

OSOS ACTUALES: ORÍGENES, SISTEMÁTICA Y EVOLUCIÓN, CON ÉNFASIS EN SU DISTRIBUCIÓN POR NORTEAMÉRICA

PRESENT-DAY BEARS: ORIGINS, SYSTEMATICS, AND EVOLUTION,
WITH EMPHASIS ON THEIR DISTRIBUTION THROUGHOUT NORTH
AMERICA

Luis Fernando Tapia García (1)
Manuel Higinio Sandoval Ortega* (2)

ISSN 2448-5829

Año 10, No. 30, 2024, pp. 1 - 12

RD-ICUAP

<https://orcid.org/0000-0002-7502-2621>
<https://orcid.org/0000-0003-1396-9024>

Año 10 No. 30
Recibido: 11/agosto/2023
Aprobado: 20/abril/2024
Publicado: 10/septiembre/2024

- (1) Universidad Autónoma de Aguascalientes, Centro de Ciencias Básicas, Departamento de Biología, Av. Universidad #940, Ciudad Universitaria, C.P. 20100, Aguascalientes, Aguascalientes, México
- (2) Universidad de Sonora, Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Avenida Luis Donaldo Colosio s/n Edificio 7G, Centro, 83000 Hermosillo, Sonora, México. Tel. 6622592100, ext. 8185.
lf.tapia.garcia.pb@gmail.com
manuelhiginio.sandoval@unison.mx

Resumen

Dentro de la línea evolutiva de mamíferos carnívoros, los osos representan a un linaje relativamente temprano, aunque no tan diverso con respecto a otros grupos con los que están cercanamente emparentados. A pesar de que la diversidad actual de estos animales se puede considerar relativamente reducida, el registro fósil ha evidenciado la presencia de múltiples linajes de osos que, en el pasado, habitaron el planeta y ocuparon una variedad de nichos ecológicos significativa, lo cual dio lugar a la aparición de especies con formas y tamaños muy particulares. Se presenta una revisión de la diversidad de úrsidos conocidos en la actualidad con base en sus relaciones de parentesco, con el objetivo de otorgar un panorama general para contribuir a la posibilidad de apoyar en la evaluación de su estado de conservación actual, puesto que son animales que tienden a ser animales muy amenazados por las actividades humanas.

Palabras clave: osos de las cavernas, osos de cara corta, paleofauna, Ursinae, Pleistoceno.

Abstract

Within the evolutionary line of carnivorous mammals, bears represent a relatively early lineage, though not as diverse as other groups to which they are closely related. Although the current diversity of these animals can be considered relatively small, the fossil record has evidenced the presence of multiple lineages of bears that, in the past, inhabited the planet and occupied a variety of significant ecological niches, which gave rise to the appearance of species with very particular shapes and sizes. A review of the diversity of currently known ursids based on their kinship relationships is presented, with the aim of providing a general overview to contribute to the possibility of supporting the evaluation of their current conservation status, since they are animals that tend to be highly threatened by human activities.

Keywords: cave bears, short-faced bears, paleofauna, Ursinae, Pleistocene.

Introducción

Los mamíferos carnívoros (orden Carnivora) corresponden a un grupo diverso distribuido por todos los continentes, el cual se estima que apareció en el planeta hace cerca de 60 millones de años, durante el Paleoceno temprano (Solé et al., 2016). Carnivora se divide en dos subórdenes, los etimológicamente llamados carnívoros “con forma de perro” (Caniformia) y aquellos “con forma de gato” (Feliformia). Entre los carnívoros caniformes se encuentra la familia Ursidae, que incluye a los osos, los depredadores terrestres de mayor tamaño que existen actualmente y que se distribuyen en todos los continentes con excepción de África y Oceanía.

Los osos se caracterizan por ser animales plantívoros de cuerpo robusto, garras no retráctiles, cráneo elongado, cola pequeña y extremidades versátiles, en las que el radio y la ulna, así como la tibia y la fíbula están separados, lo cual les permite tener mayor movilidad rotatoria, dichas adaptaciones son eficientes para el desarrollo de habilidades como la excavación, manipulación de objetos y en algunas especies la capacidad de escalar (McLellan y Reiner, 1994). También presentan dimorfismo sexual, en el que el macho es considerablemente más grande que la hembra.

