



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE FILOSOFIA E CIÊNCIAS HUMANAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOLOGIA

Alexsander Trevisan Pereira

**Ursidae (Mammalia, Carnivora) do Quaternário do sudoeste do Rio Grande do Sul:
aspectos taxonômicos, estratigráficos e cronológicos**

Florianópolis

2023

Alexsander Trevisan Pereira

**Ursidae (Mammalia, Carnivora) do Quaternário do sudoeste do Rio Grande do Sul:
aspectos taxonômicos, estratigráficos e cronológicos**

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Geologia da Universidade Federal de Santa Catarina como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Geologia.

Orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Patrícia Hadler Rodrigues
Coorientadora: Prof^ª. Dr^ª. Ana Maria Ribeiro

Florianópolis

2023

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Trevisan Pereira, Alexsander

Ursidae (Mammalia, Carnivora) do sudoeste do Rio Grande do Sul: aspectos taxonômicos, estratigráficos e cronológicos / Alexsander Trevisan Pereira ; orientadora, Patrícia Hadler Rodrigues, coorientadora, Ana Maria Ribeiro, 2023.
100 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Filosofia e Ciências Humanas, Programa de Pós-Graduação em Geologia, Florianópolis, 2023.

Inclui referências.

1. Geologia. 2. Geologia. 3. Evolução crustal e análise de bacias. 4. Mamíferos do Quaternário do Brasil. I. Hadler Rodrigues, Patrícia. II. Ribeiro, Ana Maria. III. Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós Graduação em Geologia. IV. Título.

Alexsander Trevisan Pereira

**Ursidae (Mammalia, Carnivora) do sudoeste do Rio Grande do Sul: aspectos
taxonômicos, estratigráficos e cronológicos**

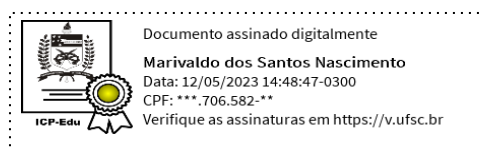
O presente trabalho em nível de Mestrado foi avaliado e aprovado, em 03 de Maio de 2023
pela banca examinadora composta pelos seguintes membros:

Prof. Dr. Leopoldo Héctor Soibelzon
Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas

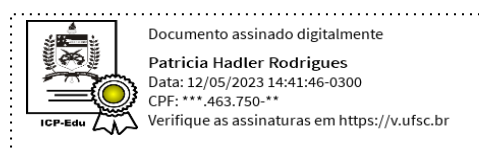
Prof. Dr. Aldo Manzuetti
Universidad de la República de Uruguay

Profa. Dra. Carolina Saldanha Scherer
Universidade Federal do Recôncavo da Bahia

Certificamos que esta é a versão original e final do trabalho de conclusão que foi julgado
adequado para obtenção do título de Mestre em Geologia



Prof. Dr. Marivaldo dos Santos Nascimento
Coordenador do Programa de Pós-Graduação em Geologia



Profa. Dra. Patrícia Hadler Rodrigues
Orientadora

Florianópolis, 2023

Este trabalho é dedicado a Pedro, meu irmão mais novo, minha
esperança para uma nova geração que aprecie a ciência.

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Bolsas Universitárias de Santa Catarina (UNIEDU/FUMDES) pela bolsa de mestrado, que permitiu que eu realizasse este trabalho;

Ao Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) pelo financiamento da datação por luminescência opticamente estimulada do afloramento estudado;

Ao Programa de Apoio à Pós-Graduação da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (PROAP – CAPES) do Ministério da Educação pelo custeio das despesas para a viagem de estudos ao Museu de Ciências Naturais da Secretaria Estadual do Meio Ambiente e Infraestrutura do Rio Grande do Sul (MCN-SEMA);

À Universidade Federal de Santa Catarina e ao Programa de Pós-Graduação em Geologia; à coordenação do PPGGeologia por resolver as questões burocráticas no decorrer do curso;

À direção do Centro de Filosofia e Ciência Humanas (CFH-UFSC) pela infraestrutura utilizada durante o desenvolvimento deste estudo;

À Profa. Orientadora Patrícia Hadler Rodrigues, que me guiou a cada passo de desenvolvimento do trabalho, oferecendo seu tempo, conhecimento e esforço. Uma orientadora não apenas no estudo e na pesquisa mas também na vida acadêmica e profissional, de quem me orgulho;

À Profa. Coorientadora Ana Maria Ribeiro, por ter disponibilizado o material e dados geocronológicos necessários para a realização do trabalho, pelas sugestões e conselhos sempre relevantes durante o decorrer do mestrado e pela hospitalidade durante a viagem de estudos ao MCN-SEMA em Porto Alegre;

Ao Dr. Átila Augusto Da-Rosa pelo acompanhamento durante o trabalho de campo e pelas preciosas contribuições no desenvolvimento do artigo;

A Márcia Jardim e Tatiane Campos Trigo por permitirem acesso ao material da coleção de mastozoologia do MCN-SEMA;

Ao Dr. Jorge Ferigolo pelas valiosas sugestões sobre osteologia e morfologia;

Aos proprietários das fazendas Granja do Catarino (Quaraí-RS) e Santa Isabel (Uruguaiana-RS), por permitirem acesso às propriedades onde estão localizados os afloramentos estudados;

Aos professores da Pós-Graduação em Geologia, cujas aulas me forneceram conhecimento e inspiração para o trabalho;

À minha mãe, Maria da Glória Trevisan, pelo apoio, amor e paciência durante os momentos tortuosos da jornada do mestrado;

Ao meu irmão mais novo, Pedro Trevisan Andrade, por ser uma fonte de carinho e confiança sempre que precisei;

Aos meus amigos da Pós-Graduação em Geologia, Bruno Osmar Gonzatto e Alysson Felipe de Freitas, que compartilharam muitas das mesmas dificuldades, as quais em conjunto são sempre mais suportáveis;

Aos meus amigos Volni da Silva Júnior, Maria Eduarda de Melo Alves e Gisiane Gavineski, por me lembrar que as vezes é preciso dar um tempo e deixar o trabalho de lado.

Ao meu grupo de RPG, em especial Mário Eli e Mateus Rodrigues, por proporcionarem momentos de aventura, diversão e risadas que me motivaram a sempre continuar;

Por fim, a todos aqueles que, de um modo ou de outro, fizeram parte de mais esta fase do meu percurso no mundo acadêmico e científico, enriquecendo-o.

*“Palavra puxa palavra, uma ideia traz
outra, e assim se faz um livro, um governo, ou uma
revolução, alguns dizem que assim é que a natureza
compôs as suas espécies.”*
(MACHADO DE ASSIS, 1883)

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Cladograma sintetizando a filogenia dos principais grupos da ordem Carnívora. Ramos em vermelho indicam a subordem Caniformia e os ramos em azul a subordem Feliformia. Adaptado de Valkenburgh <i>et al.</i> (2014).	17
Figura 2. Mapa de distribuição global das espécies atuais de Ursidae. Adaptado de Herrero (1999).	18
Figura 3. Cladograma apresentando as relações entre os representantes atuais da família Ursidae. Adaptado de Pagès <i>et al.</i> (2008), Kutschera <i>et al.</i> (2014) e Wu <i>et al.</i> (2015).	19
Figura 4. A) Três possíveis topologias para a árvore filogenética dos Tremarctinae. B) Nível de suporte das três diferentes topologias com base em sequências de genoma nuclear, mostrando um suporte muito mais significativo para a hipótese com os clados <i>Arctotherium</i> e <i>Tremarctos</i> + <i>Arctodus</i> . Adaptado de Salis <i>et al.</i> (2017).	20
Figura 5. Escala cronológica da América do Sul com seus andares/idades, as biozonas que os definem e os primeiros registros das famílias de origem norte-americana, associados à respectiva fase do GIBA. Adaptado de Cione <i>et al.</i> (2015).	22
Figura 6. Crânios e mandíbulas de: A) <i>Arctotherium angustidens</i> ; B) <i>Arctotherium vetustum</i> ; C) <i>Arctotherium bonariense</i> ; D) <i>Arctotherium tarijense</i> ; E) <i>Arctotherium wingei</i> . Escala = 5 cm. Adaptado de Figueirido e Soibelzon (2009).	23
Figura 7. Localidades com registro de ursídeos fósseis no Brasil.	25
Figura 8. Mapa da região sudoeste do Rio Grande do Sul indicando os afloramentos em que foram coletados fósseis de mamíferos no Rio Quaraí (amarelo) e no Arroio Touro Passo (laranja). O Passo do Juquiry, de onde provém os fósseis estudados, está destacado com uma estrela vermelha. 1, Pay Paso; 2, Mina I; 3, Lagoa da Música; 4, Paso del León; 5, Passo do Juquiry; 6, Arroio Garupá; 7, Piedra Pintada; 8, Cerro da Tapera; 9, Estiba; 10, Ponte Velha II; 11, Ponte Velha I; 12, Barranca Grande; 13, Milton Almeida; 14, Confluência do Pindaí. Adaptado de Ribeiro e Scherer (2009).	28
Figura 9. Foto e coluna estratigráfica simplificada da localidade Lagoa da Música. Adaptado de Da-Rosa (2009).	29
Figura 10. Foto e coluna estratigráfica da localidade Cerro da Tapera. Adaptado de Pitana (2011). ...	29
Figura 11. Coluna estratigráfica da Formação Touro Passo ilustrando os membros definidos com base na localidade Milton Almeida. Adaptado de Bombin (1976).	30
Figura 12. Correlação entre afloramentos da Aloformação Guterrez (abaixo da linha de Datum) e afloramentos considerados por Da-Rosa (2009) como atribuíveis à Formação Touro Passo (acima da linha de Datum). Retirado de Da-Rosa (2009).	31
Figura 13. Colunas estratigráficas das localidades A) Ponte Velha I e II (seção composta) e B) Barranca Grande, mostrando as três associações de fácies (af.). Adaptado de Oliveira e Kerber (2009).	32

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	13
1.1 OBJETIVOS	14
1.1.1 Objetivo principal	14
1.1.2 Objetivos específicos	14
1.2 MATERIAL E MÉTODOS	14
1.2.1 Material	14
1.2.2 Métodos	15
2 ESTADO DA ARTE	17
2.1 A FAMÍLIA URSIDAE	17
2.2 A SUBFAMÍLIA TREMARCTINAE	19
2.3 O GÊNERO <i>ARCTOTHERIUM</i>	21
2.4 OS URSIDAE FÓSSEIS DO BRASIL	24
2.5 ESTRATIGRAFIA, GEOCRONOLOGIA E PALEOMASTOFAUNA DO PASSO DO JUQUIRY E LOCALIDADES CORRELATAS	27
3 RESULTADOS	37
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS	93
5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	94

RESUMO

A família Ursidae é distribuída atualmente no Ártico, na Europa, na Ásia e nas Américas e está dividida em três subfamílias: Ailuropodinae, Ursinae e Tremarctinae. Tremarctinae inclui o único urso sul-americano atual, *Tremarctos ornatus*, o urso-de-óculos, habitante da região andina. Há para o Pleistoceno do continente um amplo registro fóssil de ursídeos, sendo todas as espécies incluídas no gênero *Arctotherium*. Fósseis de *Arctotherium* são conhecidos da Venezuela, Bolívia, Chile, Argentina, Uruguai e Brasil. O estudo dos ursídeos fósseis no Brasil iniciou ainda na primeira metade do século XIX e atualmente são conhecidos fósseis para os estados de Tocantins, Ceará, Rio Grande do Norte, Piauí, Bahia, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais e Rio Grande do Sul. O material do Rio Grande do Sul é o único dentre os fósseis brasileiros de Ursidae proveniente de depósito fluvial. Ele consiste em um conjunto de ossos pós-cranianos (primeira a sexta vértebras lombares, sacro, escápula esquerda, úmero esquerdo, porção direita da cintura pélvica, fêmur esquerdo) do afloramento Passo do Juquiry, localizado às margens do Rio Quaraí, na fronteira sudoeste com o Uruguai. A descrição morfológica dos ossos e a comparação com outros Tremarctinae permitiram atribuir os fósseis a *Arctotherium* sp. Estimativas de massa utilizando equações alométricas com base em medições do úmero e fêmur indicaram em maioria valores acima de 400 kg. Estes valores são esperados das espécies *Arctotherium bonariense* e *Arctotherium tarijense*, o que condiz com as medidas dos fósseis. O estudo estratigráfico do Passo do Juquiry mostrou que ele é composto por uma associação de fácies de planície de inundação, dividida em três camadas (JA, JB, JC). Datação por luminescência opticamente estimulada da camada JB resultou em uma idade de 40.500 ± 7.500 anos AP. Associações de fácies de planície de inundação também são encontradas em outros afloramentos do Rio Quaraí e das formações Touro Passo, Sopas e Toropí/Yupoí, as quais são correlatas. Comum entre todos estes afloramentos é a presença de nódulos carbonáticos no topo das seções. Embora haja semelhança litológica, comparação entre as idades absolutas disponíveis mostrou que sua deposição não foi sincrônica. Os sedimentos do Passo do Juquiry indicaram a presença de dois episódios de clima árido separados por um episódio de clima úmido há cerca 40.500 anos AP.

