

LA REGIÓN AUDITIVA EN LOS OSOS DEL PLEISTOCENO EUROPEO

Trinidad de TORRES PÉREZ-HIDALGO

Empresa Nacional ADARO de Investigaciones Mineras S. A.
Dr. Esquerdo, 138; 28007 Madrid

ABSTRACT

This paper deals with the description and comparison of the morphological characteristics of the auditive region of the big bears of the European Pleistocene: *Ursus prearctos* Boule, *Ursus deningeri* von Reichenau, *Ursus spelaeus* Rosenmüller-Heinroth and *Ursus arctos* Linneo.

Apart of some minor morphological differences of uncertain origin and importance, the most important characteristics are: in *U. arctos* and *U. prearctos* the *bulla tympanica* shows a flattened ventral side with an undivided *septum*, without *septa*. On the other hand, the speloid species, *U. deningeri* and mainly *U. spelaeus*, show an irregular shaped ventral side of the *bulla* and the *septum* is divided by a marked *septa*. These morphologies are probably linked to a higher resonance capacity of the *bulla*. The petrosal bone is relatively larger in *U. arctos* and *U. prearctos* than in *U. deningeri* and *U. spelaeus*.

Keywords: Ursidae, Pleistocene, auditive region, compared morphology.

RESUMEN

Este trabajo trata de la descripción y comparación de las principales características morfológicas de la región auditiva de los grandes osos del Pleistoceno europeo: *Ursus prearctos* Boule, *Ursus deningeri* von Reichenau, *Ursus spelaeus* Rosenmüller-Heinroth y *Ursus arctos* Linneo.

Además de una serie de diferencias morfológicas menores, de origen e importancia inciertos, las más importantes son: *bulla tympanica* con la cara ventral aplanada y *septum* indiviso sin *septa* en *U. prearctos* y *U. arctos*, mientras que en las especies espeloides, *U. deningeri* y fundamentalmente *U. spelaeus*, la cara ventral de la *bulla* es irregular y el *septum* está dividido por una *septa* bien marcada. Estas morfologías probablemente estén ligadas a una mayor capacidad de resonancia de la *bulla*. El petroso es relativamente mayor en *U. prearctos* y *U. arctos* que en *U. deningeri* y *U. spelaeus*.

Palabras clave: Úrsidos, Pleistoceno, región auditiva, anatomía comparada.

INTRODUCCIÓN

En este trabajo se describen y comparan los aspectos anatómicos más sobresalientes de las regiones auditivas de los osos de gran talla del Pleistoceno europeo, basándose en el material procedente de diversos yacimientos ibéricos:

Ursus prearctos Boule, del Yacimiento Gran Dolina situado cerca de Atapuerca en la provincia de Burgos. Edad Günz o algo más moderna.

Ursus deningeri Von Reichenau, del yacimiento de la Sima de los Huesos de Atapuerca, provincia de Burgos. Edad Mindel.

Ursus spelaeus Rosenmüller-Heinroth, de los yacimientos de la Cueva del Reguerillo situado cerca de Torrelaguna en la provincia de Madrid, edad Würm I, y de la Cueva Arrikruz situado cerca de Oñate, provincia de Guipúzcoa, de edad Würm III.

Ursus arctos Linneo, proviniente de la Cueva de

Saldarrañao, que está situada cerca de Espinosa de los Monteros, provincia de Burgos. Holoceno.

No se ha estudiado material de *Ursus mediterraneus* Forsyth-Major ni de *Ursus etruscus* Cuvier.

La región auditiva de mamíferos fósiles y actuales ha sido descrita en numerosas publicaciones, de las que cabe destacar el trabajo precursor de Winzca (1886). Posteriormente aparecen los trabajos de Van der Klaauw (1930), Pocock (1928), Thenius (1949), Hough (1952), Ginsburg (1966), Beaumont (1968) y Hunt (1974). El petroso ha sido descrito por Weeb y Taylor (1980), mientras que la anatomía general de la región basilar de los Ursidos ha sido descrita por Marinelli (1931) y Torres (1984).

A pesar de toda esta bibliografía, no se han encontrado referencias detalladas sobre la constitución de las regiones auditivas de los osos pleistocenos de Europa, menos todavía un análisis comparativo. Por lo tanto, esta publicación pretende llenar el vacío existente en este campo.

LA REGIÓN AUDITIVA

Aunque osteológicamente la región del oído se divide en tres áreas netamente diferenciadas: oído externo con el *meatus acusticus externus*, oído medio con la cavidad del oído y oído interno con la porción cerebral del petroso, razones prácticas, llevan a una descripción más ligada a la forma con que habitualmente suele aparecer la región del oído en material paleontológico. De forma que se describirá una región auditiva externa, sólo observable en material excelentemente conservado, la región auditiva media, con el desarrollo de la *bulla tympanica* cuando se ha perdido gran parte de su techo, lo que ocurre con frecuencia en material fósil sólo medianamente conservado; finalmente se estudiarán los petrosos, porciones petrosas del temporal, que forman parte de la región auditiva más interna, que son el último resto del material craneal fuertemente deteriorado.