El origen de la familia Ursidae es todavía controversial, pero se ha estimado que este linaje existe desde el Eoceno, hace cerca de 43.3 a 38.3 millones de años (Hassanin et al. 2021). En la actualidad, la familia Ursidae cuenta únicamente con tres subfamilias: Ailuropodinae, Tremarctinae y Ursinae, aunque en el pasado existieron otros linajes de los cuales ningún representante logró sobrevivir y se conocen solamente por el registro fósil.

Uno de estos linajes extintos es la subfamilia Hemicyoninae, de la cual se tienen registros que datan del Oligoceno (época que abarcó de 33.9 a 23.03 millones de años atrás). Este grupo incluye a algunos de los que son considerados los primeros úrsidos, los cuales eran más parecidos a los cánidos actuales y que, a diferencia de los úrsidos posteriores, eran digitívoros, por lo que es posible que fueran cazadores activos (De Bonis, 2012).

Otro grupo extinto es la subfamilia Ursavinae, de la cual se conocen especies principalmente atribuidas al Mioceno (de 23.03 a 5.33 millones de años atrás). Los integrantes de este grupo comenzaron a desarrollar hábitos plantívoros y cuerpos ligeramente más robustos, con un aspecto parecido al del glotón actual (*Gulo gulo*) aunque con un tamaño variable, por lo común similar al de los zorros actuales (Baryshnikov y Lavrov, 2015).

Así mismo, entre otros taxones que existieron durante el Mioceno y Plioceno (de 23.03 a 2.58 millones de años atrás), se encuentran los osos de los géneros *Agriotherium*, *Huracan* e *Indarctos*, los cuales eran más parecidos en tamaño y morfología a los úrsidos actuales. La dentadura de estos osos sugiere que fueron omnívoros que se alimentaban de materia vegetal y ocasionalmente de carroña. El género *Agriotherium* se distribuía ampliamente, ya que se han encontrado registros en América, Asia, Europa e incluso África subsahariana, por lo que es, hasta el momento, el único úrsido conocido que habitó dicha región del planeta (Hendey, 1973; Kitchener et al., 2020).

En México se han encontrado algunos fósiles presuntamente pertenecientes a *Huracan schneideri*, una especie anteriormente considerada como *Agriotherium schneideri*, aunque debido a estudios filogenéticos se le otorgó un género independiente a este taxón (Jiangzuo et al., 2023). Los registros corresponden a los estados de Chihuahua, Hidalgo, Jalisco y Guanajuato (Miller y Carranza-Castañeda, 1996; McDonald y Carranza-Castañeda, 2017).

Adicionalmente, se han encontrado restos fósiles de úrsidos posiblemente relacionados a los taxones anteriormente mencionados, los cuales se distribuyeron en el centro y sur de México, aunque su identidad no se ha determinado con certeza (Jarquin-Abundiz et al., 2019).

No obstante, el mayor número de taxones extintos pertenecientes a Ursidae vivieron principalmente durante el Pleistoceno (de 2.58 millones de años hasta hace solo 11,700 años atrás), entre los que se encuentran los osos de las cavernas: *Ursus deningeri*, *U. ingressus*, *U. rossicus*

vez que los osos del género *Agriotherium* se extinguieron a finales del Plioceno (de 5.33 a 2.58 millones de años atrás) según el registro fósil, por lo que pudieron haber ocupado un nicho ecológico similar (Mitchell *et al.*, 2016). La especie más ancestral *Arctodus pristinus* del Pleistoceno temprano a medio (de 2.6 a 0.5 millones de años atrás) ocupó primordialmente el oriente de Estados Unidos hasta el centro de México, con una ocurrencia en el arroyo San Francisco en el estado de Aguascalientes (Figura 2) (Mooser y Dalquest, 1975) y otra en el Lago de Chapala en la región del lago Chapala-Zacoalco, en el estado de Jalisco (Mora-Núñez *et al.*, 2023), que corresponden a unos de los registros más australes de la especie.

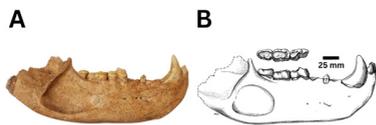


Figura 2. Fragmento de mandíbula de *Arctodus pristinus* procedente del arroyo San Francisco, Aguascalientes. Colección de Paleontología, Museo Regional de Historia de Aguascalientes, INAH. A: fotografía por Jesús Eduardo Delgado Lara. B: esquema del ejemplar. Fuente: Dalquest y Mooser (1980).

