecta la coana con la fosa nasal. En el recuadro superior, se ha removido el mesetmoides para que se aprecien los tres tipos de turbinales: los nasales, los maxilares y los etmoidales (*sensu* Davis 1964).

### La Mandíbula (Fig. 9).

La mandíbula está formada por dos hemimandíbulas, que se unen en la sínfisis. Siguiendo a Soibelzon (2002), para su descripción anatómica, la mandíbula se divide en dos partes: el cuerpo y las ramas. El cuerpo corresponde a la región anterior, que contiene los incisivos y el mentón, por el medio del cual pasa la sínfisis. Las ramas se desarrollan a partir del cuerpo. De estas, se pueden definir dos porciones, la horizontal

(desde el alveolo del canino hasta el m3) y la vertical (el proceso coronoideo). El borde ventral posterior está definido por el proceso angular.

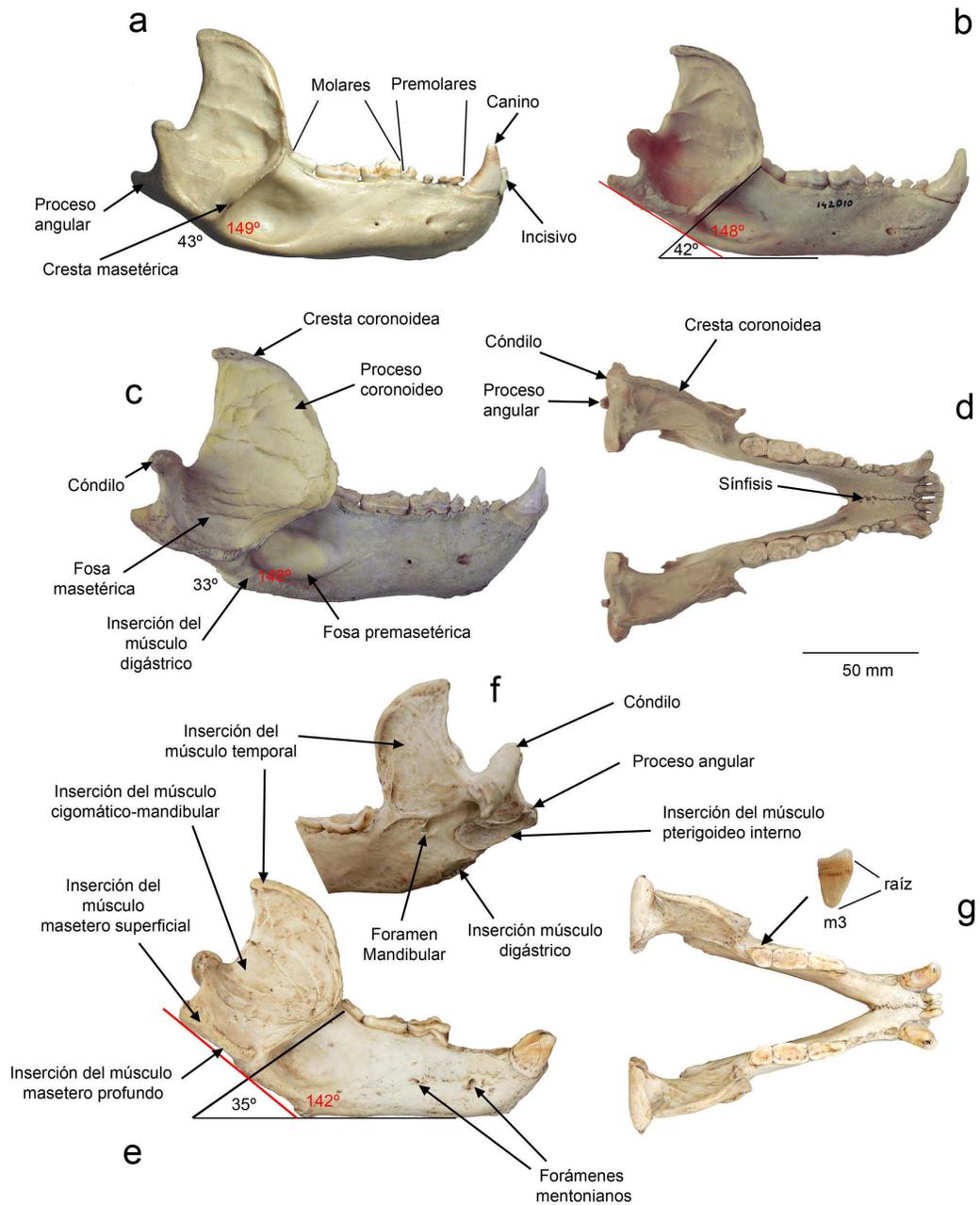
En vista lateral se observa que la rama horizontal es maciza y alta, manteniendo la altura entre sus bordes superior e inferior de forma constante, a lo largo de la misma. En su extremo anterior, el borde superior se prolonga externamente respecto del inferior, haciendo un ángulo agudo con este, y formando el cuerpo.



**Figura 8.** Vista del cráneo de *Tremarctos ornatus*, a: Hembra adulta joven (ND To2), vista lateral, cráneo con arco cigomático removido, b: Hembra joven (ND To4), vista parasagital. Detalle superior, mesetmoides removido. Detalle inferior, vista del meato nasofaríngeo, desde la coana.