Si se observan los cráneos en norma basilar, fig. 1, destaca la amplia superficie ocupada por la *bulla tympanica*, cuya misión es acorazar y proteger la cavidad del oído medio, dotándola de características acústicas adecuadas (resonancia). El componente básico de la *bulla tympanica*, en su parte estrictamente basilar, es el timpánico. Su ángulo anterointerno se coloca en posición lateral respecto al *foramen carotideus medius*. Luego, el borde anterior sigue una línea prácticamente recta, hasta la región posterior de la apófisis postglenoidea, donde, ligada al timpánico, se desarrolla una apófisis aguda que se proyecta hacia delante, que podría corresponderse con el gonial, y que parece estar cabalgada por el timpánico con el que articula. A continuación, el

timpánico sube por la cara posterior de la apófisis postglenoidea, y en su borde se abre un canal que conduce al *foramen postglenoideus*, que en *U. prearctos* y *U. arctos* es paralelo al eje longitudinal del cráneo y en *U. spelaeus* y *U. deningeri* es oblicuo, ya que se dirige hacia delante y hacia fuera.

El timpánico en su borde externo da una marcada proyección, que forma el suelo del *meatus acusticus externus*; nunca sobresale más de lo que lo hace el *processus mastoideus*, de manera que nunca es visible con el cráneo visto en norma occipital.

Habitualmente, el *meatus acusticus externus* y el *processus mastoideus* están separados por un surco angosto. En *U. spelaeus*, el primero llega a estar cabalgado por el segundo, aunque de manera ocasional.

La orientación del *meatus acusticus externus* es distinta en *U. spelaeus* que en *U. arctos*, ya que en el primero se dirige oblicuamente hacia fuera y hacia abajo, mientras que en el segundo se dirige netamente hacia fuera, perpendicularmente al cráneo.

El borde posterior del timpánico, está netamente unido al *processus mastoideus*, que a su vez está compuesto por los huesos escamoso y mastoides. En el punto de conjunción de su borde posterior y el exoccipital se sitúa al *foramen estilomastoideus*; en el ángulo posterointerno lo hacen el *foramen lacerus posterior* y las entradas al seno venoso del petrobasiar y de la arteria carótida interna. El borde interno del timpánico limita, en todo su desarrollo, con el borde externo del basioccipital que, generalmente, lo cabalga. Esto ocurre fundamentalmente en los ejemplares adultos en los que es imposible observar el entotimpánico. La arista externa del basioccipital posee siempre un relieve mayor que el borde del timpánico con el que conecta.

En animales muy jóvenes el timpánico es cartilaginoso y tiene una forma en "C" característica, Hunt (1974). Cuando se produce la osificación inicial, la *bulla tympanica* toma una morfología semiesférica que recuerda mucho la de los félidos. Posteriormente, la *bulla tympanica* se desarrolla de forma radial y simultáneamente se aplanan, de tal manera que su morfología final puede definirse por una zona semicilíndrica central, enfrentada al *meatus acusticus externus*, precedida por un área deprimida que se emplaza detrás del *foramen postglenoidalis*, y seguida de otra zona similar que aparece delante del *foramen estilomastoideus*.

Estas dos zonas deprimidas están bien desarrolladas en *U. spelaeus*, bastante menos en *U. arctos*, pasando desapercibidas en *U. prearctos*. No se conoce la morfología de esta zona en *U. deningeri*.

Según Hunt (op. cit.) existen dos entotimpánicos en el cráneo de *U. americanus* Pallas: rostral y caudal. Este último se divide en dos porciones: anterior y posterior. Idéntica disposición morfológica se detecta en los Ursidos europeos del Pleistoceno.

El entotimpánico rostral sólo se observa en cráneos seccionados, fig. 3. En ejemplares adultos se presenta como un tubo óseo de paredes muy finas, destinado a confinar la rama medial de la arteria carótida interna; contacta amplia y firmemente con

el borde interno de la base del promontorio, pero nunca se fusiona con el petroso. Tal y como se observa, constituye parte del oído medio, aunque se ha preferido describirlo conjuntamente con el otro entotimpánico, caudal, que forma parte de la región externa del oído.