Palavras-chave: *Arctotherium*, Passo do Juquiry, Formação Touro Passo, Quaternário.

ABSTRACT

The Ursidae family is currently found in the Arctic, Europe, Asia, and the Americas. It consists of three subfamilies: Ailuropodinae, Ursinae and Tremarctinae. Tremarctinae includes only one extant species, *Tremarctos ornatus*, the spectacled bear. It inhabits the Andean region and is the only living South American bear. However, the Pleistocene of the continent has a wide ursid fossil record, with all species being included in the *Arctotherium* genus. *Arctotherium* fossils are known from Venezuela, Bolivia, Chile, Argentina, Uruguay, and Brazil. The study of fossil ursids in Brazil started in the first half of the XIX century and records are known from the states of Tocantins, Ceará, Rio Grande do Norte, Piauí, Bahia, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais and Rio Grande do Sul. The material from Rio Grande do Sul is the only Brazilian fossil Ursidae to come from a fluvial deposit. It consists of MCN-PV 1940/A-K, a set of postcranial bones (lumbar vertebrae 1-6, sacrum, left scapula, left humerus, right portion of the pelvic girdle, left femur) from the Passo do Juquity outcrop, located on the banks of the Quaraí River, in the Southwestern frontier with Uruguay. Morphological description and comparison with other tremarctine bears allowed to assign the fossils to *Arctotherium* sp. Body mass estimates using allometric equations based on measurements of the humerus and femur suggested values mostly above 400 kg. These are values expected for the *Arctotherium bonariense* and *Arctotherium tarijense* species, which matches the measurements of the fossils. The stratigraphic study of Passo do Juquity showed it configures a floodplain fines facies association split in three layers (JA, JB, JC). Optically stimulated luminescence dating of the JB layer resulted in an age of $40,500 \pm 7,500$ years BP. Floodplain fines facies associations are also found in other Quaraí River deposits and in deposits from the correlated Touro Passo, Sopas and Toropí/Yupoí formations. Common to all these deposits is the presence of carbonate nodules on the top layers. Despite the lithological similarities, comparison between available absolute ages showed their deposition was not synchronous. The sediments from Passo do Juquity indicated the presence of two arid climate episodes separated by a humid climate episode at circa 40.500 years BP.

Keywords: *Arctotherium*, Passo do Juquity, Touro Passo Formation, Quaternary.

1 INTRODUÇÃO

As primeiras referências a mamíferos fósseis pleistocênicos provenientes do Rio Grande do Sul são do final do século XIX, tratando-se de alguns registros esporádicos mencionados por Dahne (1887) e Ameghino (1889, 1890). A partir da década de 1930 tem-se as primeiras descrições detalhadas e classificação do material fóssil, sendo pioneiros os estudos de Tupi-Caldas (1938) e Paula-Couto (1939, 1940a, 1940b). Os trabalhos de Souza-Cunha (1959) e Bombin (1975, 1976) expandiram o conhecimento sobre o tema, sendo Bombin (1976) de particular importância por estabelecer pela primeira vez uma unidade estratigráfica formal para o Pleistoceno do oeste do estado, a Formação Touro Passo.

A partir da década de 1990 houve um forte incremento na pesquisa sobre mamíferos fósseis do Rio Grande do Sul (e.g., Oliveira 1992, 1996, Oliveira *et al.* 2002, Scherer *et al.* 2002, 2003, Kerber 2008, Kerber *et al.* 2014a). Para o oeste do estado foram descritos novos materiais e sítios paleontológicos (e.g., Scherer *et al.* 2007a, Kerber e Oliveira 2008a, Ribeiro *et al.* 2008), o que contribuiu para o conhecimento sobre a paleomastofauna pleistocênica da região.

Ainda assim os registros da ordem Carnivora são escassos para o Rio Grande do Sul. A maior parte dos registros está concentrada no município de Santa Vitória do Palmar, no sudeste do estado, e incluem o felídeo *Smilodon populator* Lund, 1842; os canídeos *Dusicyon avus* Burmeister, 1964, *Procyon troglodites* (Lund, 1848) e Caninae cf. *Theriodictis*; os pinipédios *Arctocephalus* sp. e *Otaria flavescens* (Shaw, 1800) (também conhecido para o município de Mostardas); e um registro de Carnivora cf. Ursidae (Moreira 1970, Bombin 1975, Oliveira 1992, Oliveira e Drehmer 1997, Drehmer e Ribeiro 1998, Rodrigues *et al.* 2004, Oliveira *et al.* 2005, Pereira *et al.* 2012). No centro-leste do estado há um registro de material de Carnivora cf. Ursidae do município de Pantano Grande (Scherer *et al.* 2003). Os registros remanescentes provêm do sudoeste do estado e consistem em material de Carnivora indet. do município de Quaraí (Ribeiro *et al.* 2009) e de Carnivora indet., Canidae indet. e *Arctotherium* sp. do município de Uruguaiana (Ribeiro *et al.* 2003, Kerber e Oliveira 2008a).

O foco deste trabalho é o estudo do material de Ursidae de Uruguaiana, um conjunto de ossos pós-cranianos, e do afloramento Passo do Juquity, de onde provêm o material. Os fósseis foram descritos, classificados taxonomicamente e, com base nas medidas do material, foi estimada a massa do indivíduo. Foi também definido um arcabouço estratigráfico para o afloramento e associado a ele uma idade absoluta. Além disso, foram realizadas inferências paleoambientais.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivo principal

Estudar o material fóssil de ursídeo proveniente do afloramento Passo do Juquiry, no oeste do estado do Rio Grande do Sul.

1.1.2 Objetivos específicos

- I) Descrever e classificar taxonomicamente o material fóssil de ursídeo do Passo do Juquiry;
- II) Estimar a massa do indivíduo estudado por meio de equações alométricas;
- III) Propor um perfil estratigráfico para o afloramento Passo do Juquiry e correlacioná-lo litoestratigraficamente a outros afloramentos da região;
- IV) Associar uma datação de LOE (Luminescência Opticamente Estimulada) ao perfil estratigráfico do Passo do Juquiry.

1.2 MATERIAL E MÉTODOS

1.2.1 Material

O material estudado está depositado na coleção científica de paleovertebrados do Museu de Ciências Naturais da Secretaria Estadual do Meio Ambiente e Infraestrutura do Rio Grande do Sul (MCN/SEMA-RS), em Porto Alegre, sob o acrônimo MCN-PV 1940.

MCN-PV 1940/A – 1ª vértebra lombar; MCN-PV 1940/B – 2ª vértebra lombar; MCN-PV 1940/C – 3ª vértebra lombar; MCN-PV 1940/D – 4ª vértebra lombar; MCN-PV 1940/E – 5ª vértebra lombar; MCN-PV 1940/F – 6ª vértebra lombar; MCN-PV 1940/G – sacro; MCN-PV 1940/H – úmero esquerdo; MCN-PV 1940/I – escápula esquerda; MCN-PV 1940/J – porção direita da cintura pélvica fragmentada; MCN-PV 1940/K – fêmur esquerdo.

Para identificação, os fósseis foram comparados com material recente de *Tremarctos ornatus* da coleção didática da seção de mastozoologia do MCN/SEMA-RS (MCN-D) e material fóssil de *Arctotherium* do Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN) “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires e do Museo de La Plata (MLP), La Plata, Argentina.

Arctotherium angustidens: MACN 5132, úmero esquerdo e fêmur direito; MLP 10-72, porção dorsal do fêmur esquerdo; MLP 10-74, porção dorsal do fêmur esquerdo; MLP 10-75, porção dorsal do fêmur direito; MLP 35-IX-26-5, úmero esquerdo; MLP 35-IX-26-6, úmero direito; MLP 58-X-4-1, sacro; MLP 82-X-22-2, úmero esquerdo. *Arctotherium bonariense*: MACN 9645, vértebras sacrais, cintura pélvica e fêmur esquerdo. *Arctotherium tarijense*: MACN 8581, fêmur direito. *Arctotherium* sp.: MACN 12558, úmero direito e fêmur esquerdo. *Tremarctos ornatus*: MCN-D 338, esqueleto completo (♀); MCN-D 536, esqueleto completo (♂).

Demais comparações com o gênero *Tremarctos* (tanto *Tremarctos ornatus* quanto *Tremarctos floridanus*) foram baseadas em descrições e figuras de Kurtén (1966). Comparações com *Arctotherium wingei* foram baseadas nas imagens e descrições de Winge (1895), Paula-Couto (1960) e Cartelle (1998).

1.2.2 Métodos

A revisão bibliográfica foi baseada na literatura especializada, obtida através da ferramenta de busca Google Acadêmico, do portal de periódicos CAPES/MEC e de bases de dados (e.g., BioOne, SciELO, ScienceDirect, SCOPUS, SpringerLink e Wiley Online Library) além da plataforma ResearchGate e de mídias físicas.

A nomenclatura anatômica e as medidas tomadas seguiram Torres (1988) e Cartelle (1998). As medidas, expressas em milímetros (mm), foram tomadas utilizando um paquímetro com precisão 0,02 mm. A sistemática seguiu Soibelzon (2004). Como unidades geocronológicas foram utilizadas as idades definidas por Cione *et al.* (2015).

As estimativas de massa corporal por meio de equações alométricas foram realizadas conforme Soibelzon e Tarantini (2009), que avaliaram mais de sessenta equações publicadas por vários autores (e.g., Van Valkenburgh 1990, Anyonge 1993, Viranta 1994, Christiansen 1999, Egi 2001) para estimar a massa corporal, tanto de ursídeos atuais quanto fósseis, por meio de medidas craniodentais e pós-cranianas (úmero, fêmur, rádio e tíbia). Destas, nove equações usando medidas do fêmur (Anyonge 1993, Viranta 1994, Christiansen 1999, Egi 2001) e oito utilizando medidas do úmero (Anyonge 1993, Christiansen 1999, Egi 2001) ofereceram bons resultados para as espécies de Tremarctinae sul-americanas. Neste trabalho, considerando a preservação do material, foi possível aplicar seis das equações baseadas no fêmur e quatro baseadas no úmero.

A elaboração e edição dos mapas e colunas estratigráficas foram realizadas por meio dos *softwares* QGIS 3.4 e CorelDRAW X6. Para identificação e interpretação das

litologias foram utilizados o código de fácies e a definição de elementos arquiteturais de Miall (2010).

A datação do Passo do Juquiry foi realizada pelo método da luminescência opticamente estimulada (LOE) em quartzo de Huntley *et al.* (1985). Este método foi escolhido pelo maior intervalo temporal abrangido em relação ao método ^{14}C , e pela maior similaridade aos processos naturais de fotoesvaziamento em relação a termoluminescência (Guedes *et al.* 2011). Análise de dose acumulada foi efetuada usando uma Fotomultiplicadora Thorn EMI Electron Tubes, tipo 9235QA, modelo número H7360-020, acoplada a uma unidade contadora de fótons Hamamatsu com interface USB, modelo número C8855-01. Concentrações de isótopos radioativos (Th, U, K) utilizadas para calcular as doses anuais de radiação foram obtidas por uma estação espectroscópica portátil Canberra Inspector (NAI-TL).