En su zona posterior, la rama horizontal presenta la fosa masetérica, de superficie rugosa para la inserción muscular, que termina anteriormente de forma brusca con la cresta

masetérica. Esta cresta está inclinada en un ángulo agudo, cuyos valores se midieron en 33° (Fig. 9c), 35° (Fig. 9e) y 43° (Fig. 9a) en los machos, y 42° (Fig. 9b) en la hembra, y separa la región masetérica de la fosa premasetérica. Esta fosa se extiende debajo del m3, es de superficie lisa y representa una extensión de la cavidad bucal, sostenida por el músculo buccinatorio (Davis 1955).



**Figura 9.** Vista de la mandíbula de *Tremarctos ornatus*, a: Macho adulto joven (MUSM To1), vista lateral externa, b: Hembra adulta (FMNH 142010), vista lateral externa, c: Macho adulto (FMNH 41294), vista lateral externa, d: Macho adulto (FMNH 41294), vista oclusal, e: Macho adulto senil (ND To1), vista lateral externa, f: Macho adulto senil (ND To1), vista lateral interna, g: Macho adulto senil (ND To1), vista oclusal.

En la rama vertical, el proceso coronoideo puede variar en cuanto al ancho de su base, altura y curvatura de sus bordes (Fig. 9a, 9b, 9c, 9e; ver Fig. 3 de Stucchi *et al.* 2009). Presenta la superficie rugosa en ambas caras (mesial y lingual) y en su borde superior se desarrolla la cresta coronoidea.

El cóndilo es una estructura cilíndrica alargada cuya dimensión mayor se desarrolla transversalmente. Su superficie es lisa. Presenta una ubicación perpendicular respecto

al eje sagital y una posición más alta que la línea de dientes, como ha sido sugerido para los animales herbívoros (Elbroch 2006) y, en este caso, para los osos de hábitos mayormente herbívoros (Figueirido *et al.* 2009).

El borde inferior del proceso angular forma un ángulo obtuso, cuyos valores se midieron en 142° (Fig. 9e), 148° (Fig. 9c) y 149° (Fig. 9a) en los machos, y 148° (Fig. 9b) en la hembra, con la proyección del borde inferior del dentario. Aparentemente, estos ángulos no guardan relación con la edad del individuo. Este proceso es corto, en comparación con Ursinae, aunque ligeramente mayor que en *Ai. melanoleuca*.

En vista oclusal, se aprecia que la sínfisis es larga, pudiendo llegar hasta el carnasial o carnívoros (p4) (Fig. 9d). Esta no se oblitera en los adultos.

## Discusión

El oso andino es un úrsido omnívoro, mayormente herbívoro. Esto lo demuestra el detalle de las especies que forman parte de su dieta, ya que de las 339 identificadas, 305 correspondieron a plantas (Figueroa 2013a).

Estudios filogenéticos señalan a Ailuropodinae (*Ai. melanoleuca*) como grupo hermano de todas las demás especies de osos, dentro de los cuales, a su vez, Tremarctinae (*T. ornatus*) sería el grupo hermano del resto de osos, clasificados como Ursinae (Krause *et al.* 2008). Sin embargo, algunos autores plantearon juntar a los osos panda y andino como un grupo aparte, basándose en caracteres cráneo–mandibulares, así como moleculares y de comportamiento (Sacco y Van Valkenburgh 2004). Pero, estos últimos autores precisaron que las similitudes entre ambas especies podrían ser solo una convergencia debido a sus hábitos alimenticios altamente herbívoros. Posteriormente, Figueirido *et al.* (2009) en acuerdo con esto, recalcaron que la morfología cráneo–mandibular de los osos está más relacionada con sus adaptaciones tróficas que con sus afinidades filogenéticas.

Desde el establecimiento de la subfamilia Tremarctinae, por Merriam y Stock (1925), esta ha sido ampliamente sustentada por caracteres morfológicos (Thenius 1976; Perea y Ubilla 1985, 1998; Trajano y Ferrarezzi 1994; Soibelzon 2002), siendo los finalmente aceptados como sinapomorfías: el rostro corto, m1 con trigónido cortante más que machacante y sin cúspides accesorias, y húmero con perforación entepicondilar en la epífisis distal (Soibelzon 2002). Por su parte, algunos de estos estudios ya plantearon la divergencia de Tremarctinae y Ursinae al menos desde el Mioceno (Thenius 1976), lo cual fue ratificado en base a estudios moleculares; Krause *et al.* (2008) plantearon que Tremarctinae se separó del linaje del grupo principal de Ursinae hace 15.6–12.4 millones de años (Ma). Varias otras especies de Tremarctinae existieron desde el Mioceno: *Plionarctos edensis* y *P. harroldorum*, los más antiguos del grupo, registrados desde el Mioceno tardío al Plioceno temprano, *Arctodus simus* y *Ar. pristinus*, del Plioceno tardío y Pleistoceno, ambos géneros de América del Norte; y el linaje de *Arctotherium*: *A. angustidens*, *A. vetustum*, *A. bonariense*, *A. wingei* y *A. tarijense*, que habitaron América del Sur entre el Pleistoceno inferior y medio hasta el Holoceno inferior (Soibelzon *et al.* 2005). *Tremarctos* se conoce a nivel paleontológico solo en América del Norte, siendo *T. floridanus* la especie más cercana al oso andino actual, que data del Plioceno tardío al Pleistoceno (Soibelzon *et al.* 2005). Por último, *T. ornatus* se conoce solo a nivel actual, en América del Sur y Panamá, siendo sus restos más antiguos fechados en 10,060–7,585 años AP, de Azuay, Ecuador (Lynch y Pollock 1981) y 6,790 años AP, de Amazonas, Perú

(Stucchi *et al.* 2009); aunque estudios moleculares han planteado que las poblaciones de Venezuela, Colombia y Ecuador divergieron hace alrededor de 24,195 años (Ruíz García 2003), lo que implicaría una entrada anterior a este continente.