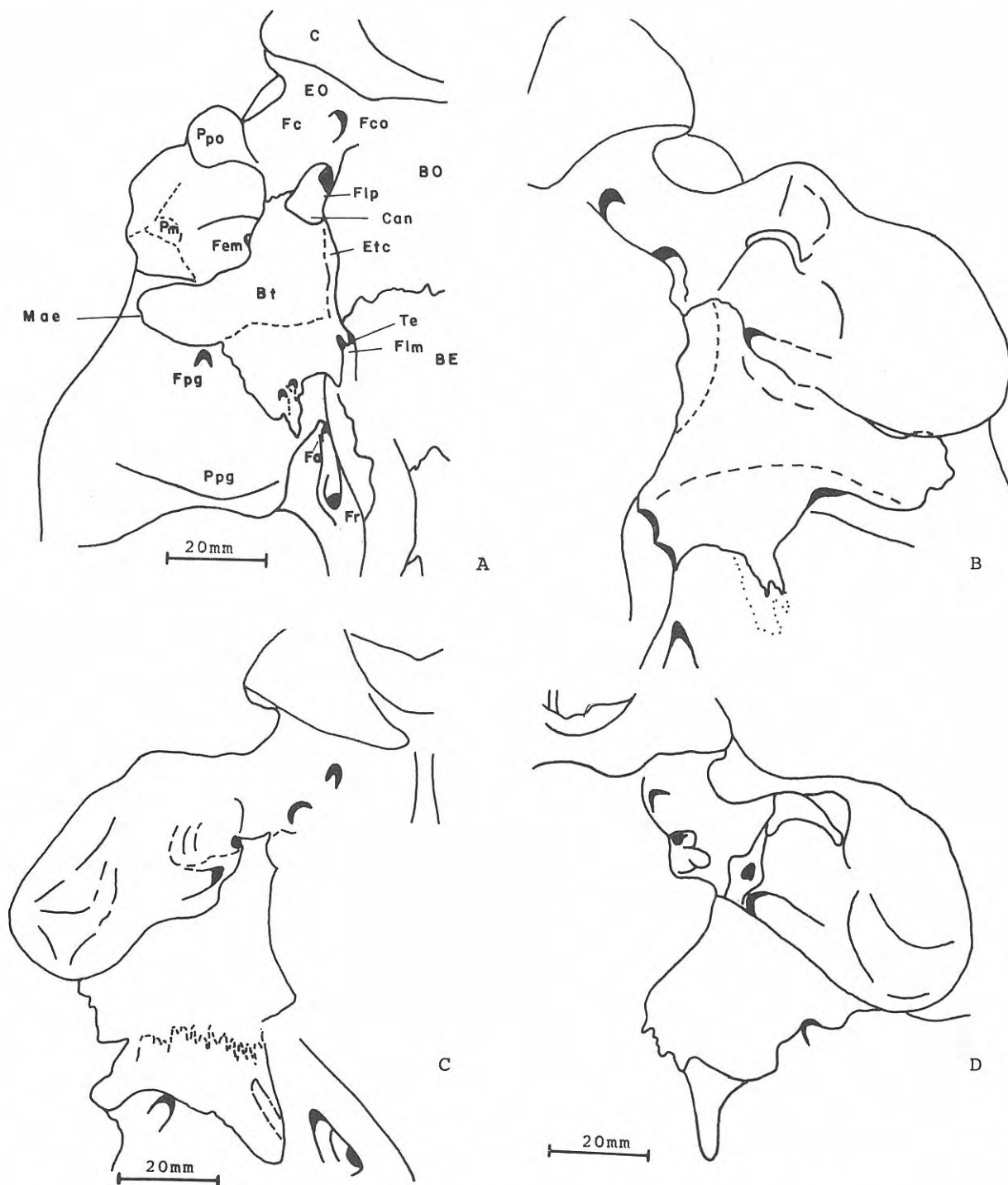


Figura 1. La región basilar del cráneo. A-*U. arctos* hembra joven; B-*U. prearctos* macho joven; C-*U. spelaeus* macho viejo; D-*U. arctos* macho viejo. BE-basiesfenoides, BO-basioccipital, Bt-*Bulla tympanica*, C-cóndilo, Can-canal seno venoso y carótida, Etc-entotimpánico caudal, EO-exoccipital, Fc-fosa condílea, Fco-foramen condiloideus, Fem-foramen estilomastoideus, Flm-foramen lacerus medius, Fip-foramen lacerus posterior, Fo-Foramen ovale, Fpg-foramen postglenoidalis, Fr-foramen rotundum, Mae-meatus acusticus externus, Pm-procésus mastoideus, Pp-procésus paraoccipitalis, Te-tuba Eustachii.

En el entotimpánico caudal aparecen dos osificaciones discretas, que permiten separar un entotimpánico caudal anterior y otro posterior.