2 ESTADO DA ARTE

2.1 A FAMÍLIA URSIDAE

Ursidae é uma família da ordem Carnívora, subordem Caniformia (Figura 1). Ela inclui animais robustos que alcançam entre 1,60 e 3,0 m de comprimento total e pesam entre 27 e 780 kg. Apresentam dimorfismo sexual, com machos em geral 20% maiores do que as fêmeas (Nowak 2005, Garshelis 2009). São plantígrados e adaptados para movimento em terrenos montanhosos íngremes, colinosos abertos e de floresta. Sua dieta é onívora e consiste prevalentemente de frutas, nozes, tubérculos e insetos, raramente caçando presas, exceto o urso-polar, único ursídeo atual com alimentação predominantemente carnívora (Ewer 1998, Herrero 1999, Nowak 2005). A fórmula dentária para a família é $I\ 3/3, C\ 1/1, P\ 4/4, M\ 2/3$. A dentição reflete seus hábitos onívoros, com carniceiros não muito desenvolvidos, incisivos não especializados e molares de coroa larga e achatada (Ewer 1998, Nowak 2005).

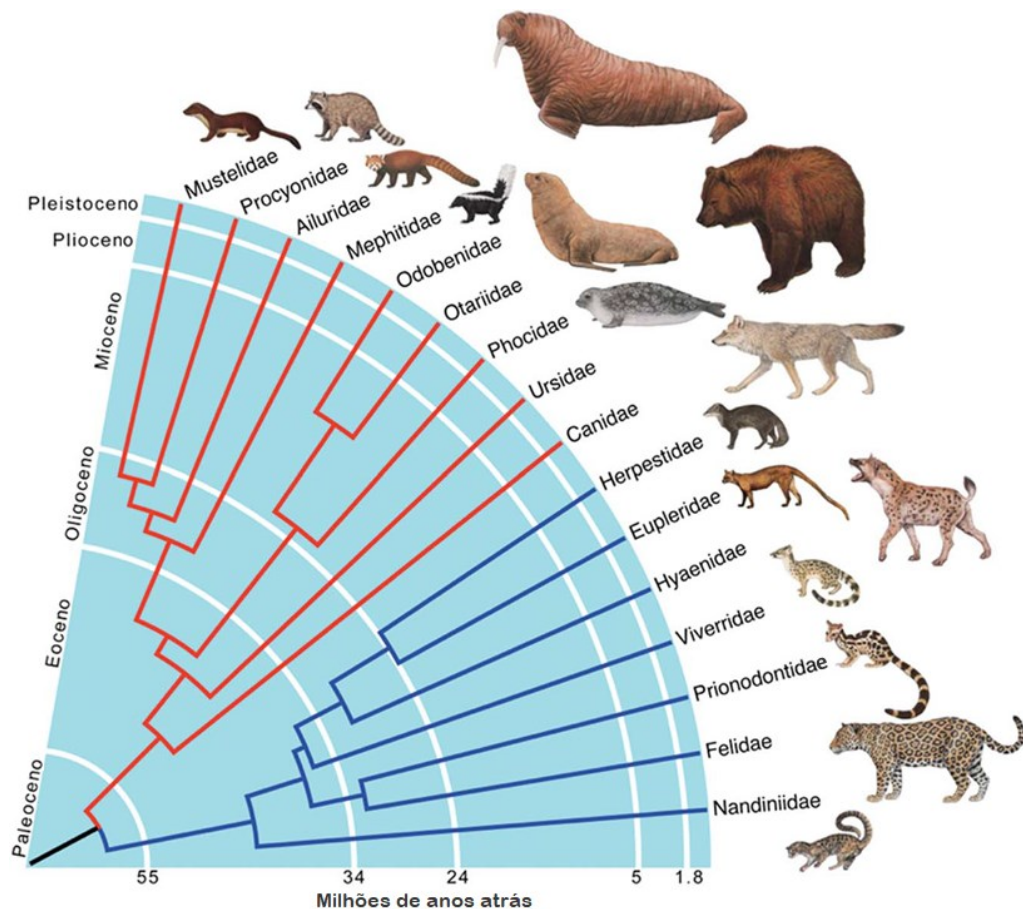


Figura 1. Cladograma sintetizando a filogenia dos principais grupos da ordem Carnívora. Ramos em vermelho indicam a subordem Caniformia e os ramos em azul a subordem Feliformia. Adaptado de Valkenburgh *et al.* (2014).

Os ursídeos atualmente habitam o Ártico, as Américas, a Europa e a Ásia (Figura 2). São encontrados em uma variedade de habitats, ocupando desde geleiras até florestas tropicais. São animais de hábitos primariamente diurnos, mas também podem exibir atividade noturna ou crepuscular (Collins 2015).

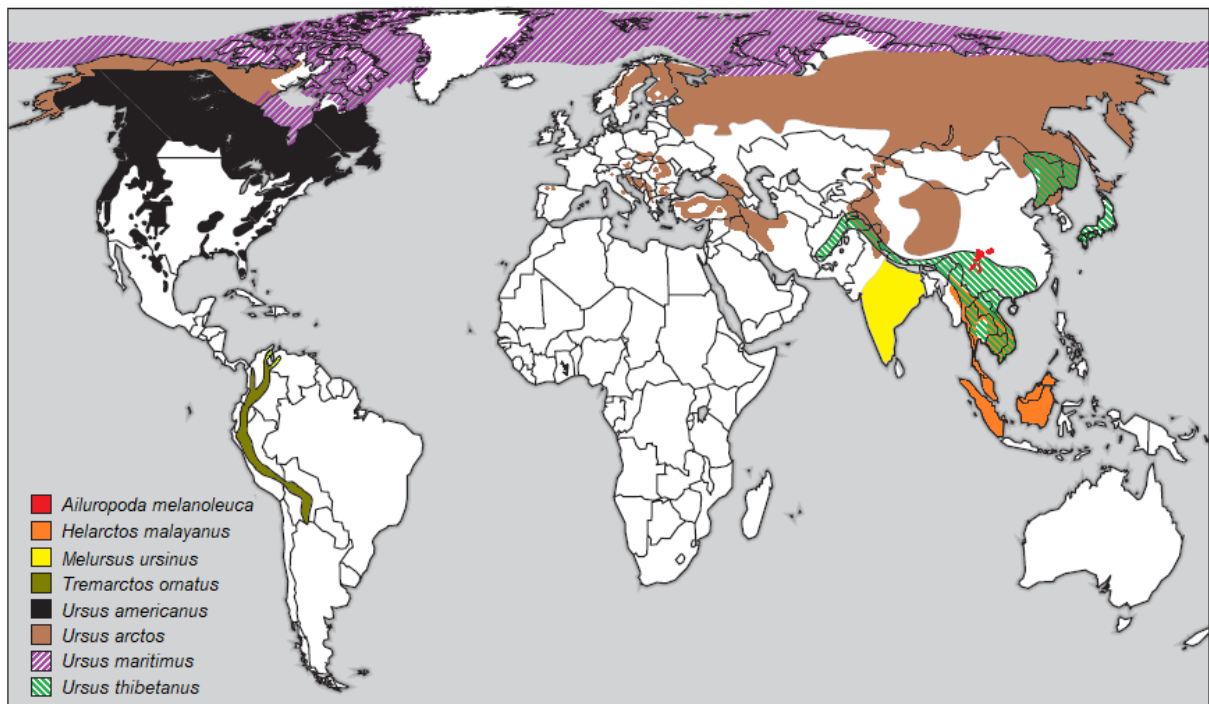


Figura 2. Mapa de distribuição global das espécies atuais de Ursidae. Adaptado de Herrero (1999).

Os membros atuais da família Ursidae estão divididos em três subfamílias: Ursinae, Ailuropodinae e Tremarctinae (Zhan-Xiang *et al.* 2014). Ailuropodinae representa o ramo mais basal da linhagem dos ursídeos (Figura 3), com sua divergência datada em $19,6 \pm 1,6$ Ma (Wu *et al.* 2015). É atualmente representada apenas pela espécie *Ailuropoda melanoleuca* (David, 1869), o panda-gigante da China, um animal único entre os Carnivora por ter uma alimentação composta quase que exclusivamente por bambu (Swaigood *et al.* 2017).

Estima-se que a divergência do segundo ramo nas duas subfamílias restantes (Figura 3) tenha ocorrido há cerca 10,6 Ma (Kumar *et al.* 2017). A primeira delas, Ursinae, compreende três gêneros atuais: *Ursus*, que inclui os ursos pardos da América do Norte e Eurásia, os ursos polares do círculo ártico, maiores predadores terrestres da atualidade, o urso negro americano e o urso negro asiático (Herrero 1999, Wiig *et al.* 2015); *Helarctos*, o urso-malaio ou urso-do-sol, habitante do sudeste asiático e com uma preferência alimentar por mel

e abelhas (Scotson *et al.* 2018); e *Melursus*, o urso-beiçudo ou urso-preguiça do subcontinente indiano, tipicamente mirmecófago (Dharaiya *et al.* 2020).

De especial interesse no presente contexto, a linhagem Tremarctinae, originária da América do Norte, é representada atualmente apenas pela espécie *Tremarctos ornatus* (Cuvier, 1825), o urso-de-óculos, que recebeu este nome devido à característica pelagem branca ao redor dos olhos. *Tremarctos ornatus* é onívoro e habita a região andina tropical (Kumar *et al.* 2017, Velez-Liendo e García-Rangel 2018).

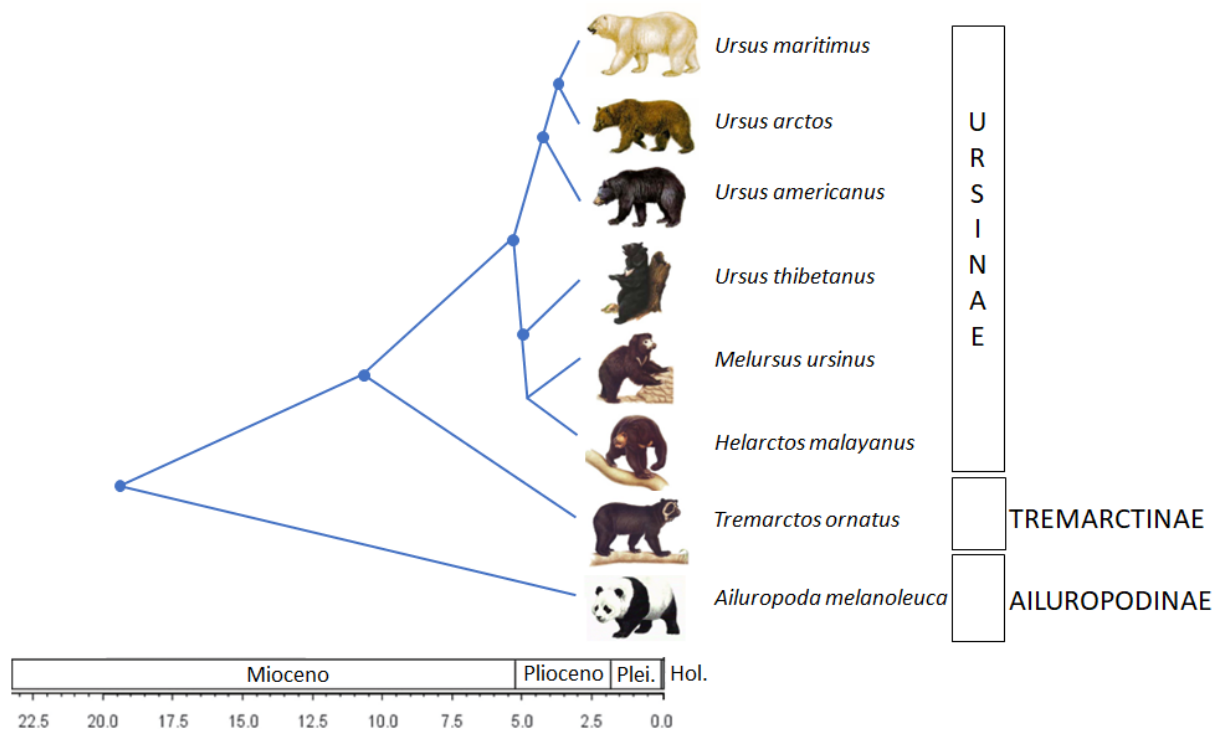


Figura 3. Cladograma apresentando as relações entre os representantes atuais da família Ursidae. Adaptado de Pagès *et al.* (2008), Kutschera *et al.* (2014) e Wu *et al.* (2015).