*T. ornatus* presenta una morfología basal, que lo relacionaría con *Plionarctos* y no con *Arctodus* ni *Arctotherium* (Perea y Ubilla 1998; Soibelzon 2002). Según Krause *et al.* (2008) es posible que la separación de *Tremarctos* del grupo *Arctodus* haya ocurrido entre hace 7 y 5.3 Ma, y que esta se haya debido a la adaptación del primero a ambientes cerrados y del segundo a ambientes abiertos. En la actualidad, *T. ornatus* es un oso que se distribuye entre los 200 y 4,750 msnm, desde el bosque húmedo tropical hasta la puna y el páramo (Peyton 1980; Figueroa 2012), sin embargo, prefiere el bosque montano, entre 1,900 y 2,350 msnm, debido al refugio que este le proporciona, y a la abundancia y diversidad de alimento que le provee (Peyton 1980; Figueroa 2013b).

Todas estas áreas corresponden a ambientes cerrados, a excepción de los pajonales de puna y páramo, donde se encuentra solo de paso, para alimentarse básicamente de Ericaceae y Bromeliaceae (*Puya* spp.), sin embargo, las áreas abiertas que usa, siempre se encuentran cercanas a parches de bosque montano alto mixtos o de queñuales *Polylepis* spp. (Figueroa 2013b).

*Morfología según edad y sexo.* El análisis de la morfología cráneo-mandibular de *T. ornatus* permite sacar algunas conclusiones respecto a sus características. A nivel ontogénico, se puede citar los siguientes cambios morfológicos, relacionadas con la senescencia: 1) obliteración de las suturas; 2) desarrollo de las crestas; 3) ensanchamiento de los arcos cigomáticos y frontalización de las órbitas; 4) alargamiento del cráneo en las áreas anterior (hocico a nivel de caninos en incisivos) y posterior (región occipital); y 5) desgaste de los dientes.

Para todos los casos, es decir, sin considerar diferencias de sexo y edad, se encontró que la medida LP4M2 es la más estable, siendo la diferencia máxima entre el individuo más grande y el más pequeño, solo de 5.7 mm (Tabla 4). Al compararse esta relación con el oso polar, se ve que en este último, existe también gran estabilidad en esta medida pero solo a nivel etario dentro del mismo sexo, ya que machos y hembras presentan una marcada diferencia (Manning 1971).

En las medidas realizadas, el individuo más grande fue el macho adulto FMNH 41294 (Fig.7). El cráneo de este espécimen, procedente de Lambayeque, tiene dimensiones similares al que Thomas (1902) estudiara y propusiera como nueva subespecie *T. o. majori*, procedente de Ecuador, debido a su gran tamaño, y que el autor calificó como un macho adulto viejo. Dimensiones similares se encontraron al comparar las mandíbulas de *T. ornatus* FMNH 41294 y AMNH 67732, este último publicado por Stock (1950). El resto de medidas coincide en el rango de tamaños con las nuestras. Las medidas de la especie publicadas por Kurtén (1966) entran básicamente en el rango de las obtenidas en este trabajo, salvo un individuo que tiene 174 mm de ancho de los arcos cigomáticos (AC), 4 mm mayor que el espécimen más grande medido por nosotros (FMNH 41294) y otro cuya medida MSH es 2.5 mm menor que la de ND To3 (Tabla 3). El cráneo de una osa colectada en Machu Picchu en 1915 (USNM 194309) también presentó medidas dentro del rango de las aquí expuestas (Thomas 1920).

A nivel sexual, se aprecia que las hembras adultas desarrollan estructuras y proporciones similares a los machos adultos jóvenes. En general, los machos tienen valores más altos que las hembras en las proporciones craneales que incluyen las medidas AC, APP, MSH, CL, LCB y APIM2, lo que muestra un claro mayor desarrollo del tamaño del cráneo, en el ancho, alto y largo, así como en el ancho del hocico. Entre estos, los índices AC/LP4M2, APP/LP4M2 y CL/LP4M2 muestran valores que no se superponen, lo que permitiría usarlos para diferenciar un macho de una hembra adultos. Valores mayores a 3.0, 1.6 y 2.6, respectivamente, podrían sugerir que se trata del cráneo de un espécimen macho (Tabla 3). Dos índices, LCBX y FL, muestran valores muy parejos entre ambos sexos, lo que se puede interpretar como que el desarrollo de la caja craneana (encéfalo) y el largo del hocico es similar en ambos casos. En el caso del primero, la hembra joven ND To4 mostró un valor mayor que el resto de hembras e incluso que varios machos adultos. En la mandíbula, es muy claro que no existe diferencias en las proporciones del largo de la misma con respecto al alto, en el proceso coronoides y el m2, sin importar diferencia de edad o sexo (Tabla 3).