El entotimpánico caudal anterior cuando no está totalmente cabalgado por el basioccipital, llega a ser visible en norma basilar, fig. 1; usualmente sólo se

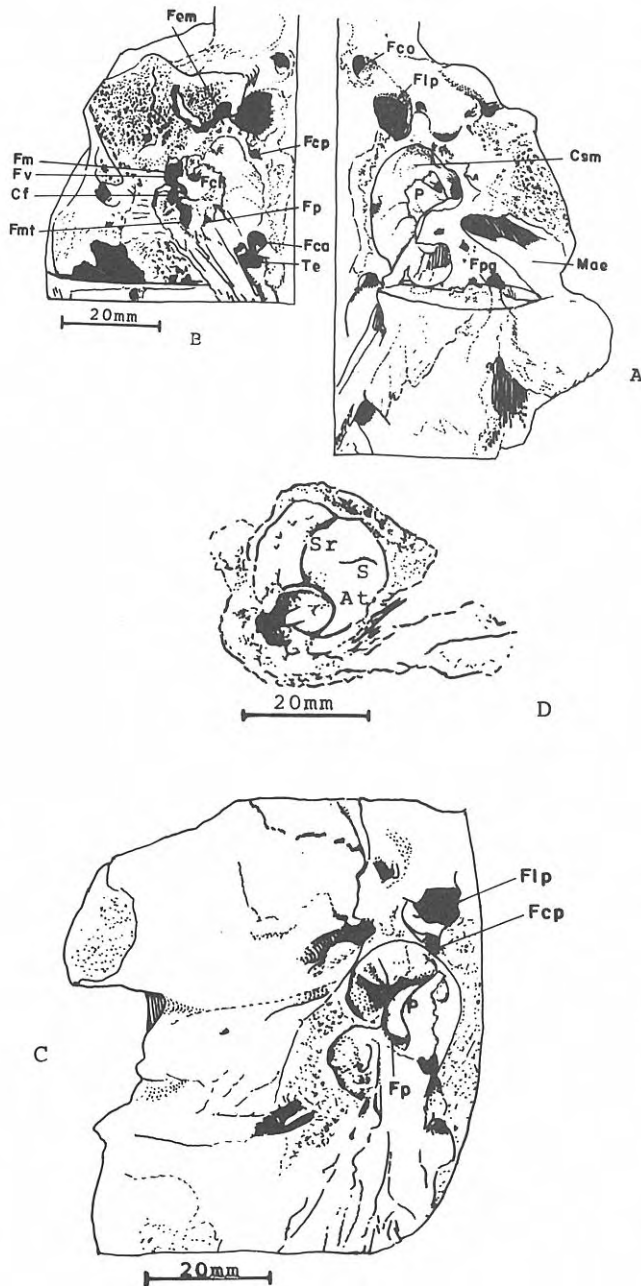


Figura 2. Vista de la región basicraneal con la bulla seccionada. A y B *U. arctos*; C-*U. spelaeus*; D-*U. deningeri*. Cf-canal facialis, Csm cámara supra-meatal, Fca-foramen carotideus anterior, Fcl-fenestra cochleae, Fcp-foramen carotideus posterior, Fem-foramen estilomastoideo, Flp-foramen lacerus posterior, Fm-fossa musculus stapedialis, Fmt-fossa musculus tensor tympani, Fp-foramen promontorium, Fpg-foramen postglenoideo, Fv-fenestra vestibuli, P-promontorio, Te-tuba Eustachii, S-septum, Sr-septas radiales, At-anillo timpánico.

ve en secciones, fig. 3. Puede definirse como una banda ósea que posee una línea de sutura recta con el timpánico, que se desarrolla a lo largo de todo el borde interno de la *bulla tympanica*. Posee una cara externa cóncava, mientras que la cara interna, que articula con el basioccipital, es rugosa y convexa.

El entotimpánico rostral posterior se observa externamente en animales muy jóvenes; luego sólo es observable en cráneos seccionados, fig. 3 B. Contribuye al cierre posterior de la *bulla tympanica* y no es fácil de distinguir en ejemplares adultos. Contacta netamente con el petroso un poco por detrás de la *fenestra cochleae*, pero no se suelda con él.

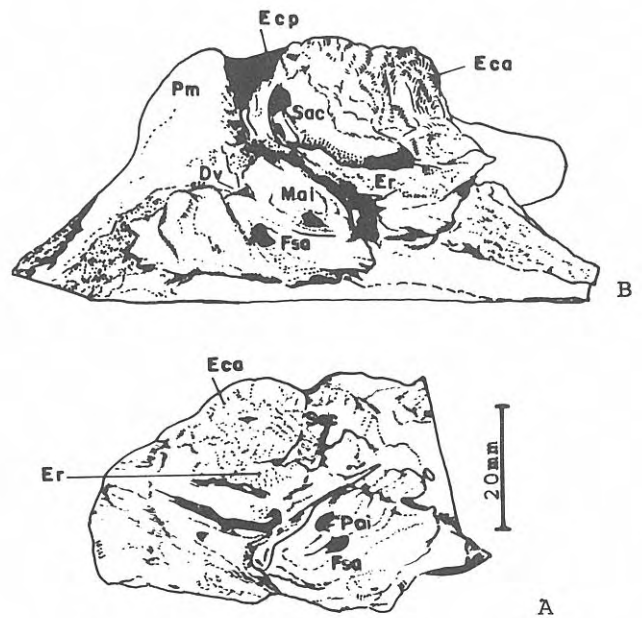


Figura 3. Vista cerebral de la región del oído. A-*U. prearcetos*; B-*U. spelaeus*. Dv-ductus vestibuli, Eca-entotimpánico caudal anterior, Ecp-entotimpánico caudal posterior, Er-entotimpánico rostral, Fs-fossa subarquata, Mai meato acústico interno, Sac-surco rama interna de la arteria carótida interna, Poi-porus acusticus internus, Pm-processus mastoideus, Sb-entrada al seno basilar.