2.2 A SUBFAMÍLIA TREMARCTINAE

A subfamília Tremarctinae é de ocorrência exclusivamente americana e possui quatro gêneros. *Plionarctos*, do Mioceno Final da América do Norte inclui duas espécies: *Plionarctos edensis* Frick, 1926 e *Plionarctos harroldorum* Tedford e Martin, 2001, ambas de dimensões semelhantes ao atual *T. ornatus* (Tedford e Martin 2001, Mitchell *et al.* 2016). O gênero é considerado por Kurtén (1966) como ancestral dos demais gêneros pleistocênicos. *Arctodus* é outro gênero norte-americano e inclui duas espécies de grande porte do Pleistoceno: *Arctodus pristinus* Leidy, 1854 e *Arctodus simus* (Cope, 1979) (Salis *et al.* 2021). *Arctotherium*

é um gênero com ocorrência no Quaternário da América do Sul e da América Central e inclui cinco espécies: *Arctotherium angustidens* Gervais e Ameghino, 1880; *Arctotherium vetustum* Ameghino, 1885; *Arctotherium bonariense* (Gervais, 1852); *Arctotherium tarijense* Ameghino, 1902 e *Arctotherium wingei* Ameghino, 1902 (Soibelzon 2004). *Tremarctos* inclui *Tremarctos floridanus* (Gidley, 1928), espécie pleistocênica de grande porte exclusivamente norte-americana e a espécie atual sul-americana, *T. ornatus*.

As relações filogenéticas entre os gêneros são incertas. Recentemente, Salis *et al.* (2021) afirmaram que as evidências favorecem uma relação mais estreita entre *Tremarctos* e *Arctodus* do que com o gênero extinto sul-americano *Arctotherium* (Figura 4).

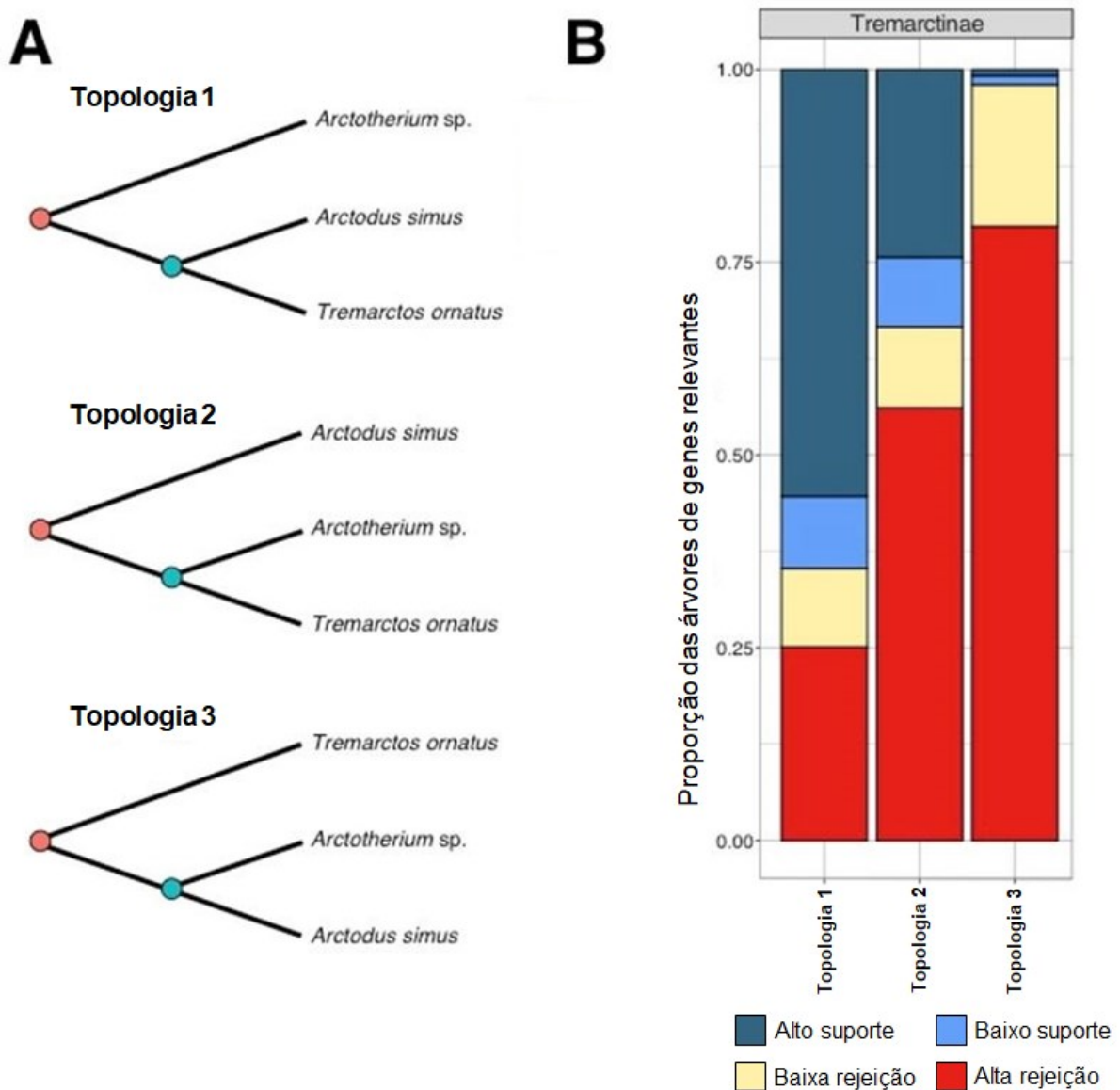


Figura 4. A) Três possíveis topologias para a árvore filogenética dos Tremarctinae. B) Nível de suporte das três diferentes topologias com base em sequências de genoma nuclear, mostrando um suporte muito mais significativo para a hipótese com os clados *Arctotherium* e *Tremarctos*+*Arctodus*. Adaptado de Salis *et al.* (2017).

2.3 O GÊNERO *ARCTOTHERIUM*

A chegada da família Ursidae no continente sul-americano se deu durante o Grande Intercâmbio Biótico Americano (GIBA). Este evento de intercâmbio faunístico entre a América do Sul e a América do Norte ocorreu após o estabelecimento do Istmo do Panamá, um processo gradual finalizado entre 3,2 e 2,8 Ma, resultado do soerguimento causado pelo choque entre a Placa Sul-Americana e o Arco do Panamá, e da diminuição do nível do mar causada pelas glaciações (Bartoli *et al.* 2005; Woodburne 2010; Farris *et al.* 2011, O’Dea *et al.* 2016).

O GIBA ocorreu em pulsos coincidentes com momentos de queda acentuada do nível do mar. Woodburne (2010) identificou quatro pulsos e nomeou-os GIBA 1, GIBA 2, GIBA 3 e GIBA 4, cada um marcado pelo ingresso de táxons inéditos nos dois continentes (Figura 5). O registro mais antigo de Ursidae na América do Sul é de *Arctotherium angustidens* e provém da localidade Toscas del Río de La Plata, na Argentina (Soibelzon *et al.* 2005). A localidade tem idade definida por magnetoestratigrafia de 1,76–0,78 Ma (Bidegain 1991, Tonni *et al.* 1999), a qual coincide com o GIBA 2 (Woodburne 2010, Salis *et al.* 2021). Já o registro mais antigo de *Tremarctos* no continente é datado em 6.000 anos AP, posterior ao GIBA 4 (Stucchi *et al.* 2009).

Os registros de *Arctotherium angustidens* (Figura 6A) são todos do Pleistoceno Médio-Inicial (idade Ensenadense) da região Pampeana da Argentina (Soibelzon *et al.* 2005). Além do registro de Toscas del Río de La Plata, há também restos de crânio e pós-crânio coletados na província de Buenos Aires (e.g., Kraglievich e Ameghino 1940, Berman 1994, Soibelzon *et al.* 2009, Soibelzon e Schubert 2011) e um dentário direito do Vale de Tarija, na Bolívia (Soibelzon 2004). É a espécie de maior porte do gênero, com um espécime descrito por Soibelzon e Schubert (2011), alcançando cerca de 3,2 m de altura apoiado sobre as patas traseiras e possuindo uma massa estimada entre 1.588 e 1.749 kg, o que faz dele um dos maiores ursos conhecidos no mundo, dentre fósseis e atuais.

No Pleistoceno Médio (idade Bonaerense da região Pampeana) ocorrem os primeiros registros de *A. vetustum*, *A. bonariense* e *A. tarijense* (Soibelzon *et al.* 2005). *Arctotherium vetustum* (Figura 6B) é conhecida por material craniano e pós-craniano das províncias argentinas de Buenos Aires e Entre Ríos (e.g., Ameghino 1885, Kraglievich e Ameghino 1940, Berman 1994, Soibelzon *et al.* 1999). O material de Entre Ríos carece de contexto estratigráfico e, portanto, não pode ser atribuído fielmente ao Bonaerense como os

materiais de Buenos Aires, sendo atribuído genericamente ao Pleistoceno Médio-Final (Soibelzon *et al.* 2005).

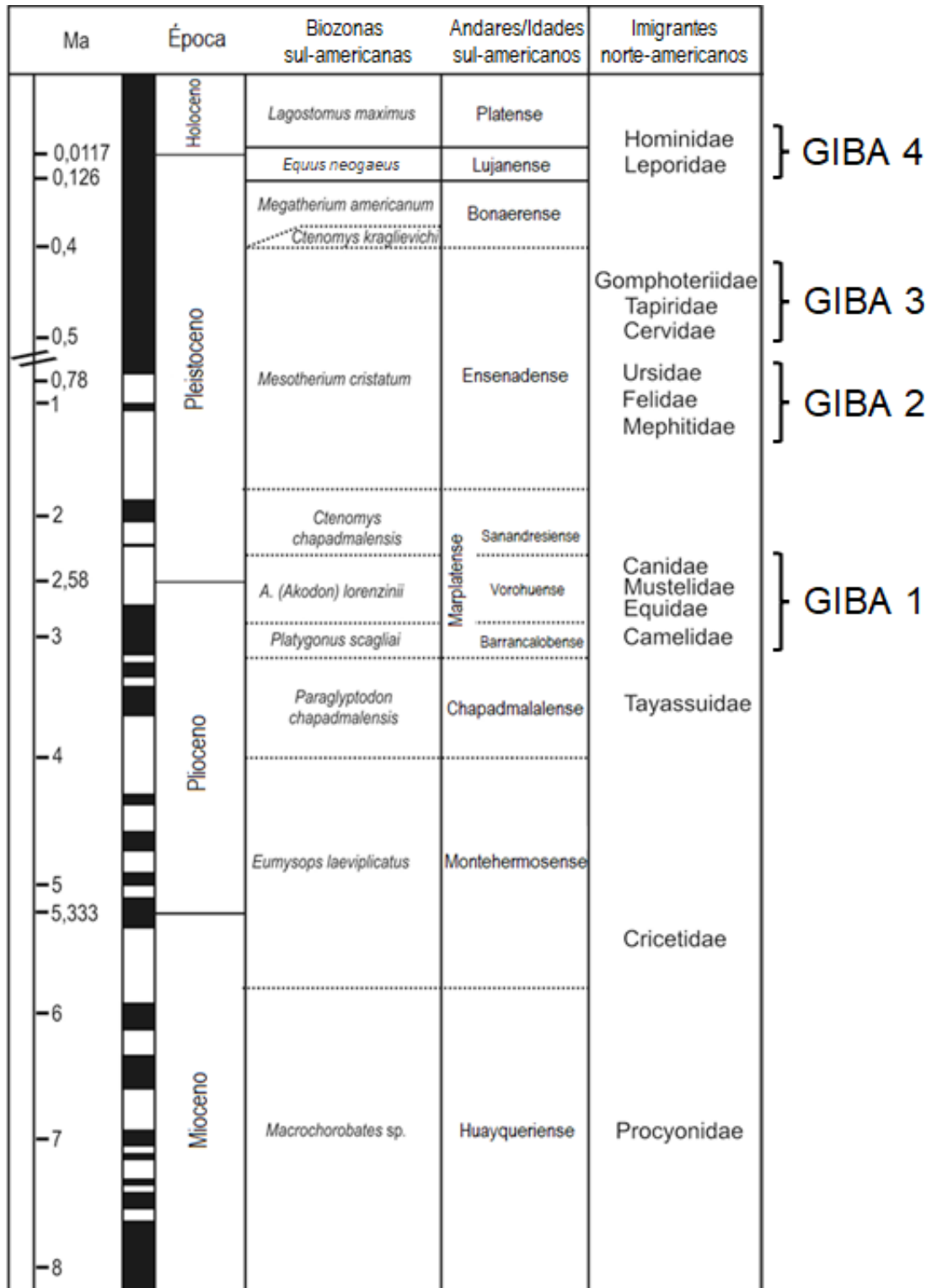


Figura 5. Escala cronológica da América do Sul com seus andares/idades, as biozonas que os definem e os primeiros registros das famílias de origem norte-americana, associados à respectiva fase do GIBA. Adaptado de Cione *et al.* (2015).