Medidas	Total			Machos			Hembras		
	máxima	mínima	diferencia	máxima	mínima	diferencia	máxima	mínima	diferencia
AC	170	107.8	62.2	170	148.2	21.8	136.6	107.8	28.8
APP	102.4	53.9	48.5	102.4	72.4	30	80.5	53.9	26.6
MSH	91.3	63.7	27.6	91.3	66.9	24.4	77.5	63.7	13.8
FL	120.2	92	28.3	120.2	107.3	12.9	112.7	92	20.8
CL	170	106.4	63.6	170.0	136.3	33.8	130.9	106.4	24.5
LCBX	59.3	46.9	12.4	59.3	54.5	4.8	55.4	46.9	8.5
LCB	250	177	72.5	250	213	36.5	216	177	39.1
APIM1	41.4	27.9	13.5	41.4	36.4	5.0	35.5	27.9	7.6
LP4M2	53.5	47.9	5.7	53.5	49.3	4.2	51.6	47.9	3.8

**Tabla 4.** Medidas máximas, mínimas y su diferencia en el cráneo de *Tremarctos ornatus*. Para las abreviaturas de las medidas ver Metodología.

Kurtén (1966) mencionó que el agrandamiento del cráneo de *T. floridanus*, en comparación con *T. ornatus*, afecta las partes superiores y posteriores del mismo, mientras que la región palatal permanece relativamente pequeña. Esto se verificó en *T. ornatus* a nivel intra-específico. Sin embargo, en relación con la especie fósil, es interesante señalar que las proporciones que mantienen las medidas del cráneo de UF 7454, un individuo asignado como hembra, corresponden más a un macho de *T. ornatus* (Tabla 3).

*Morfología según hábitos alimenticios.* Como se indicó al inicio de la discusión, los estudios de la morfología cráneo-mandibular de los osos muestran una mayor relación entre esta y su dieta, diferenciándose claramente entre las especies herbívoras, omnívoras, carnívoras, y en este último caso, entre las comedoras de carne e insectos (Sacco y Van Valkenburgh 2004; Figueirido *et al.* 2009). Estos estudios han servido también para sugerir la dieta de las especies extintas (Figueirido y Soibelzon 2009). Dentro de la morfología cráneo-mandibular que caracteriza una determinada especialización, Figueirido *et al.* (2009) encontraron varias características para definir a los osos con hábitos mayormente herbívoros. En base a las mismas, se discute a continuación las características cráneo-mandibulares encontradas relacionadas al oso andino, considerando también el factor etario:

- 1) *Cráneo corto, con una bóveda alta.* El oso andino presenta el rostro más corto entre todos los osos (Christiansen 2007). Pero a nivel intraespecífico, en su desarrollo ontogénico, presenta un alargamiento, siendo los adultos los que tienen el hocico más pronunciado. El alargamiento es ligero, no produce diastema, y no alcanza los niveles vistos en *U. maritimus*, el oso de mayores hábitos carnívoros. La bóveda puede ser alta, pero nunca alcanza el grado de otros Tremarctinae fósiles, *Ai. melanoleuca* ni *U. americanus*.
- 2) *Arcos cigomáticos rectos y bien desarrollados.* La forma recta guarda relación con la ubicación del cóndilo en la mandíbula. *Arctotherium*, *Arctodus*, *Ai. melanoleuca*, *H. malayanus* y *U. thibetanus* también presentan esta disposición. No así *U. americanus*, *U. arctos* y *U. maritimus*, en cuyos arcos cigomáticos la parte posterior es más baja, ya que tiene que articular con un cóndilo mandibular bajo. En *T. ornatus* los arcos cigomáticos aumentan considerablemente su altura con el desarrollo. Un individuo adulto tuvo 1.7 veces mayor altura que uno joven, ambos teniendo casi la misma longitud en sus paladares (Fig. 4, 6a, 6d). Estas características están relacionadas con un mayor tamaño y superficie de inserción del músculo temporal superficial (Davis 1955). Asimismo, el desarrollo de los arcos también se puede apreciar en su ensanchamiento respecto al eje sagital (Fig. 5), haciendo el rostro del oso más ancho con la senescencia.
- 3) *Áreas grandes en las hemimandíbulas para la inserción de los músculos temporal y masetero, respecto al brazo de palanca (moment arm), y un cóndilo alto y posterior, ubicado por encima del nivel de los dientes.* Estos músculos están primariamente asociados con el cierre de la mandíbula. El primero imprime fuerza a la mordida en la zona anterior del hocico, es decir a nivel de los caninos; mientras que el segundo provee fuerza en la zona de los premolares y molares. En ese sentido, si el cóndilo está en posición baja en la rama vertical (como en los carnívoros), el brazo de palanca del temporal será grande, y el del masetero, pequeño. Si por el contrario, el cóndilo mandibular está situado más alto (como en los herbívoros), el brazo de palanca del temporal será corto, y el del masetero (y del músculo pterigoideo), grande. Lo que permite a cada grupo desarrollar su propia estrategia alimenticia.