Arctodus simus, del Pleistoceno medio a tardío (de 1.8 millones de años hasta hace solo 11,700 años atrás), se extendió por un área más amplia, desde las regiones polares y subpolares de Norteamérica hasta el centro de México, aunque cuenta con un registro muy reducido en el territorio nacional, pues se han encontrado pocos restos, entre los que destacan metatarsos encontrados en el estado de Puebla (Theinius, 1970), que representan el registro más austral de esta especie hasta ahora, una mandíbula (IGM4010) proveniente del centro de México y depositada en el Museo María del Carmen Perrilliat M., Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México (Figura 3) (Carranza-Castañeda y Miller, 1987), así como material adicional encontrado únicamente en el estado de San Luis Potosí (Pérez-Crespo *et al.*, 2016). Con una masa variable desde 700 kg hasta más de una tonelada, *Arctodus simus* es probablemente la segunda especie de oso más grande conocida hasta la fecha (Soibelzon y Schubert, 2011).

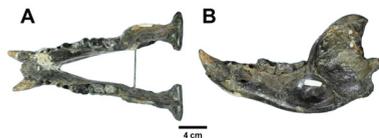


Figura 3. Mandíbula de *Arctodus simus* del Pleistoceno (IGM4010) del centro de México. Ejemplar depositado en el Museo María del Carmen Perrilliat M., Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. A: vista dorsal. B: vista lateral. Fotografías obtenidas del Portal de Datos Abiertos UNAM <https://datosabiertos.unam.mx/IGL:IGM:4010>.

Ambos géneros de osos gigantes de cara corta (*Arctodus* y *Arctotherium*) presentan características morfológicas similares que, posiblemente desarrollaron a partir de procesos de evolución convergente, como los molares proporcionalmente más anchos, así como una morfología mandibular casi idéntica, por lo que es probable que ambos osos desempeñarán un nicho ecológico equivalente, pero cada uno de forma aislada en el continente americano (Mitchell *et al.*, 2016). El género *Arctotherium*, pese a ser morfológicamente muy parecido a su relativo boreal (*Arctodus*), estaba más emparentado con los osos del género *Tremarctos* (Mitchell *et al.*, 2016), e incluye al mamífero carnívoro terrestre más grande del que se tenga conocimiento, *Arctotherium angustidens*, que, con un peso estimado de hasta 1,750 kg y una altura de entre 3.4 a 4.3 metros parado sobre sus patas traseras, fue el mayor superdepredador de Sudamérica durante el Pleistoceno (Soibelzon y Schubert, 2011).

Aunque los osos del género *Arctotherium* fueron parte de la megafauna representativa de Sudamérica, el registro más boreal que se tiene de este grupo corresponde a restos craneales de *A. wingei*, un úrsido con hábitos alimenticios herbívoros similares a los del oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*). Los restos fueron encontrados en la localidad Hoyo Negro (Quintana Roo), al este de la península de Yucatán (Schubert *et al.*, 2019).

Ursinae

Dentro de este grupo se encuentra la mayoría de las especies de osos actuales. El oso perezoso (*Melursus ursinus*) es un oso de talla modesta, el cual ronda por los 100 kg, y posee diferencias morfológicas y ecológicas considerables en comparación con el resto de los miembros de la subfamilia Ursinae, pues es el único úrsido con ausencia de los primeros incisivos maxilares y adaptaciones para una alimentación mirmecófaga (a base de hormigas) (Dhamorikar et al., 2017). Se distribuye solamente en el sur de Asia, principalmente en la India y algunos países adyacentes, aunque su distribución ha sido reducida por actividades humanas y se estima una pérdida del 30 al 49% de población de osos perezosos en las últimas décadas (Puri et al., 2015).