Arctotherium bonariense (Figura 6C), a espécie-tipo do gênero, ocorre do Bonaerense ao Lujanense (Soibelzon *et al.* 2005). Seu registro é composto principalmente por material craniano da província de Buenos Aires (Ameghino 1904, Kraglievich 1934, Soibelzon 2004). Manzuetti (2022, não publicado) atribuiu a *Arctotherium* cf. *A. bonariense* um fragmento de ramo da mandíbula direito do departamento de Treinta y Tres, no Uruguai.

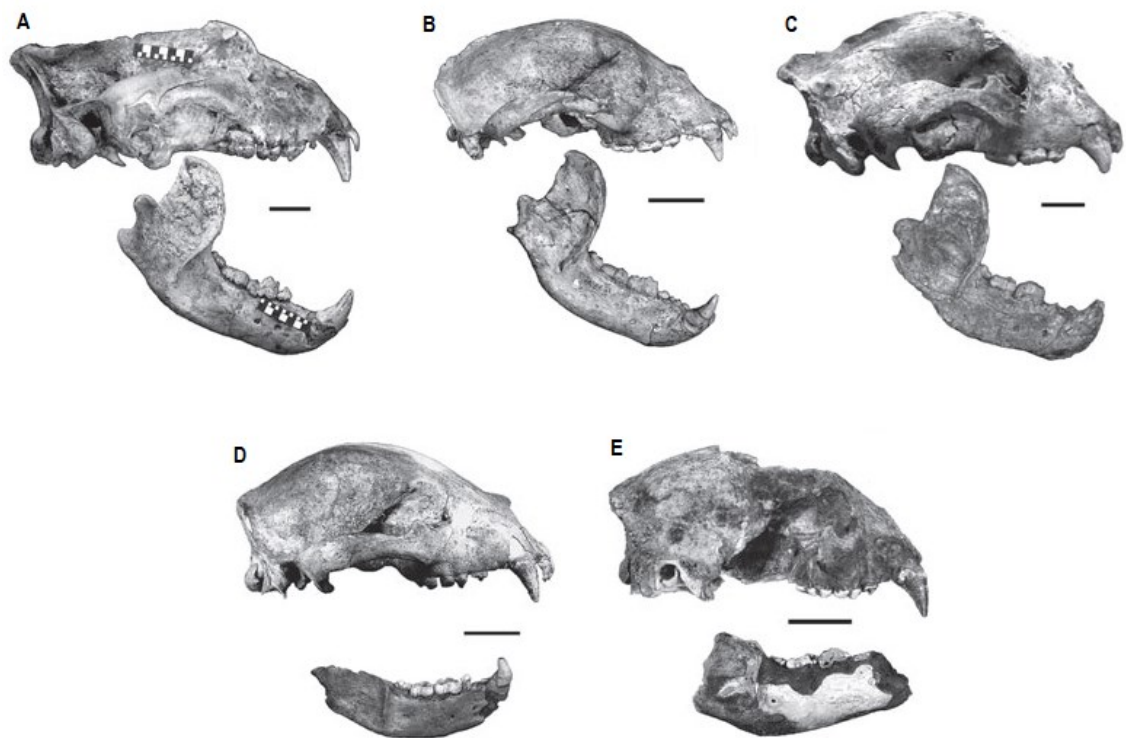


Figura 6. Crânios e mandíbulas de: A) *Arctotherium angustidens*; B) *Arctotherium vetustum*; C) *Arctotherium bonariense*; D) *Arctotherium tarijense*; E) *Arctotherium wingei*. Escala = 5 cm. Adaptado de Figueirido e Soibelzon (2009).

Arctotherium tarijense (Figura 6D) é também conhecida do Bonaerense ao Lujanense, com registros de ossos cranianos e pós-cranianos das províncias argentinas de Buenos Aires (e.g., Kraglievich 1934, Kraglievich e Ameghino 1940, Soibelzon e Carlini 2004) e de Santa Fé (Soibelzon 2004). Fora da Argentina há registros dos departamentos de Río Negro (Perea e Ubilla 1983), Canelones, Salto e Soriano (Manzuetti 2022, não publicado), Uruguai; Valle de Tarija, Bolívia (Ameghino 1902) e província de Magallanes, Chile (Prevosti *et al.* 2003). Os registros do departamento uruguaio de Río Negro e do Chile são aqueles de idade mais jovem confirmada para *Arctotherium*. O material de Río Negro possui uma datação associada de 11.600 ± 13 anos C^{14} AP (Ubilla e Perea 1999) e o material chileno, que é também

aquele de proveniência mais meridional do mundo, de 11.210 ± 50 anos C^{14} AP (San Roman *et al.* 2000). Tanto *A. vetustum* quanto *A. bonariense* e *A. tarijense* eram animais de grande porte, porém menores do que *A. angustidens* (Soibelzon e Tarantini 2009).

Arctotherium wingei (Figura 6E) tem seu intervalo de ocorrência correlacionado à idade Lujanense, mas esta é uma consideração sugerida, pois poucos registros da espécie possuem contexto estratigráfico ou datações associadas (Soibelzon *et al.* 2005, Soibelzon e Rincón 2007, Rodrigues *et al.* 2014). Historicamente, foi atribuída de modo genérico ao Pleistoceno Final (Trajano e Ferrarezzi 1994, Cartelle 1998). É a espécie de menor porte do gênero, alcançando dimensões pouco maiores do que aquelas do atual *T. ornatus* (Cartelle 1998, Soibelzon e Tarantini 2009). Fósseis desta espécie incluem material craniano da Bolívia (Ameghino 1902, Soibelzon 2004) e da Venezuela (Soibelzon e Rincón 2007) e material craniano e pós-craniano do Brasil (e.g., Paula-Couto 1960, Trajano e Ferrarezzi 1994, Cartelle 1998, Rodrigues *et al.* 2014).

A ecologia das espécies de *Arctotherium* foi amplamente discutida por Figueirido e Soibelzon (2009). Devido ao grande tamanho e à grande proporção de dentes fraturados de *A. angustidens* e ao ecossistema do Ensenadense, com uma guilda de carnívoros composta principalmente por animais de pequeno porte e abundância de megamamíferos herbívoros, os autores sugeriram que a espécie possuía uma alimentação onívora como típico dos ursos, mas com um consumo maior de carne (seja pela caça ou por carcaças) do que as outras espécies do gênero. Com base na morfologia da mandíbula, os autores indicaram uma alimentação onívora para *A. vetustum*, *A. bonariense* e *A. tarijense*, contando com quantidades consideráveis de matéria vegetal. A robustez particular da mandíbula de *A. bonariense* indicou um maior consumo de carne em comparação com as outras duas espécies, provavelmente obtida de carcaças deixadas por predadores hipercarnívoros como *Smilodon*, que no Bonaerense haviam se tornado comuns. *Arctotherium wingei*, com base na morfologia do crânio, foi considerado de hábito alimentar quase puramente herbívoro (Figueirido e Soibelzon 2009).

2.4 OS URSIDAE FÓSSEIS DO BRASIL

Fósseis de ursídeos são conhecidos no Brasil desde o século XIX e atualmente oito estados possuem ocorrências confirmadas: Ceará (CE), Rio Grande do Norte (RN), Piauí (PI), Bahia (BA), Tocantins (TO), Minas Gerais (MG), Mato Grosso do Sul (MS) e Rio Grande do Sul (RS) (Figura 7).

Lund (1841) fez o primeiro registro de Ursidae fóssil no Brasil com base em material da Lapa da Escrivânia nº 5, uma das cavernas da região de Lagoa Santa, MG. Estabeleceu a espécie *Ursus brasiliensis* Lund, 1841 para este material, e sobre ele apenas comentou que era de tamanho muito menor do que os grandes ursos fósseis europeus. Lund (1846) realizou a primeira descrição deste material, ressaltando um caráter compartilhado com o urso-de-óculos atual, o forame entepicondilar presente no úmero. Winge (1896), reestudando o material fóssil coletado por Lund, ampliou a descrição de *Ursus brasiliensis* e atribuiu um fragmento de maxilar à *Ursus bonariense*.

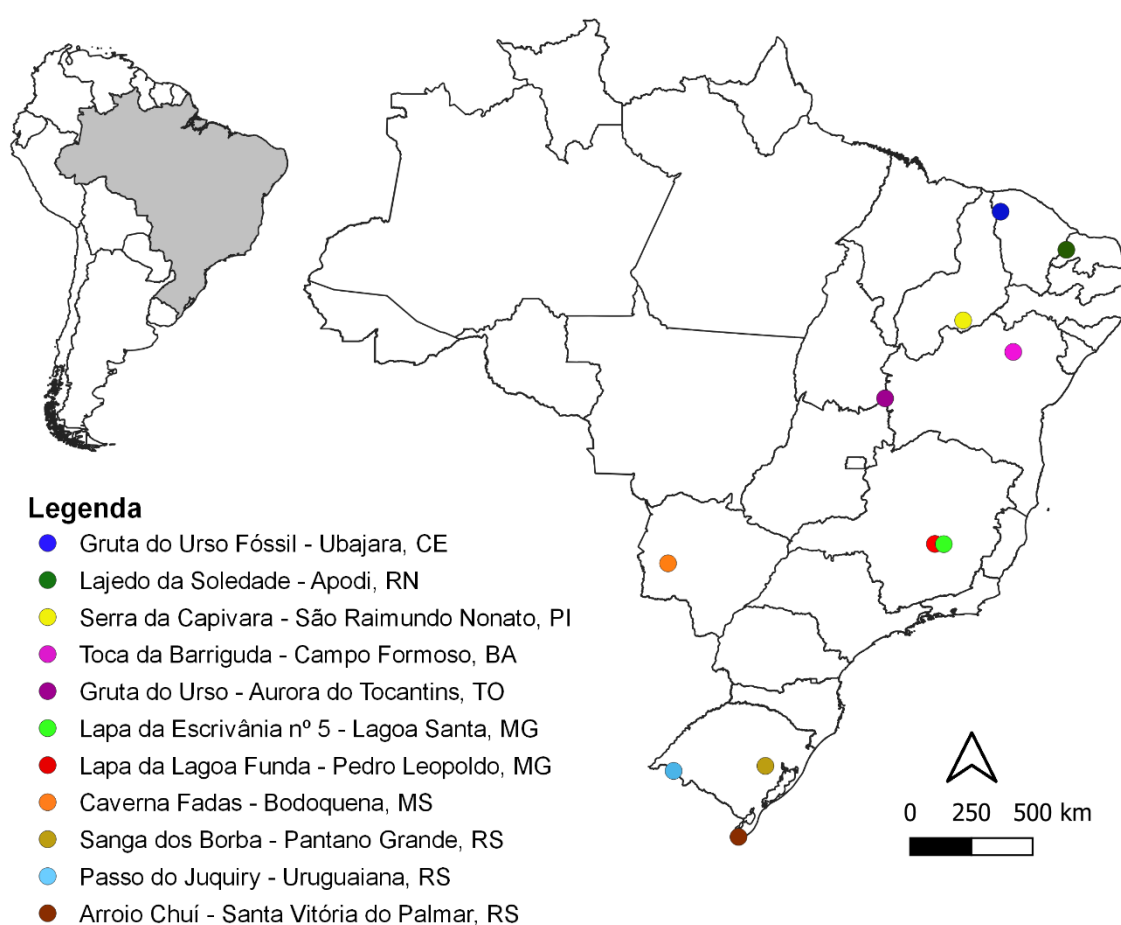


Figura 7. Localidades com registro de ursídeos fósseis no Brasil.

Walter (1940) descreveu um crânio e uma mandíbula da Lapa da Lagoa Funda, uma caverna no município de Pedro Leopoldo, MG. Atribuiu o material a *Arctotherium brasiliensis*, ressaltando que, apesar da semelhança com o material de *Ursus brasiliensis* estudado por Lund (1841), não era possível definir se pertenciam à mesma espécie, devido à fragmentação do material da Lapa da Escrivânia nº 5.