Región auditiva media

Para estudiar la región del oído medio, se ha de eliminar la parte ventral de la *bulla tympanica*, fig. 2 A. Se observa la disposición anatómica siguiente: el *meatus acústicus externus* es claramente visible, aunque ha desaparecido su suelo. En el ángulo antero-interno se diferencian netamente el *foramen carotideus medius* y la *Tuba Eustachii*. En el fondo de un septum no muy grande aparece el petroso, cuya parte más visible es el promontorio, sobre el que se apoyan, sin soldarse con él, los entotimpánicos rostral y caudales. Detrás, y ya sobre el plano basilar, aparece el *foramen lacerus posterior*. Sobre el promontorio destaca la *fenestra cochleae*.

Si se elimina una porción más extensa de la *bulla tympanica*, fig. 2 B, ya ha desaparecido casi totalmente el *septum*, quedando parte de los entotimpánicos rostral y caudales unidos, que recubren medial y caudalmente parte del promontorio del petroso. Se aprecian mucho más nítidamente: la *fenestra cochleae*, *fenestra vestibuli*, *fossa musculus tensor tympani*, *fossa musculus stapediales*, entrada al canal facialis y el orificio de salida al *septum* de la rama promontorio de la arteria carótida interna.

Un cráneo de *U. spelaeus* seccionado de forma similar, fig. 2 C, muestra la región del oído medio, y en especial al *septum*, netamente más desarrollados que en *U. arctos*, descrito en el párrafo anterior. En la figura se aprecia un esbozo de anillo timpánico y el *septum* aparece dividido en dos partes, anterior y posterior, por una robusta *septa* vertical que se desarrolla más o menos sobre la perpendicular al eje de simetría longitudinal del *meatus acusticus externus*. La porción posterior es la más voluminosa. Además existen otras septas radiales mucho más finas. En la fig. 2 C, se aprecia, además, que en *U. spelaeus* los entotimpánicos rostral y caudales no recubren al petroso de forma tan marcada como lo hacen en *U. arctos*.

Un fragmento del cráneo de *U. deningeri*, fig. 2 D, permite observar la región del oído medio: aunque el *septum* muestra indicios de estar dividido y existe una *septa* gruesa, no hay una separación tan neta en dos volúmenes como ocurre en *U. spelaeus*. Se aprecia el anillo timpánico.

La existencia, en *U. spelaeus*, de un *septum* dividido en dos porciones, anterior y posterior, es un dato de gran interés ya que según Hough (1952) este fenómeno no se da en Ursidos y Procyónidos actuales: "Bulla simple, without septae or rafters in all early forms and in most later ones. When septas and rafter do form these are radiating ridges that do not bring about a bipartite division of the bulla". En definitiva: este hecho confirma un mayor grado de evolución de la región auditiva en *U. spelaeus*, ya que una mayor complejidad de la bulla aumenta su capacidad de resonancia. Esta mayor capacidad auditiva podría interrelacionarse con el pequeño desarrollo del lóbulo olfatorio, Torres (1984).

Región auditiva interna

Esta zona está compuesta básicamente por el petroso, que en los Ursidos se coloca en el interior del cráneo, de forma que su borde dorsomedial, fig. 4, contacta en todo su desarrollo con el tentorio óseo, que lo cabalga ligeramente pero sin fusionarse con él. El borde posterior se apoya ampliamente sobre el exoccipital con el que, en ejemplares adultos, se fusiona ampliamente, siendo difícil establecer dónde termina. También se apoya en el mastoide con el que se fusiona. El borde anterior es libre, fig. 4.

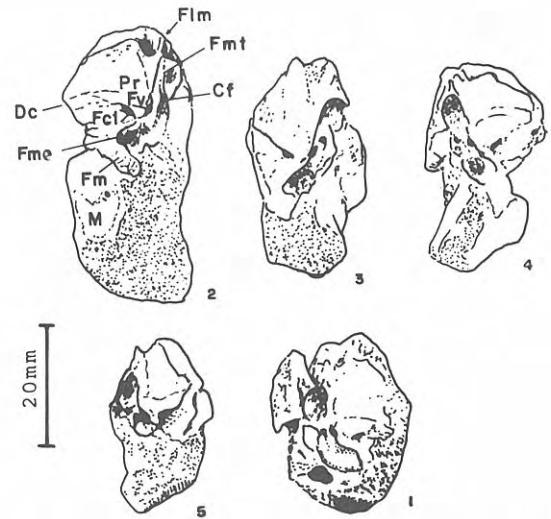


Figura 4. Petrosos vistos por su cara ventromedial. 1-*U. prearctos*; 2-4 *U. deningeri*; 5-*U. spelaeus*. Cf-canal facialis, Flm-foramen lacerus medius, Fm-fissura mastoidea, Fme-fossa musculus stapediales, Fmt-fossa musculus tensor tympani, Fv-fenestra vestibuli, M-mastoide, P-promontorium.