Osos pardos y osos polares

Con una masa variable desde los 80 a los 600 kg, el oso pardo (*Ursus arctos*) es uno de los carnívoros terrestres más grandes de la actualidad, así como uno de los que presentan más variación intraespecífica entre los úrsidos y una distribución más amplia, ya que se encuentra tanto en América como en Europa y Asia, aunque sus poblaciones han disminuido en gran medida, como por ejemplo en territorio mexicano, donde esta especie fue erradicada por completo durante el siglo XX (Arroyo-Cabrales et al., 2016). El oso polar (*Ursus maritimus*) se distingue de los osos pardos por presentar una dieta basada casi en su totalidad en carne, un tiempo de hibernación extremadamente reducido, pelaje blanco, así como un tamaño mayor (de 150 hasta 800 kg). Pese a las diferencias significativas entre ambas especies, los osos polares son genéticamente más cercanos a los osos pardos que a cualquier otra especie de oso existente, inclusive, existen poblaciones de osos pardos de algunas islas de Alaska (islas Admiralty, Baranof y Chichagof) que poseen mayor similitud genética con los osos polares que con el resto de poblaciones conocidas de osos pardos, por lo que es probable que uno o más eventos de hibridación entre estos dos linajes hayan ocurrido a lo largo de su historia (Hailer et al., 2012).

Osos de las cavernas

Los osos de las cavernas (*Ursus deningeri*, *U. ingressus*, *U. rossicus* y *U. spelaeus*) forman un grupo muy cercanamente emparentado con los osos pardos y polares de la actualidad. Se distribuyeron principalmente en Europa, aunque algunas poblaciones de osos cavernarios como *U. rossicus* (que llegó hasta el sureste de Siberia), *U. deningeri* y *U. spelaeus*, llegaron a tener menor presencia en Asia. *U. deningeri* fue el representante más ancestral, y posteriormente aparecieron especies como *U. ingressus* y *U. spelaeus*, las cuales coexistieron geográfica y temporalmente por miles de años, y pese a que *U. spelaeus* alcanzó tallas imponentes cercanas a los 500 y 600 kg, estos osos cavernarios desarrollaron hábitos mayoritariamente herbívoros, posiblemente para no competir con el oso pardo, con el que también llegaron a coexistir (Bocherens et al., 2011).

Osos negros y oso malayo

Anteriormente considerado como el único integrante del género *Helarctos* y ahora incluido en el género *Ursus*, el oso malayo (*Ursus malayanus*) se distribuye en las selvas tropicales del sureste asiático, aunque al igual que otras especies de úrsidos, se ve amenazado por la destrucción de su hábitat (Schwarzenberger et al., 2004). Está cercanamente relacionado con el oso negro asiático (*U. thibetanus*) y el oso negro americano (*U. americanus*), aunque su tamaño es significativamente más reducido, pues no suele superar los 65 kg, lo que lo convierte en el úrsido más pequeño de la actualidad (Schwarzenberger et al., 2004).

El oso negro asiático (*U. thibetanus*), está ampliamente distribuido por el continente asiático, y su territorio llega a solaparse con el oso perezoso (*Melursus ursinus*), con el oso malayo (*U. malayanus*), con poblaciones orientales de osos pardos (*U. arctos*), e incluso con otros grandes carnívoros como los tigres (*Panthera tigris*) (Seryodkin et al., 2018).

Por otra parte, los osos negros americanos (*U. americanus*) tienen una distribución

asociada a bosques templados en Norteamérica y su peso (en ejemplares mexicanos) suele variar desde los 45 hasta los 150 kg, aunque otras poblaciones llegan a ser bastante más grandes. De todos los osos que alguna vez habitaron en territorio mexicano, actualmente el oso negro americano es el único que sobrevive (Tabla 1). La información sobre su distribución actual es limitada, aunque se sabe que su hábitat está restringido a zonas montañosas del norte del país, con poblaciones estables en regiones que abarcan los estados de Sonora, Chihuahua, Nuevo León, Coahuila, Tamaulipas, San Luis Potosí, Sinaloa, Durango, Nayarit, Jalisco y Zacatecas, no obstante, también se conocen registros del oso negro americano en el centro-oriente de México, correspondientes a la Reserva de la Biósfera de la Sierra Gorda en los estados de Querétaro y Guanajuato (Charre-Medellín et al., 2021). Además

de los registros actuales, existen restos fósiles de *U. americanus* que datan del Pleistoceno, encontrados en la Cueva de San Josecito en el estado de Nuevo León y en la Cueva Jiménez en el estado de Chihuahua. Estos registros sumados a testimonios de residentes locales sugieren que la distribución histórica del oso negro americano fue más amplia que la que tiene hoy en día, y terminó por ser extirpada de regiones específicas del centro y suroeste de Durango y Zacatecas, así como de otros estados donde perdió por completo su presencia, como en la localidad de Monte Grande, Sierra Fría, en el estado de Aguascalientes. El desplazamiento en el territorio mexicano de esta especie se debe en gran medida a la destrucción de su hábitat, así como a programas de erradicación de depredadores (Delfín-Alfonso et al., 2012).