Paula-Couto (1960) revisou a sistemática dos ursídeos fósseis sul-americanos e descreveu novos materiais (dois crânios incompletos, uma maxila esquerda fragmentada, uma ulna esquerda, um corpo de vértebra cervical e um corpo de vértebra lombar) de Pedro Leopoldo, MG, atribuindo todo o material brasileiro a *Pararctotherium brasiliensis* (Lund, 1841).

Mais de 30 anos passaram até novos trabalhos sobre os ursídeos fósseis brasileiros serem realizados. Cartelle (1994) figurou um crânio e uma mandíbula provenientes das cavernas de Lagoa Santa e os identificou como pertencentes à *P. brasiliensis*.

Trajano e Ferrarezzi (1994) realizaram uma análise cladística da subfamília Tremarctinae e concluíram que *Arctotherium* era o único gênero válido para os ursídeos fósseis sul-americanos. Reconheceram também dois subgêneros *Arctotherium* (*Arctotherium*) e *Arctotherium* (*Pararctotherium*), os quais corresponderiam às formas fósseis sul-americanas de grande e pequeno porte, respectivamente. Também descreveram um crânio e uma mandíbula coletados na Gruta do Urso Fóssil, localizada no Parque Nacional de Ubajara, município de Ubajara, CE. O material foi atribuído à *Arctotherium* (*Pararctotherium*) *brasiliensis*.

Guérin *et al.* (1996), em sua descrição das associações fósseis pleistocênicas encontradas nas cavernas da Serra da Capivara, PI, identificaram dois locais com ocorrência de ursídeos. Na Toca de Cima dos Pilão registraram material craniano de *Arctodus* (*Pararctotherium*) *brasiliensis* (Lund, 1841) e na Toca do Garrincho um calcâneo e três dentes foram atribuídos à *Arctodus* (*Arctotherium*) cf. *bonariense* (Gervais, 1852).

Cartelle (1998) descreveu um esqueleto parcialmente completo, com crânio, vértebras cervicais, torácicas, lombares e caudais, costelas, escápula, úmero, rádio, ossos da mão, fêmur, patela, tíbia, fíbula, e ossos do pé de *Arctotherium brasiliensis*. O material é proveniente da Toca da Barriguda, uma caverna no município de Campo Formoso, BA.

Soibelzon (2002) realizou uma revisão sistemática dos ursídeos fósseis sul-americanos e propôs que os materiais brasileiros conhecidos até então deveriam ser referidos à *Arctotherium wingei*, exceto o crânio figurado por Cartelle (1994), o qual poderia pertencer à *A. vetustum*, e o material do Piauí, o qual não foi revisado.

Ribeiro *et al.* (2003) registraram material pós-craniano (úmero, fêmur e escápula esquerdos, seis vértebras lombares, três sacrais e porção direita da cintura pélvica fragmentada) para os depósitos fluviais do sítio Passo do Juquiry, localizado no município de Uruguaiana, sudoeste do RS. O material foi atribuído à *Arctotherium* sp..

Scherer *et al.* (2003) atribuíram a Carnivora cf. Ursidae um dente caniniforme do afloramento Sanga dos Borba, localizado no município de Pantano Grande, RS.

Porpino *et al.* (2004) descreveram e atribuíram à *Arctotherium* sp. um fragmento de dentário e um molar isolado provenientes dos tanques fossilíferos do Lajedo da Soledade, município de Apodi, RN.

Pereira *et al.* (2012) descreveram um canino atribuído à Carnívora cf. Ursidae proveniente do Arroio Chuí, RS.

Rodrigues *et al.* (2014) descreveram dentes isolados que atribuíram à *Arctotherium wingei* da Gruta do Urso, uma caverna calcária do município de Aurora do Tocantins, TO. Avilla *et al.* (2018) encontraram evidências de necrofagia por parte de ursídeos em fósseis de *Equus neogaeus* da mesma localidade.

De Oliveira *et al.* (2017) atribuíram à *Arctotherium* sp. a porção distal de um úmero proveniente da Caverna Fadas, na Serra da Bodoquena, MS. Trata-se de um material notável por ter dimensões maiores do que a maioria dos espécimes encontrados no Brasil.

Dentre todos estes registros da família Ursidae no Brasil, o material pós-craniano do Rio Grande do Sul configura um achado pontual, mas importante. Trata-se de um dos poucos fósseis brasileiros de Ursidae encontrados em depósitos fluviais e chamam a atenção em particular por estarem em bom estado de preservação e serem os restos de Ursidae de maior tamanho já encontrados no Brasil.

2.5 ESTRATIGRAFIA, GEOCRONOLOGIA E PALEOMASTOFAUNA DO PASSO DO JUQUIRY E LOCALIDADES CORRELATAS

O afloramento do Passo do Juquity (30°09'41" S e 56°45'14" O) (Figura 8, nº 5) está localizado às margens do Rio Quaraí, um afluente do Rio Uruguai localizado no sudoeste do Rio Grande do Sul. O Rio Quaraí atravessa quatro municípios, Barra do Quaraí, Quaraí, Sant'Ana do Livramento e Uruguiana, e marca a fronteira entre Brasil e Uruguai. Além do Passo do Juquity, mais três localidades fossilíferas são conhecidas nas margens brasileiras deste rio: Lagoa da Música (30°08'53" S e 56°06'32" O), Arroio Garupá (30°12'23" S 56°38'43" O) e Cerro da Tapera (30°30'25" S e 56°17'20" O) (Figura 8, nºs 3, 6 e 8).

As primeiras inferências sobre a geologia e a estratigrafia dos depósitos fossilíferos brasileiros do Rio Quaraí foram feitas por Oliveira (1992), que os considerou correlatos à Formação Touro Passo, argumentando que os fósseis são encontrados em níveis estratigráficos semelhantes, de granulometria fina. Subsequentemente Da-Rosa (2003, 2007) atribuiu esses depósitos formalmente à Formação Touro Passo. Da-Rosa (2009) apresentou um perfil colunar para a localidade Lagoa da Música, onde é possível notar uma sucessão composta

principalmente por camadas espessas de arenitos intercaladas a camadas mais delgadas de siltitos com concreções carbonáticas no topo (Figura 9). Este último detalhe é compartilhado com outros afloramentos da Formação Touro Passo.

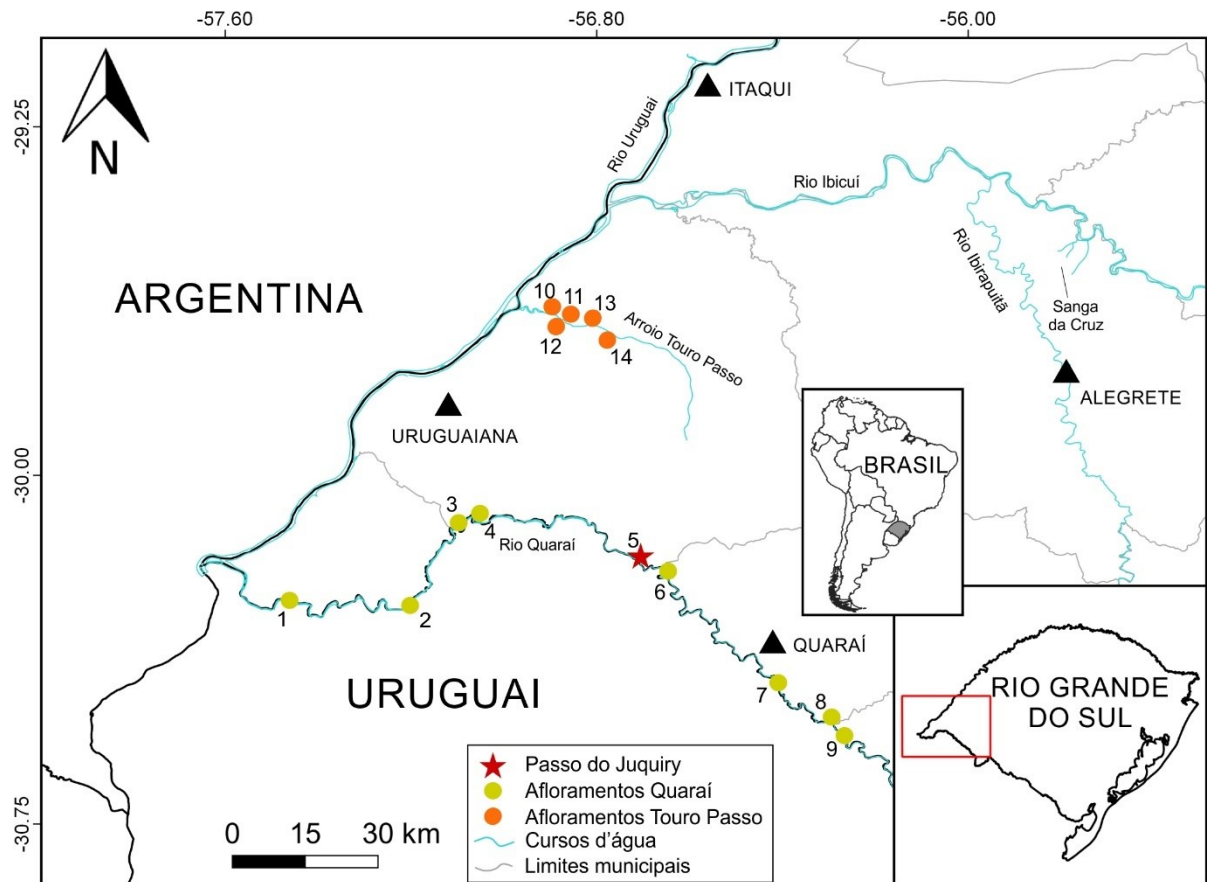


Figura 8. Mapa da região sudoeste do Rio Grande do Sul indicando os afloramentos em que foram coletados fósseis de mamíferos no Rio Quaraí (amarelo) e no Arroio Touro Passo (laranja). O Passo do Juquiry, de onde provém os fósseis estudados, está destacado com uma estrela vermelha. 1, Pay Paso; 2, Mina I; 3, Lagoa da Música; 4, Paso del León; 5, Passo do Juquiry; 6, Arroio Garupá; 7, Piedra Pintada; 8, Cerro da Tapera; 9, Estiba; 10, Ponte Velha II; 11, Ponte Velha I; 12, Barranca Grande; 13, Milton Almeida; 14, Confluência do Pindaí. Adaptado de Ribeiro e Scherer (2009).

Dos quatro afloramentos conhecidos para o Rio Quaraí (lado brasileiro) com registro de fósseis de mamíferos, apenas o Cerro da Tapera possui uma descrição do seu arcabouço estratigráfico, realizada por Ribeiro *et al.* (2008). Foram reconhecidas nesta localidade nove camadas sedimentares (A-I, do topo para a base). São elas: A) lamito maciço marrom com nódulos carbonáticos no topo; B) lente de arenito médio, marrom claro, não argiloso, com estratificação cruzada acanalada; C) lamito maciço marrom, sem nódulos carbonáticos; D) arenito médio a fino, algo argiloso, pontualmente ferruginoso, com

estratificação cruzada acanalada; E) lamito maciço marrom; F) lente de arenito fino, marrom a cinza esverdeado, com traços de estratificação cruzada acanalada; G) arenito fino argiloso com estratificação cruzada acanalada; H) Conglomerado de matriz arenosa, localizadamente ferruginoso; I) nível de lamito marrom na base do afloramento, ao nível do rio. Uma coluna estratigráfica representando estas camadas foi apresentada por Pitana (2011) (Figura 10).



Figura 9. Foto e coluna estratigráfica simplificada da localidade Lagoa da Música. Adaptado de Da-Rosa (2009).