Si se observa la cara ventromedial, es posible apreciar cómo la parte posterior del petroso está extensamente unida al exoccipital.

Los bordes medial y anteromedial del hueso son gruesos, y en *U. deningeri* profundamente excavados por el surco que confina la rama medial de la arteria carótida interna, que corre por el tercio anterior del borde medial y por todo el borde anteromedial. Este surco no aparece de forma tan marcada en *U. spelaeus* y *U. arctos*. En *U. prearctos* también aparece, aunque el único ejemplar que se ha estudiado tiene esta zona algo deteriorada.

Sobre el borde medial del petroso, se puede observar una pequeña escotadura, situada inmediatamente detrás de la máxima proyección del borde: es el *foramen jugulare*, que en los Ursidos es de pequeñas dimensiones. Uno de los accidentes topográficos más importantes de esta cara del petroso, es un profundo surco arrosariado que, desde el vértice anterior del hueso, corre por los bordes medial y ventral. En el surco destacan tres depresiones. La anterior es la más larga y profunda, *fossa musculus tensor tympani*, y su fondo se levanta bruscamente cerrándola en parte, aunque a este cierre coadyuda una ligera estrección de las paredes. Bajo este estrechamiento, aparece otra depresión, bastante menor, que constituye la entrada al *canal facialis*: foramen de tamaño respetable, de perímetro circular y recubierto por una ceja ósea muy fina que se dirige hacia atrás. A su mismo nivel o en posición ligeramente más retrasada, en *U. arctos* mucho más retrasada, aparece la *fenestra vestibuli*, generalmente de dimensiones importantes y con un contorno elíptico característico. La última depresión, *fossa musculus stapediales*, se abre al final del surco: es de contorno

redondeado-irregular y más ancha y somera que la *fossa tensor tympani*; en *U. spelaeus* es estrecha y larga, más ancha y abierta de *U. deningeri*, larga y estrecha en *U. prearctos* y más corta en *U. arctos*.

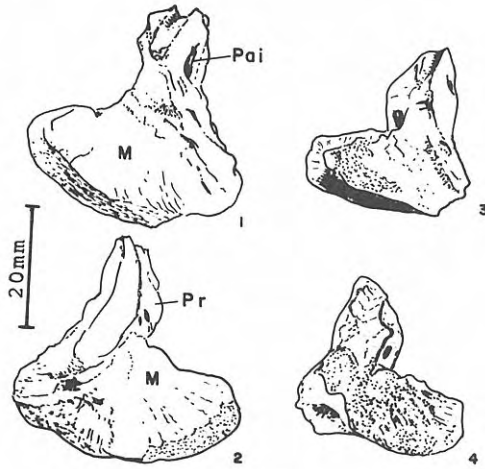


Figura 5. Petrosos vistos por su cara dorsoventral. 1-2 *U. deningeri*, 3-4 *U. spelaeus*. M-mastoide, P-promontorium, Pai-porus acusticus internus.

La parte más prominente de esta cara del petroso es el promontorio, bien desarrollado en todas las especies, aunque algo menos en *U. prearctos*, lo que da una mayor profundidad relativa de la *fossa musculus tensor tympani*. Se trata de una eminencia mamelonar con su flanco posterior netamente más abrupto que el anterior. Tras el promontorio, caudalmente

a él, aparece un agudo saliente óseo que separa la *fenestra vestibuli*, situada medial a él, de la *fenestra cochleae*. La primera de ellas aparece fuertemente hundida bajo el promontorio y tiene contorno circular. En la fig. 5, se aprecia esta zona, aunque en este caso se ha preservado el mastoide soldado al petroso, siendo posible también ver la *fissura mastoidea*. En *U. spelaeus*, la *fenestra cochleae* va precedida de una amplia zona suavemente cóncava, mientras que en las otras tres especies, esta ventana se abre de forma abrupta en el borde del promontorio.