En el oso andino, la mandíbula presenta una rama vertical larga y el cóndilo situado casi al medio, por encima de la línea dental, por lo que ambas distancias de flexión (brazos de palanca) son relativamente grandes (Fig. 9). Siendo filogenéticamente un carnívoro, esta especie ha experimentado cambios morfológicos que le permiten alimentarse de una dieta omnívora, con preferencia en las plantas (Figueirido *et al.* 2009); según Christiansen (2007) estas son, un brazo de palanca largo para los maseteros y temporales (el segundo más largo de Ursidae), respecto al largo del cráneo, y para el carnasial (P4) respecto del cóndilo mandibular, y dientes moderadamente grandes y adaptados a la molienda (molarizados). Además, en *T. ornatus* los músculos temporal y cigomático-mandibular son relativamente más grandes y el masetero superficial más pequeño que en *Ursus*, así como en comparación con otros carnívoros; según este autor, esta es la única diferencia que se aprecia a nivel muscular de los osos con los felinos y cánidos comedores de carne (Davis 1955), y en el caso del oso andino, estaría relacionado con su dieta

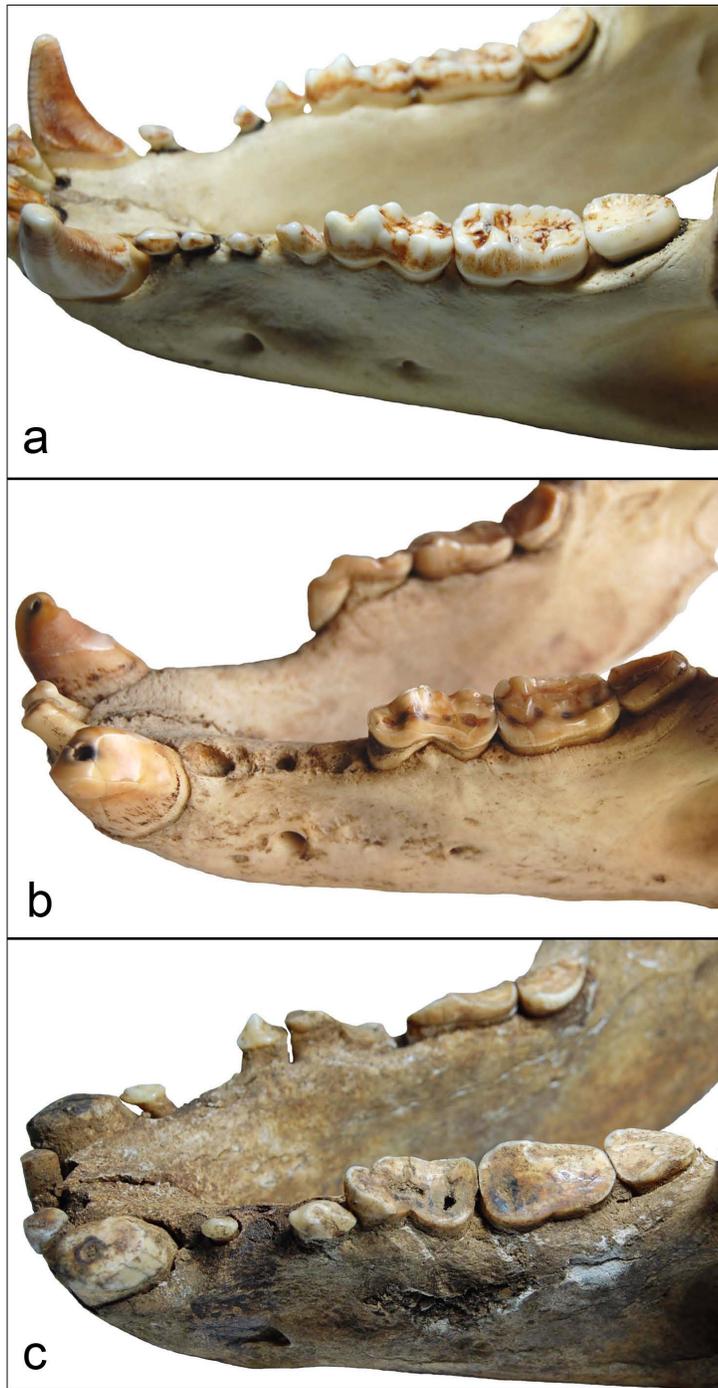
omnívora, más que con sus hábitos mayormente herbívoros, como planteó este autor.

- 4) *Tamaño de los caninos y desgaste dental.* Si bien los caninos de *T. ornatus* son los más bajos (cortos) de Ursidae, después de *Ai. melanoleuca*, en realidad son los más altos (largos) en relación con el largo del cráneo, en comparación con todas las demás especies, salvo *H. malayanus* (Christiansen 2008). Este tamaño proporcionalmente alto, a pesar de tener una dieta mayormente herbívora, podría tener relación con el desgarrar de cortezas de árboles, como de *Eriotheca ruizii*, *Podocarpus oleifolius*, *Weinmannia* spp. y las bases foliares de Bromeliaceae de las cuales se alimenta (Figueroa 2013a), la búsqueda de insectos, sugerido para *H. malayanus* (Christiansen 2008) o líber, sugerido para *U. arctos* (Caussimont y Hartasánchez 1996), y que también han sido descritas para esta especie (Figueroa y Stucchi 2009). Asimismo, sus incisivos con bordes distales planos y cortantes (Fig. 5c) le permite cortar plantas eficientemente, como sucede con mamíferos herbívoros, como la sachavaca *Tapirus terrestris* (obs. pers.).