SUBFAMILIA	NOMBRE CIENTÍFICO
Tremarctinae	† <i>Tremarctos floridanus</i> (Gidley, 1928) † <i>Arctotherium wingei</i> Ameghino, 1902 † <i>Arctodus pristinus</i> Leidy, 1854 † <i>Arctodus simus</i> (Cope, 1879)
Ursinae	<i>Ursus americanus</i> Pallas, 1780 ◆ <i>Ursus arctos</i> (Linnaeus, 1758)

Tabla 1. Osos registrados en el actual territorio mexicano, del Pleistoceno al presente. †= especie extinta. ◆= especie extirpada.

Conclusiones

Aunque en el pasado los osos fueron un linaje diverso, las pocas especies que sobreviven en la actualidad están amenazadas, algunas incluso al borde de la extinción, debido a actividades humanas, como la cacería y el deterioro o destrucción de su hábitat.

Como todos los carnívoros, los osos son animales con una importancia ecológica significativa, pues funcionan como reguladores de poblaciones en las redes alimenticias de los ecosistemas, es por ello por lo que se necesita reconocer la relevancia que estos animales tienen en los ecosistemas para poder apoyar en la evaluación de su estado de conservación para poder preservarlos.

Conflicto de intereses

Los autores de este manuscrito declaran no tener ningún tipo de conflicto de interés.

Declaración de privacidad

Los datos de este artículo, así como los detalles técnicos para la realización del experimento, se pueden compartir a solicitud directa con el autor de correspondencia.

Los datos personales facilitados por los autores a RD-ICUAP se usarán exclusivamente para los fines declarados por la misma, no estando disponibles para ningún otro propósito ni proporcionados a terceros.

Agradecimientos

Se agradece al Museo Regional de Historia de Aguascalientes, al Instituto Nacional de Antropología e Historia y al Museo María del Carmen Perrilliat M. del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México por permitir usar la fotografía del material paleontológico revisado.

Referencias

- Abella, J., Alba, D. M., Robles, J. M., Valenciano, A., Rotgers, C., Carmona, R., Montoya, P., y Morales, J. (2012). Kretzoiarctos gen. nov., the oldest member of the giant panda clade. *PLoS One*. 7(11): e48985. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048985>
- Arroyo-Cabrales, J., Johnson, E., Graham, R. W., y Pérez-Crespo, V. A. (2016). North American ursid (Mammalia: Ursidae) defaunation from Pleistocene to recent. *Cranium*. 33(1): 51-56.
- Baryshnikov, G. F., y Lavrov, A. V. (2015). Early Miocene bear *Ballusia* (Carnivora, Ursidae) from the locality Khirgis-Nur-I in Mongolia. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 319(3): 341-350.
- Bocherens, H., Stiller, M., Hobson, K. A., Pacher, M., Rabeder, G., Burns, J. A., Tütken, T., Hofreiter, M. (2011). Niche partitioning between two sympatric genetically distinct cave bears (*Ursus spelaeus* and *Ursus ingressus*) and brown bear (*Ursus arctos*) from Austria: isotopic evidence from fossil bones. *Quaternary International*. 245(2): 238-248. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.12.020>
- Cabrales, J. A., y Johnson, E. (2003). Catálogo de los ejemplares tipo procedentes de la Cueva de San Josecito, Nuevo León, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 20(1): 79-93. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57220106>
- Carranza-Castañeda, O., y Miller, W. E. (1987). Rediscovered type specimens and other important published Pleistocene mammalian fossils from central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 7(3): 335-341. <https://doi.org/10.1080/02724634.1987.10011664>
- Charre-Medellín, J. F., Botello, F., Guzmán-Díaz, E. O., Mendiola-González, M. E., Torres-García, U., Ángeles-Escudero, J. I., y Rosas-Rosas, O. (2021). Additional records of black bear (*Ursus americanus*) in central-eastern México. *Therya Notes*. 2: 20-25. https://doi.org/10.12933/therya_notes-21-29
- Dalquest, W. W., y Mooser, O. (1980). *Arctodus pristinus* Leidy in the Pleistocene of Aguascalientes, Mexico. *Journal of Mammalogy*. 61(4): 724-725. <https://doi.org/10.2307/1380320>
- Delfín-Alfonso, C. A., Lopez-Gonzalez, C. A., y Equihua, M. (2012). Potential distribution of American black bears in northwest Mexico and implications for their conservation. *Ursus*. 23(1): 65-77. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-11-00007.1>
- De Bonis, L. (2012). Ursidae (Mammalia, Carnivora) from the Late Oligocene of the "Phosphorites du Quercy" (France) and a reappraisal of the genus *Cephalogale* Geoffroy, 1862. *Geodiversitas*. 35(4): 787-814. <https://doi.org/10.5252/g2013n4a4>
- Dhamorikar, A. H., Mehta, P., Bargali, H., y Gore, K. (2017). Characteristics of human-sloth bear (*Melursus ursinus*) encounters and the resulting human casualties in the Kanha-Pench corridor, Madhya Pradesh, India. *PLoS One*. 12(4): e0176612. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0176612>