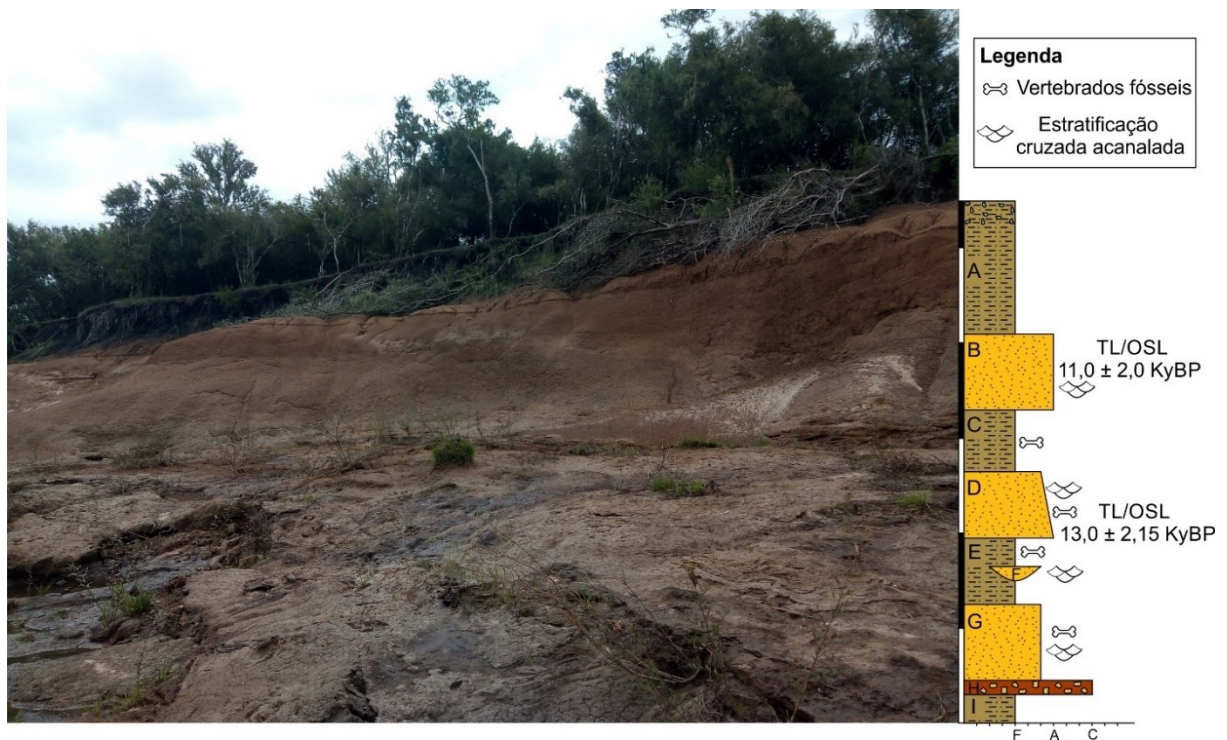


Figura 10. Foto e coluna estratigráfica da localidade Cerro da Tapera. Adaptado de Pitana (2011).

A Formação Touro Passo foi originalmente proposta por Bombin (1976), com base em quatro afloramentos do arroio homônimo (Figura 8, nº 11–14): “Ponte Velha”, “Milton Almeida”, “Barranca Grande” e “Confluência do Pindaí”. Um quinto afloramento foi registrado por Kerber e Oliveira (2008a) e denominado “Ponte Velha II”, devido à proximidade ao afloramento Ponte Velha de Bombin (1976), o qual foi renomeado “Ponte Velha I”. A seção-tipo da unidade foi estabelecida com base no afloramento Milton Almeida e é formada por dois membros separados por um diastema (Figura 11): (i) o membro rudáceo, inferior, depositado sobre as rochas vulcânicas da Formação Serra Geral, com fósseis de vertebrados retrabalhados, e (ii) o membro lamítico, superior, com o maior número de fósseis, por vezes considerados autóctones (Da-Rosa 2007), devido à boa preservação e a presença de material articulado.

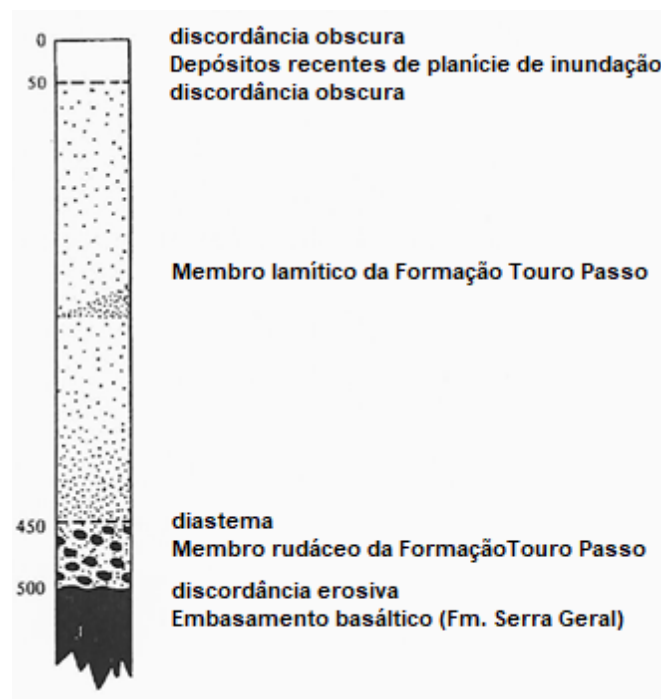


Figura 11. Coluna estratigráfica da Formação Touro Passo ilustrando os membros definidos com base na localidade Milton Almeida. Adaptado de Bombin (1976).

Oliveira e Lavina (2000) questionaram a definição da Formação Touro Passo com base apenas nos depósitos ao longo do arroio, pouco espessos (~4m), levantando a questão de que estes representariam apenas um episódio local de sedimentação. Estes autores consideraram que uma abordagem levando em conta os demais cursos d’água da região e seus respectivos depósitos seria mais apropriada para uma definição estratigráfica robusta da Formação Touro Passo.

Por outro lado, Da-Rosa (2003, 2007) afirmou que a Formação Touro Passo pode ser reconhecida não apenas nos depósitos do arroio de mesmo nome, mas também em afloramentos de outras drenagens da região, como o Rio Quaraí e o Rio Ibicuí (e seus afluentes). Da-Rosa (2009), em favor desta afirmação, apresentou uma ilustração (reproduzida abaixo, Figura 12) onde são visíveis as claras semelhanças dos perfis sedimentares granodecrescentes ascendentes de diferentes localidades (Quaraí, Arroio Touro Passo, Itaqui e Sanga da Cruz), que considerou atribuíveis à Formação Touro Passo. Ainda assim, alguns autores continuaram utilizando a denominação formal de Formação Touro Passo apenas para os depósitos do arroio homônimo (e.g., Kerber *et al.* 2014a, Ferreira *et al.* 2015, Lopes *et al.* 2020).

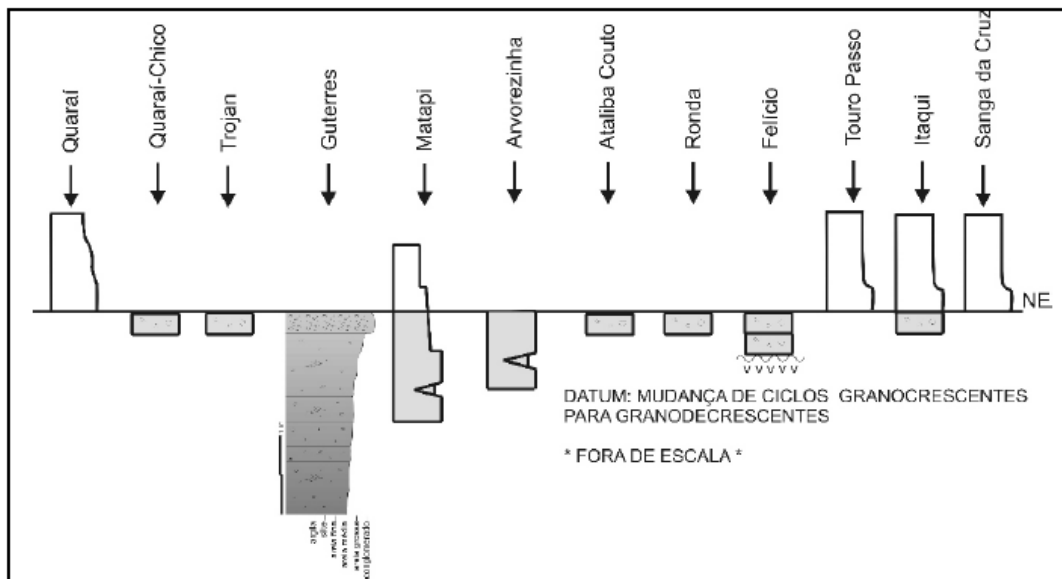


Figura 12. Correlação entre afloramentos da Aloformação Guterres (abaixo da linha de Datum) e afloramentos considerados por Da-Rosa (2009) como atribuíveis à Formação Touro Passo (acima da linha de Datum). Retirado de Da-Rosa (2009).

Oliveira e Kerber (2009) revisaram a estratigrafia dos afloramentos do Arroio Touro Passo, estabelecendo a presença de pelo menos três associações de fácies (*sensu* Miall 1996) distintas: af.i) fácies de canal (Figura 13A), presentes nas localidades Ponte Velha I e II, compostas por conglomerados polimíticos, clasto-suportados, formados por seixos de arenitos silicificados, sílex, calcedônia e basalto, sem imbricação dos seixos ou com estruturas sedimentares visíveis; af.ii) fácies de acreção lateral (Figura 13A), também presentes nas localidades Ponte Velha I e II, representadas por arenitos médios a muito grossos, conglomeráticos, com estratificação cruzada planar pouco desenvolvida e granodecrescência ascendente. Siltitos argilosos com abundantes concreções carbonáticas em forma nodular são

observados ocorrendo no topo desta associação de fácies. Nela ainda estão presentes camadas de arenitos e conglomerados de grânulos com pequena extensão lateral, onde são encontrados restos de fósseis retrabalhados, mais uma vez com escassa preservação de estruturas sedimentares na forma de estratificação cruzada. Estas fácies também ocorrem no afloramento Milton Almeida, intercaladas a lentes de cinzas vulcânicas e com a adição da ocorrência frequente de ortoconglomerados maciços a grosseiramente estratificados, granodecrescentes ascendentes, originados em barras longitudinais; af.iii) depósitos finos de planície de inundação (Figura 13B), presentes na localidade Barranca Grande, caracterizados por pelitos maciços e concreções carbonáticas no topo.

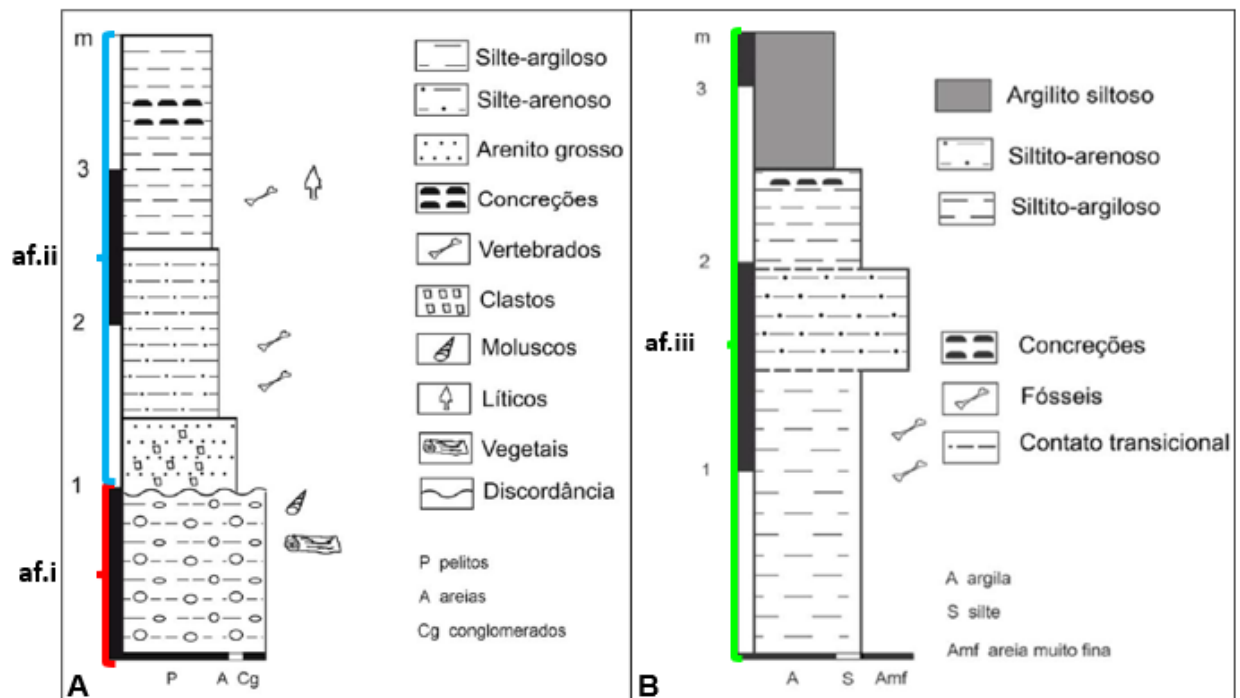


Figura 13. Colunas estratigráficas das localidades A) Ponte Velha I e II (seção composta) e B) Barranca Grande, mostrando as três associações de fácies (af.). Adaptado de Oliveira e Kerber (2009).