Por otro lado, el desgaste de los caninos puede estar condicionado a la senescencia. Individuos adultos o viejos presentan caninos rotos o gastados, como se aprecia de igual forma en los felinos (Elbroch 2006). Esto se presenta en general en todos los dientes (Fig. 10, 11). Sin embargo, la ruptura o desgaste de estos también podría tener relación con la dieta, ya que se pueden ver dientes fracturados o totalmente desgastados en animales que habrían masticado huesos u otros objetos duros (Soibelzon 2002; Figueirido y Soibelzon 2009). El espécimen ND To1 presentó los dientes muy gastados (Fig. 3d, 4a, 6d, 9e, 9g, 10b, 11b). Este se trató de un oso macho adulto senil, que fue cazado en Mishkiuno (Cusco) luego de ser observado atacando a un vacuno (F. Suta com. pers. 2008). Si bien en la mayoría de los casos no se puede diferenciar si el oso se alimentó de restos de ganado y animales silvestres, luego de un evento predatorio o por carroñeo (Paisley 2001), lo que es evidente en ambos casos, es que mastica los huesos de estos animales para obtener su carne. Por otro lado, ND To1 mostró dientes con caries (Fig. 3d), lo que podría indicar que también comía miel, frutos u otros alimentos ricos en carbohidratos, como se ha sugerido para *Arctotherium* (Soibelzon 2002). Esto se relacionaría a la alta frecuencia en el consumo de frutos (59.1% de la dieta vegetal) por la especie, dentro de los que destacan las familias Arecaceae, Ericaceae, Lauraceae, Rosaceae, Myrtaceae, Moraceae, Sapotaceae y Melastomataceae (Figueroa 2013a). Sin embargo, habría que tomar en cuenta que la ruptura y desgaste previo de los dientes podría favorecer la aparición de las caries, así como que, por lo contrario, los dientes cariados podrían romperse más fácilmente. Es posible que en el caso del desgaste o ruptura de los dientes del oso andino se combinen ambos factores, el etario y la dieta. En todos los casos, las raíces de los dientes están bien desarrolladas (Fig. 6d, 9g) como ha sido sugerido para los osos de hábitos herbívoros (Figueirido *et al.* 2009).

- 5) *Tamaño y ubicación de las órbitas.* Las órbitas son grandes en relación al cráneo, y el ensanchamiento del arco cigomático con la senescencia, amplía el rostro y las frontaliza. Órbitas grandes guardan relación con una mejor visión nocturna (Elbroch 2006). Si bien el oso andino muestra una mayor actividad diurna, también

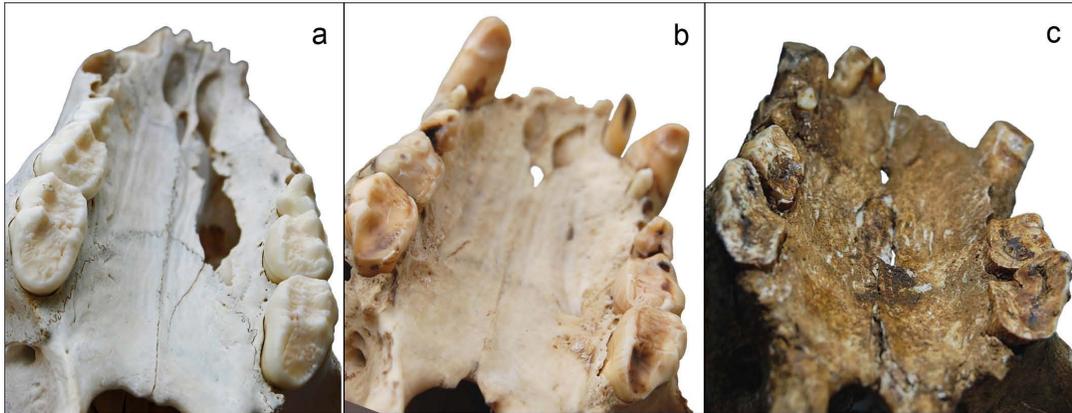
se ha observado activo en las noches y madrugadas (Castellanos 2010). Su dieta principal no depende de las horas de luz, por lo que puede estar activo todo el día.



**Figura 10.** Vista oclusal-lateral de la mandíbula de *Tremarctos ornatus*, a: Macho adulto joven (MUSM To1), b: Macho adulto senil (ND To1), c: Macho adulto senil (MUSM 1441).

Por otro lado, la menor inclinación de la órbita respecto al plano sagital del macho adulto senil ( $48^\circ$ ), frontaliza los ojos y le ofrece una visión binocular con mayor profundidad de campo, lo que le permite establecer distancias adecuadamente, que el oso utiliza para trepar árboles con habilidad, además de cazar presas de gran agilidad, como conejos *Sylvilagus brasiliensis* (Castellanos 2011). La posición

lateralizada de las órbitas de los jóvenes ( $38^\circ$ ) y crías, sin desmedro de su capacidad de visión binocular, le proporcionaría una mayor visión lateral, permitiéndole una mejor detección de un posible predador u otro peligro.