- García-Rangel, S. (2012). Andean bear *Tremarctos ornatus* natural history and conservation. *Mammal Review*. 42(2): 85-119.
- Hailer, F., Kutschera, V. E., Hallström, B. M., Klassert, D., Fain, S. R., Leonard, J. A., Arnason, U., y Janke, A. (2012). Nuclear genomic sequences reveal that polar bears are an old and distinct bear lineage. *Science*. 336(6079): 344-347. <https://doi.org/10.1126/science.1216424>
- Hassanin, A., Veron, G., Ropiquet, A., Jansen van Vuuren, B., Lécú, A., Goodman, S. M., Haider, J., y Nguyen, T. T. (2021). Evolutionary history of Carnivora (Mammalia, Laurasiatheria) inferred from mitochondrial genomes. *PLoS One*. 16(2): e0240770. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0240770>
- Hendey, Q. B. (1973). Fossil occurrences at Langebaanweg, Cape Province. *Nature*. 244(5410). <https://doi.org/10.1038/244013a0>
- Jarquín-Abundiz, E., Ferrusquía-Villafranca, I., y Ruiz-González, J. E. (2019). Adiciones a la mastofauna local Santa Cruz Nuevo, Pleistoceno Tardío de Puebla, México. *Paleontología Mexicana*. 8(1): 29-39.
- Jiangzuo, Q., Flynn, J. J., Wang, S., Hou, S., Deng, T. (2023). New Fossil Giant Panda Relatives (Ailuropodinae, Ursidae): A Basal Lineage of Gigantic Mio-Pliocene Cursorial Carnivores. *American Museum Novitates*. 2023(3996): 1-71. <https://doi.org/10.1206/3996.1>
- Kitchener, A. C., Bellemain, E., Ding, X., Kopatz, A., Kutschera, V. E., Salomashkina, V., Ruiz-García, M., Graves, T., Hou, Y., Werdelin, L., y Janke, A. (2020). Systematics, Evolution, and Genetics of Bears. En V. Penteriani y M. Melletti (Eds.), *Bears of the World: Ecology, Conservation and Management* (pp. 3–20). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108692571.002>
- Knapp, M., Rohland, N., Weinstock, J., Baryshnikov, G., Sher, A., Nagel, D., Rabeder, G., Pinhasi, R., Schmidt, H. A., Hofreiter, M. (2009). First DNA sequences from Asian cave bear fossils reveal deep divergences and complex phylogeographic patterns. *Molecular ecology*. 18(6): 1225-1238. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04088.x>
- Krause, J., Unger, T., Noçon, A., Malaspinas, A. S., Kolokotronis, S. O., 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., y Hofreiter, M. (2008). Mitochondrial genomes reveal an explosive radiation of extinct and extant bears near the Miocene-Pliocene boundary. *BMC Evolutionary Biology*. 8(1): 1-12. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-220>
- Kumar, V., Lammers, F., Bidon, T., Pfenninger, M., Kolter, L., Nilsson, M. A., y Janke, A. (2017). The evolutionary history of bears is characterized by gene flow across species. *Scientific Reports*, 7(1), 46487. <https://doi.org/10.1038/srep46487>
- Lindsay, E. H. (1984). Late Cenozoic mammals from northwestern Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 4(2): 208-215. <https://doi.org/10.1080/02724634.1984.10012004>