Sobre el promontorio se puede observar un surco, sólo con luz rasante, que es la impresión de la rama promontorio de la arteria carótida interna. En *U. prearctos* aparece bien marcado. En *U. deningeri* tenuemente en la mitad de los casos. En *U. spelaeus* tenue y de forma esporádica. En *U. arctos* siempre aunque tenue. En la cara ventral del petroso se separan dos regiones: la anterior-cochlear y la posterior piramidal, fig. 6. El borde dorsal de esta cara es uniforme y suavemente convexo, mientras que el borde ventral es claramente más irregular ya que queda interrumpido por dos pequeñas irregularidades: una pequeña escotadura, seguida de un finísimo surco que llega hasta el borde del hueso, *ductus cochlear*, tras el que se desarrolla otra escotadura netamente mayor que contribuye a la delimitación del *foramen jugulare*. En posición más elevada aparece el *ductus endolimphaticus*. En la región cochlear destaca el *meatus acusticus internus*: profunda depresión situada a mitad de la altura de la cara y en su tercio anterior, cubierta por una ceja ósea. En su fondo aparecen tres agujeros: el que aparece en

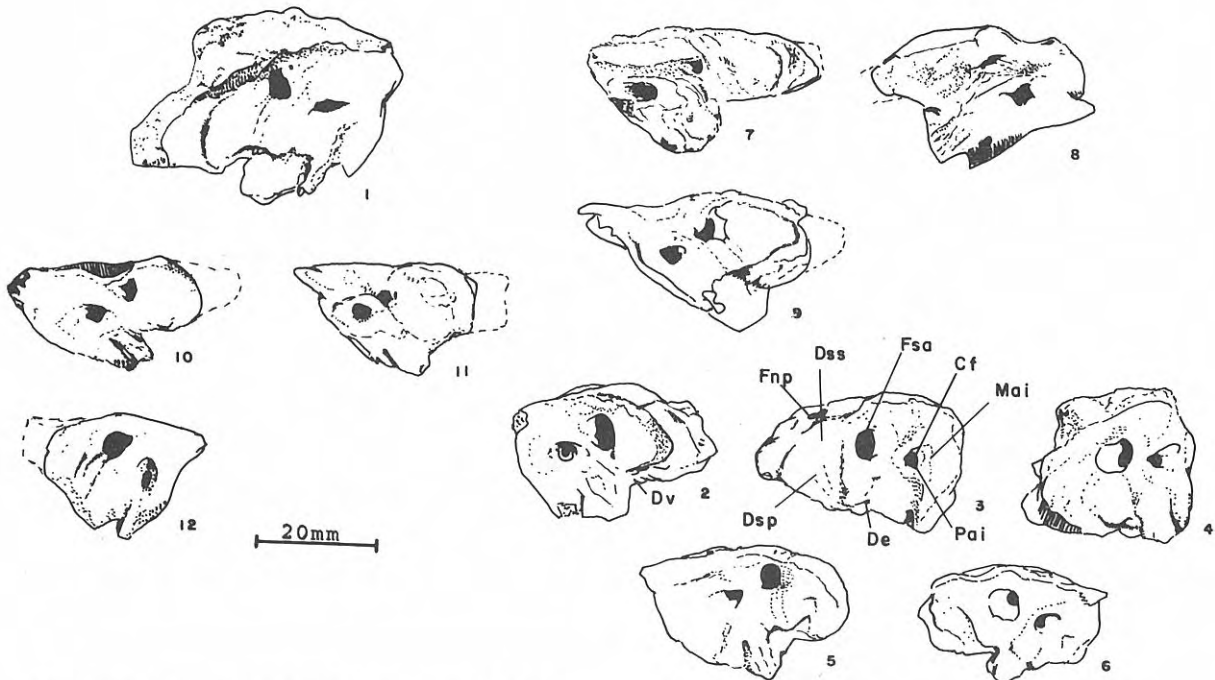


Figura 6. Petrosos vistos por su cara cerebral. 1-*U. prearctos*; 2-6 *U. deningeri*, 7-9 *U. spelaeus*. Cf-canal facialis, Dc-ductus cochleae, Dsp-ductus semicircularis posterior, Dss-ductus semicircularis superior, Dv-ductus vestibuli, Fnp-foramen nervi petrosi majoris, Fsa-fossa subarquata, Mai-meatus acusticus internus, Pai-porus acusticus internus.

posición más ventromedial es el *porus acusticus internus*: vía de entrada del nervio acústico a la espiral del caracol cochlear. El que se abre en posición más dorsolateral es el *canal facialis*: entrada al acueducto falópico, que se desarrolla en sentido ventral y girando al final para aparecer en el techo de la *fossa musculus tensor tympani*. Hay un tercer agujero, de menor tamaño: la entrada del *nervi petrosi majoris*.

En la vecindad del borde ventral, en la vertical del *porus acusticus internus*, se abre el *ductus cochleae*, ya que ha sido descrito.

La región piramidal es topográficamente más accidentada. En primer lugar destaca la *fossa subarquata* (fosa flocular), que aparece a la misma altura o un poco más alta que el *meatus acusticus internus*. Su contorno es circular; es profunda y orientada caudalmente. Su borde anterior se inclina suavemente hacia dentro mientras que el posterior da una ceja, excepto en *U. prearctos* donde aparece en el fondo de una suave depresión.