**Figura 11.** Vista del paladar de *Tremarctos ornatus*, a: Hembra adulta joven (ND To2), b: Macho adulto senil (ND To1), c: Macho adulto senil (MUSM 1441).

## Agradecimientos

Queremos agradecer a B. Patterson y W. Stanley, por permitirnos la revisión de la colección osteológica de úrsidos del Field Museum; a P. Velazco, por su apoyo durante la estadía en el Field Museum y el envío de bibliografía; a M. Urbina y R. Salas, por el préstamo del cráneo MUSM To1; a las personas que nos prestaron los cráneos de los osos ND To1, To2, To3 y To4; a F. Suta, por la información brindada del oso cazado en Mishkiuno; a B. Schubert, por el envío de fotos y medidas de *T. floridanus*, y a B. MacFadden y R. Hulbert por su ayuda para contactarlo; a L. Soibelzon por el envío de bibliografía y sus sugerencias; a S. T. Alvarez-Castañeda, editor de *Therya*, y a los señores revisores anónimos, por sus comentarios y sugerencias.

## Literatura citada

- AMEGHINO, F. 1902. Notas sobre algunos mamíferos fósiles nuevos o pocos conocidos del Valle de Tarija. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3:225–261.
- BLAINVILLE, H. M. D. DE. 1839–1864. *Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des mammifères récents et fossiles*. Tome Deuxième: Des Carnassiers. Paris, Francia.
- CASTELLANOS, A. 2010. Guía para la rehabilitación, liberación y seguimiento de osos andinos. Andean Bear Foundation. Quito, Ecuador.
- CASTELLANOS, A. 2011. Do Andean bears attack Mountain tapirs? *International Bear News* 20:41–42.
- CAUSSIMONT, G., y R. HARTASÁNCHEZ. 1996. Monografía sobre el oso pardo: el oso y los árboles. *Quercus* 119:23–46.
- CHRISTIANSEN, P. 2007. Evolutionary implications of bite mechanics and feeding ecology in bears. *Journal of Zoology* 272:423–443.
- CHRISTIANSEN, P. 2008. Feeding ecology and morphology of the upper canines in bears (Carnivora: Ursidae). *Journal of Morphology* 269:896–908.

- CUVIER, F. G.** 1825. Ours des cordilières du Chili. Pp. 50–53 en *Histoire Naturelle des Mammifères* (Geoffroy Saint–Hilaire, E., y F. G. Cuvier, eds.). Muséum d'Histoire Naturelle. Paris, Francia.
- DAVIS, D. D.** 1955. Masticatory apparatus in the Spectacled bear *Tremarctos ornatus*. *Fieldiana, Zoology* 37:25–46.
- DAVIS, D. D.** 1964. The giant panda: a morphological study of evolutionary mechanisms. *Fieldiana, Zoology Memoirs* 3:1–339.
- DEL MORAL, J. F., Y A. E. BRACHO.** 2009. Indicios indirectos de la presencia del oso andino (*Tremarctos ornatus* Cuvier, 1825) en el noroeste de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 11:69–76.
- DEL MORAL SACHETTI, J. F., R. ZENTENO CÁRDENAS, Y F. I. LAMEDA CAMACARO.** 2009. Análisis biostático de las tensiones actuantes en el dentario del oso andino (*Tremarctos ornatus*) durante la mordedura. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 25:551–567.
- ELBROCH, M.** 2006. *Animal skulls. A guide to North American species.* Stackpole Books. Mechanicsburg, EE.UU.
- FIGUEIRIDO, B., Y L. H. SOIBELZON.** 2009. Inferring palaeoecology in extinct Tremarctine bears (Carnivora, Ursidae) using geometric morphometrics. *Lethaia* 43:209–222.
- FIGUEIRIDO, B., P. PALMQVIST, Y J. A. PÉREZ–CLAROS.** 2009. Ecomorphological correlates of craniodental variation in bears and paleobiological implications for extinct taxa: an approach based on geometric morphometrics. *Journal of Zoology* 277:70–80.
- FIGUEROA, J.** 2012. Presencia del oso andino *Tremarctos ornatus* (Carnivora: Ursidae) en el bosque tropical amazónico del Perú. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 28:594–606.
- FIGUEROA, J.** 2013a. Revisión de la dieta del oso andino *Tremarctos ornatus* (Carnivora: Ursidae) en América del Sur y nuevos registros para el Perú. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 15:1–27.
- FIGUEROA, J.** 2013b. Composición de la dieta del oso andino *Tremarctos ornatus* (Carnivora: Ursidae) en nueve áreas naturales protegidas del Perú. *Therya* 4:327–359.
- FIGUEROA, J., Y M. STUCCHI.** 2009. El oso andino. Alcances sobre su historia natural. Asociación para la Investigación y Conservación de la Biodiversidad. Lima, Perú.
- GERVAIS, M. P.** 1855. *Histoire Naturelle des Mammifères. Ordre des Carnivores* 2:20–21.
- GIDLEY, J. W.** 1928. A new species of bear from Pleistocene of Florida. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 18:430–433.
- GRAY, J. E.** 1873. On the skull of the Spectacled bear of Peru and of the *Helarctos* from Malacca and Java. *Annals & Magazine of Natural History* 4:182–183.
- JANIS, C.** 1995. Correlations between craniodental morphology and feeding behavior in ungulates: reciprocal illumination between living and fossil taxa. Pp. 76–98 en *Functional morphology in vertebrate paleontology* (Thomason, J., ed.). Cambridge University Press. Cambridge, EE.UU.
- 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”* 34:1–16.
- KRAUSE, J., T. UNGER, A. NOÇON, A. S. MALASPINAS, S. O. KOLOKOTRONIS, M. STILLER, L. SOIBELZON, H. SPRIGGS, P. H. DEAR, A. W. BRIGGS, S. C. E. BRAY, S. J. O'BRIEN,**