- McDonald, H. G., y Carranza-Castañeda, O. (2017). Increased xenarthran diversity of the Great American Biotic Interchange: a new genus and species of ground sloth (Mammalia, Xenarthra, Megalonychidae) from the Hemphillian (late Miocene) of Jalisco, Mexico. *Journal of Paleontology*. 91(5): 1069-1082. <https://doi.org/10.1017/jpa.2017.45>
- McLellan, B., y Reiner, D. C. (1994). A review of bear evolution. *Bears: Their Biology and Management*. 85-96. <https://doi.org/10.2307/3872687>
- Miller, W. E., y Carranza-Castañeda, O. (1996). *Agriotherium schneideri* from the Hemphillian of Central Mexico. *Journal of Mammalogy*. 77(2): 568-577. <https://doi.org/10.2307/1382830>
- Mitchell, K.J., Bray, S. C., Bover, P., Soibelzon, L., Schubert, B. W., Prevosti, F., Prieto, A., Martin, F., Austin, J. J., y 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. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0062>
- Mooser, O., y Dalquest, W. W. (1975). Pleistocene mammals from Aguascalientes, central Mexico. *Journal of mammalogy*. 56(4): 781-820. <https://doi.org/10.2307/1379653>
- Mora-Núñez, M., Uribe-Mú, C. A., Vargas-Rodríguez, Y. L., Sahagún-Sánchez, F. J., y Huerta-Martínez, F. M. (2023). Riqueza del registro fósil de Jalisco, México. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*. 23(2): 164-187. <https://doi.org/10.5710/PEAPA.09.10.2023.471>
- Pérez-Crespo, V. A., Arroyo-Cabrales, J., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., y Otero, F. J. (2016). Carbon and oxygen isotopic values for a short faced bear individual (*Arctodus simus*) from Cedral, San Luis Potosí, México. *Cranium*. 33(1): 57-61.
- Puri, M., Srivathsa, A., Karanth, K. K., Kumar, N. S., y Karanth, K. U. (2015). Multiscale distribution models for conserving widespread species: the case of sloth bear *Melursus ursinus* in India. *Diversity and Distributions*. 21(9): 1087-1100. <https://doi.org/10.1111/ddi.12335>
- Schubert, B. W., Chatters, J. C., Arroyo-Cabrales, J., Samuels, J. X., Soibelzon, L. H., Prevosti, F. J., Widga, C., Nava, A., Rissolo, D., y Erreguerena, P. L. (2019). Yucatán carnivorans shed light on the Great American Biotic Interchange. *Biology Letters*. 15(5): 20190148. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0148>
- Schwarzenberger, F., Fredriksson, G., Schaller, K., y Kolter, L. (2004). Fecal steroid analysis for monitoring reproduction in the sun bear (*Helarctos malayanus*). *Theriogenology*. 62(9): 1677-1692. <https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2004.03.007>

- Seryodkin, I. V., Miquelle, D. G., Goodrich, J. M., Kostyria, A. V., y Petrunenko, Y. K. (2018). Interspecific relationships between the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) and brown (*Ursus arctos*) and Asiatic black (*Ursus thibetanus*) bears. *Biology Bulletin*. 45(8): 853-864. <https://doi.org/10.1134/S1062359018080149>
- Soibelzon, L. H., y 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(1): 69-75. <https://doi.org/10.1666/10-037.1>
- Solé, F., Smith, T., De Bast, E., Codrea, V., y Gheerbrant, E. (2016). New carnivoraforms from the latest Paleocene of Europe and their bearing on the origin and radiation of Carnivoraformes (Carnivoramorpha, Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(2), e1082480. <https://doi.org/10.1080/02724634.2016.1082480>
- Thenius, E. (1970). Einige jungpleistozane Saugetiere (*Platygonus*, *Arctodus* und *Canis dirus*) aus dem Valsequillo, Mexiko. *Quartär-Internationales Jahrbuch zur Erforschung des Eiszeitalters und der Steinzeit*. 21: 57-66.