Detrás de la fosa flocular, aparece un área suavemente cóncava, limitada por detrás por una arista aguda y bien marcada con la convexidad orientada caudalmente, que define el *ductus semicircularis posterior* y el *ductus semicircularis superior*, que en todas las especies están bien desarrollados. En la fig. 6, se pone de manifiesto la variabilidad intraespecífica existente en las caras cerebrales de petrosos de *U. deningeri*.

Algunas de las variaciones del tamaño posiblemente tengan su origen en el diformismo sexual que se manifiesta en todo el esqueleto y dentición de los Ursidos, Torres (op. cit.).

CONCLUSIONES

Del análisis morfológico comparativo que se ha realizado en este trabajo, se deduce que existen una serie de diferencias morfológicas en los componentes de la región auditiva de los osos pleistocenos. No resulta fácil calibrar la importancia y significado de estas diferencias, algunas de las cuales podrían obedecer al hecho de haberse estudiado muestras poco numerosas, especialmente de *U. prearctos* y *U. arctos*, que no han permitido conocer las variaciones intraespecíficas en su justo desarrollo.

Como diferencias morfológicas menores, se pueden tomar que la *fenestra vestibuli* esté en posición retrasada en *U. arctos*; la presencia de una zona cóncava que antecede a la *fenestra cochleae* en *U. spelaeus*; que la *fossa musculus tensor tympani* posea morfologías ligeramente distintas en las cuatro especies; la posición ligeramente distinta con que en *U. prearctos* se abre la *fossa subarquata* y el desarrollo ligeramente menor del promontorio en *U. prearctos*.

Sí parecen ser diferencias notables la morfología de la *bulla tympanica*: la de *U. spelaeus*, es algo distinta a las de *U. prearctos* y *U. arctos*. La orienta-

ción del *meatus acusticus externus*: oblicuo en *U. spelaeus* y horizontal en *U. prearctos* y *U. arctos*.

No obstante, la presencia de un *septum* dividido parcialmente en *U. deningeri*, y totalmente en *U. spelaeus*, frente a *septum* indiviso en *U. arctos*, parece ser una de las diferencias morfológicas más interesantes. Al igual que la traza de la rama promontorio de la arteria carótida interna, que con un carácter de arcaísmo, se detecta siempre en *U. arctos* y *U. prearctos*, faltando en la mitad de los petrosos de *U. deningeri* y en la mayoría de los *U. spelaeus*.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a la Dra. M. T. Alberdi, del Museo Nacional de Ciencias Naturales (C.S.I.C.) y al Dr. M. A. Lamolda, la lectura crítica del original y las sugerencias realizadas.

BIBLIOGRAFÍA

- Beaumont, G. 1986. Norte sur la région auditive de quelques Carnivores. *Archive des Sciences Genève*: 21, 2, 211-224.
- Ginsburg, L. 1966. Les Amphicyons del Phosphorites de Quercy. *Annales de Paléontologie*, 52, 23-64.
- Hough, J. 1952. Auditory region in North American Felidae: signifiante in Phylogeny. *Geological Survey Professional Papers*, 243, 95-115.
- Hunt, R. 1974. The Auditory Bulla in Carnivora: An anatomical Basis for Reappraisal of Carnivora Evolution. *Journal of Morphology*, 143, 21-76.
- Marinelli, W. 1931. Der Schädel des Hölenbären in Dier Drachenhöhle bei Mixnitz. *Speläologische Monographien. Herausgegeben von speläologischen Institut Beim Bundesministerium Fur Land-und Forstwirtschaft, Deutschland*, Bd VIII-VIII, 332-497.
- Pocock, R. I. 1928. The structure of the auditory bulla in the Procyonidae and the Ursidae, with a note on the bulla of Hiena. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 963-974.
- Thenius, E. 1949. Über die Geörregionen von Indarctos. *Sitzungsberichten der Osterreichischen Akademie des Wissenschaften Mathem-Natur*, I, 158. Bd, 9-10.
- Torres, T. 1984. *Los Úrsidos del Pleistoceno-Holoceno de la Península Ibérica*. Tesis Doctoral Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Minas de Madrid, 653 p.
- Van der Klaauw 1983. On mammalian auditory bullae showing a indistinctly complex structure in the adult *Journal of Mammalogy*, 11, 55-60.
- Weeb, S. y Taylor B. 1980. The phylogeny of hornless ruminants and a description of the cranium of *Archaeomeryx*. *Bulletin of the American Society of Natural History*, 167, 121-154.
- Wincza H. 1886. Über einige Entwichelungsveraenderungen in der Gegende des Schadelgrundes bei Saugetieren. *Bulletin Internationale Academie des Siences de Gracovie* 326-337. (non vidi).

Manuscrito recibido: 4 de setiembre, 1986
Manuscrito aceptado: 26 de febrero, 1987