- G. RABEDER, P. MATHEUS, A. COOPER, M. SLATKIN, S. PÄÄBO, Y M. HOFREITER.** 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. Genus *Tremarctos*, Spectacled bears. *Acta Zoologica Fennica* 115:1–120.
- LYNCH, T., Y S. POLLOCK.** 1981. La arqueología de la Cueva Negra de Chobshi. *Miscelánea Antropológica Ecuatoriana* 1:92–119.
- MANNING, T. H.** 1971. Geographical variation in the polar bear *Ursus maritimus*. Canadian Wildlife Service, Technical Report Series 13:1–37.
- MERRIAM, J. C., Y C. STOCK.** 1925. Relationships and structure of the short-faced bear, *Arctotherium*, from the Pleistocene of California. Carnegie Institution of Washington Publication 347:135.
- PAISLEY, S.** 2001. Andean bears and people in Apolobamba, Bolivia: Culture, conflicts and conservation. Tesis de Doctorado, Durrell Institute of Conservation and Ecology. University of Kent. Canterbury, Reino Unido.
- PEREA, D., Y M. UBILLA.** 1985. Caracterización de dos patrones morfológicos en Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) extinguidos de Sudamérica. *Actas de las Jornadas de Zoología del Uruguay*:25–27.
- PEREA, D., Y M. UBILLA.** 1998. South American fossil bears (Ursidae, Tremarctinae). VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Bahía Blanca. Pp. 70.
- PEYTON, B.** 1980. Ecology, distribution and food habits of Spectacled bear, *Tremarctos ornatus*, in Peru. *Journal of Mammalogist* 61:639–652.
- PEYTON, B.** 1999. Spectacled bear conservation action plan. Pp. 157–198 in *Bears: status survey and conservation action plan* (Servheen, C., S. Herrero y B. Peyton, eds.). UICN/SSC Bear Specialist Group. Gland, Switzerland, and Cambridge, Reino Unido.
- POCOCK, R. I.** 1928. The structure of the auditory bulla in the Procyonidæ and the Ursidæ, with a note on the bulla of *Hyæna*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 35:963–974.
- ROMER, A. S., Y T. S. PARSONS.** 1981. Anatomía comparada. Editorial Interamericana. Ciudad de México, México.
- RUIZ GARCÍA, M.** 2003. Molecular population genetic analysis of the Spectacled bear (*Tremarctos ornatus*) in the northern andean area. *Hereditas* 138:81–93.
- RUMIZ, D. I., A. D. BROWN, P. G. PEROVIC, S. C. CHALUKIAN, G. A. E. CUYCKENS, P. JAYAT, F. FALKE, Y D. RAMADORI.** 2012. El Ucumar (*Tremarctos ornatus*), mito y realidad de su presencia en la Argentina. *Mastozoología Neotropical* 19:359–366.
- SACCO, T., Y B. VAN VALKENBURGH.** 2004. Ecomorphological indicators of feeding behaviour in the bears (Carnivora: Ursidae). *Journal of Zoology* 263:41–54.
- SOIBELZON, L. H.** 2002. Los Ursidae (Carnivora, Fissipedia) fósiles de la República Argentina. Aspectos Sistemáticos y Paleoecológicos. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Argentina.
- SOIBELZON, L. H., E. P. TONNI, Y M. BOND.** 2005. The fossil record of South American short-faced bears (Ursidae, Tremarctinae). *Journal of South American Earth Sciences* 20:105–113.

- STOCK, C.** 1950. Bears from the Pleistocene Cave of San Josecito, Nuevo León, México. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 40:317–321.
- STUCCHI, M., R. SALAS–GISMONDI, P. BABY, J. L. GUYOT, Y B. J. SHOCKEY.** 2009. A 6,000+ year–old specimen of a spectacled bear from an Andean cave in Peru. *Ursus* 20:63–68.
- THENIUS, E.** 1976. Zur stammesgeschichtlichen Herkunft von *Tremarctos* (Ursidae, Mammalia). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 41:109–114.
- THOMAS, O.** 1902. On the bear of Ecuador. *Annals and Magazine of Natural History* 7:215–217.
- THOMAS, O.** 1920. Report on the Mammalian collected by Mr. Edmund Heller during the Peruvian expedition of 1915 under auspices of Yale University and the National Geographic Society. *Proceedings of the United States National Museum* 58:217–249.
- TRAJANO, E., Y H. FERRAREZZI.** 1994. A fossil bear from northeastern Brazil, with a phylogenetic analysis of the South American extinct Tremarctinae (Ursidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 14:552–561.

---

*Sometido: 23 de septiembre de 2013*

*Revisado: 7 de noviembre de 2013*

*Aceptado: 29 de noviembre de 2013*

*Editor asociado: Jorge Servin*

*Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández*