As únicas datações disponíveis na literatura para um afloramento fossilífero da margem brasileira do Quaraí provêm do Cerro da Tapera (11.000 ± 2.000 anos AP para o nível B e 13.000 ± 2.150 anos AP para o Nível D), indicando uma sedimentação praticamente contínua (Ribeiro *et al.* 2008). Outras duas datações foram registradas por Miller (1987), no entanto elas provêm de localidades sem conteúdo fóssil de mamíferos, a Sanga do Salso e o Passo da Revolta (Tabela 1). Datações obtidas na margem uruguaia são variadas, com idades entre 360.000 e 12.000 anos AP. As idades de 71.400 ± 11.000 anos AP e 30.300 ± 3.700 anos AP do afloramento fossilífero Paso del León apresentam inversão estratigráfica (Ubilla *et al.*

2016). As idades de 96.000 ± 11.000 anos AP e de 27.400 ± 3.300 anos AP provêm de afloramentos não identificados e sem conteúdo fossilífero do departamento de Artigas (Ubilla *et al.* 2016). As datações por termoluminescência que resultaram em idades de 360, 248 e 180 ka AP do afloramento Piedra Pintada fogem do padrão geral de idades associadas ao Lujanense (< 126 ka), apesar do conteúdo fossilífero não ser distinto daquele dos demais afloramentos do Rio Quaraí, e ainda precisam ser mais bem compreendidas (Ubilla e Martinez 2016, Ubilla *et al.* 2016).

Tabela 1. Datações disponíveis na literatura para a Formação Touro Passo. Em negrito idades para o Rio Quaraí. Idades datadas por ^{14}C são *standard*. T= Datação por Radiocarbono Tradicional; TL = Termoluminescência; EMA = Espectrometria de Massa com Acelerador; RSE = Ressonância de Spin Eletrônico.

Idades (anos AP)	Localidade	Material	Método	Referência
9.903 ± 3.510	Barranca Grande	Carvão vegetal	^{14}C (EMA)	Vidal (2019)
10.470 ± 130	Barranca Grande	Tronco carbonizado	^{14}C (T)	Vidal (2019)
10.810 ± 275	Milton Almeida	Carvão vegetal	^{14}C (T)	Miller (1987)
11.000 ± 2.000	Cerro da Tapera	Sedimento	TL	Ribeiro <i>et al.</i> (2008)
11.010 ± 190	—	Tronco carbonizado	^{14}C (T)	Bombin (1976)
11.740 ± 600	Salatiel II	Sedimento	TL	Milder (2000)
12.100 ± 140	Estiba	Madeira fóssil	^{14}C (T)	Martínez e Ubilla (2004)
12.690 ± 100	Sanga do Salso	Carvão vegetal	^{14}C (T)	Miller (1987)
12.770 ± 220	Salatiel I	Crânio de <i>Glossotherium</i>	^{14}C (T)	Miller (1987)
13.000 ± 2.150	Cerro da Tapera	Sedimento	TL	Ribeiro <i>et al.</i> (2008)
13.869 ± 54	Minal	Madeira fóssil	^{14}C (T)	Ubilla <i>et al.</i> (2016)
13.880 ± 800	Salatiel II	Sedimento	TL	Milder (2000)
14.830 ± 7.500	Salatiel II	Sedimento	TL	Milder (2000)
15.400	Ponte Velha I	Sedimento	TL	Milder (2000)
15.970 ± 90	Ponte Velha I	Moluscos	^{14}C (EMA)	Kotzian <i>et al.</i> (2005)
16.327	Ponte Velha I	Sedimento	TL	Milder (2000)
16.650 ± 203	Ponte Velha I	Moluscos	^{14}C (EMA)	Kotzian <i>et al.</i> (2005)
17.830 ± 100	Foz da Sanga	Tronco carbonizado	^{14}C (T)	Miller (1987)
17.850 ± 190	Foz da Sanga	Tronco carbonizado	^{14}C (T)	Miller (1987)
19.000 ± 3.000	Ponte Velha I	Dente fóssil	RSE	Kerber <i>et al.</i> (2011)
23.000 ± 5.000	Ponte Velha I	Dente fóssil	RSE	Kerber <i>et al.</i> (2011)
27.400 ± 3.300	Artigas	Sedimento	TL	Ubilla <i>et al.</i> (2016)
28.000 ± 3.000	Ponte Velha I	Dente fóssil	RSE	Kerber <i>et al.</i> (2011)
30.300 ± 3.700	Paso del León	Sedimento	TL	Ubilla e Martínez (2016)
$33.600 \pm 1.500^*$	Passo da Revolta	Carvão vegetal	^{14}C (T)	Miller (1987)
34.000 ± 6.000	Ponte Velha I	Dente fóssil	RSE	Kerber <i>et al.</i> (2011)
36.100 ± 6.200	Minal	Sedimento	TL	Ubilla e Martínez (2016)
42.600	Ponte Velha I	Sedimento	TL	Milder (2000)
>43.000	Piedra Pintada	Madeira fóssil	^{14}C (T)	Martínez e Ubilla (2004)
>45.000	Piedra Pintada	Madeira fóssil	^{14}C (T)	Martínez e Ubilla (2004)
71.400 ± 11.000	Paso del León	Sedimento	TL	Ubilla e Martínez (2016)
96.000 ± 11.000	Artigas	Sedimento	TL	Ubilla <i>et al.</i> (2016)
180.000 ± 20.000	Piedra Pintada	Sedimento	TL	Martínez e Ubilla (2004)
248.000 ± 26.000	Piedra Pintada	Sedimento	TL	Ubilla e Martínez (2016)
360.000 ± 40.000	Piedra Pintada	Sedimento	TL	Martínez e Ubilla (2004)

Quanto à idade da Formação Touro Passo, as primeiras estimativas foram realizadas por Bombin (1976), que inferiu 13.000–12.000 anos AP para o membro rudáceo e datou pelo método ^{14}C um tronco fóssil da base do membro lamítico em 11.010 ± 190 anos ^{14}C AP. Além dos dados de Bombin (1976), trabalhos posteriores ofereceram uma série de datações resultantes em idades entre 43.000 e 10.000 anos AP (Tabela 1). A grande maioria das datações do Arroio Touro Passo foi realizada em material da localidade Ponte Velha I, onde afloram as associações de fácies i e ii (Oliveira e Kerber 2009). Para a localidade de Barranca Grande, onde aflora a associação de fácies iii, de onde provém fósseis articulados e pouco retrabalhados, há apenas as idades fornecidas por Vidal (2019).

As datações realizadas em localidades da Formação Touro Passo a colocam com segurança no Pleistoceno Final. A presença de *Equus neogaeus* permite correlacioná-la à idade Lujanense da região Pampeana da província de Buenos Aires (*sensu* Cione *et al.* 2015), que cobre o Pleistoceno Final–Holoceno

Fósseis na margem brasileira do Quaraí foram noticiados pela primeira vez por Paula-Couto (1942, 1943, 1944, 1953) e se referem a material de *Toxodon*, Glyptodontidae indet. e *Megatherium*. O material de *Toxodon* foi subsequentemente descrito por Souza-Cunha (1959). Esses registros não indicavam com precisão os locais de coleta.

O primeiro registro com localização precisa foi o de uma mandíbula de *Glossotherium robustum* Owen, 1942 por Paula-Couto (1953), referida ao Arroio Garupá, na divisa entre os municípios de Quaraí e Uruguaiana, único fóssil registrado até agora para este afloramento. O estudo dos fósseis brasileiros do Rio Quaraí foi retomado durante a década de 90 por Oliveira (1992, 1996) e continuou ao longo dos anos 2000 (Da-Rosa e Leal 2001, Ribeiro *et al.* 2003, 2008, 2009, Scherer *et al.* 2007, Pitana e Ribeiro 2007, Gadens-Marcon 2008, Kerber e Oliveira 2008b, Kerber *et al.* 2012, Holanda *et al.* 2012) indicando com maior precisão os locais de coleta dos fósseis. A lista dos táxons registrados para estes afloramentos (identificados até nível de gênero) e respectivas referências estão disponíveis na Tabela 2.

Na localidade Passo do Juquiry são encontrados fósseis geralmente bem preservados, por vezes apresentando concreções carbonáticas. Ela compreende, além do material de Ursidae, os de Rodentia, Equidae, Cervidae, Gomphoteriidae e Glyptodontidae (Oliveira 1992, 1996, Ribeiro *et al.* 2003, Scherer *et al.* 2007, Gadens-Marcon 2008, Kerber e Oliveira 2008b, Kerber *et al.* 2012).

Tabela 2. Famílias e gêneros registrados para os sítios fossilíferos da margem brasileira do Rio Quaraí. Baseado em a) Paula-Couto (1953); b) Oliveira (1992); c) Oliveira (1996); d) Da-Rosa e Leal (2001); e) Ribeiro *et al.* (2003); f) Pitana e Ribeiro (2007); g) Scherer *et al.* (2007); h) Gadens-Marcon (2008); i) Kerber e Oliveira (2008b); j) Ribeiro *et al.* (2008); k) Ribeiro *et al.* (2009); l) Kerber *et al.* (2012); m) Holanda *et al.* (2012); n) Pitana *et al.* (2013); o) Trevisan *et al.* (2022).

Localidades	Lagoa da Música	Passo do Juquity	Arroio Garupá	Cerro da Tapera
MAMMALIA				
XENARTHRA				
PILOSA				
Myodontidae				
<i>Glossotherium</i>			X ^a	X ⁿ
CINGULATA				
Glyptodontidae		X ^c		X ^k
<i>Glyptodon</i>				X ^o
Dasypodidae				
<i>Propraopus</i>				X ^f
RODENTIA				
Caviidae				
<i>Hydrochoerus</i>		X ^b		
Cricetidae				
<i>Holochilus</i>		X ^l		
NOTOUNGULATA				
Toxodontidae				X ^k
<i>Toxodon</i>	X ^d			X ^o
PROBOSCIDEA				
Gomphoteriidae				
<i>Notiomastodon</i>		X ^h		
ARTIODACTYLA				
Cervidae				X ^k
<i>Antifer</i>		X ^g		
<i>Mazama</i>				X ^o
<i>Morenelaphus</i>				X ^j
PERISSODACTYLA				
Equidae				
<i>Equus</i>		X ⁱ		
<i>Hippidion</i>		X ^b		
Tapiridae				
<i>Tapirus</i>				X ^m
CARNIVORA				
Ursidae				X ^k
<i>Arctotherium</i>		X ^c		

A paleomastofauna da Formação Touro Passo possui táxons típicos tanto das associações pleistocênicas da Região Intertropical Brasileira (*sensu* Cartelle 1999), como *Hydrochoerus hydrochaeris* (Linnaeus, 1766), *Holmesina paulacoutoi* (Cartelle e Bohórquez, 1985) e *Holochilus brasiliensis* (Desmarest, 1819), quanto das associações pleistocênicas da região Pampeana da província de Buenos Aires, como *Macrauchenia patachonica* Owen, 1838 e *Hemiauchenia paradoxa* Gervais e Ameghino, 1880 (Paula-Couto 1953, Oliveira 1992, Ribeiro e Scherer 2009, Scherer *et al.* 2007, 2009, Kerber e Ribeiro 2011, Kerber *et al.* 2012). Ela foi originalmente correlacionada às faunas da Formação Sopas, do Uruguai, e da Formação Luján, da província de Buenos Aires, Argentina (Bombin 1976). Oliveira e Kerber (2009), pela presença de *Hydrochoerus*, *Tapirus* e *Tayassu*, de afinidade intertropical e ausentes na

província de Buenos Aires, a correlacionaram com as formações Yupoi e Toropí da Mesopotâmia argentina (província de Corrientes), onde estes táxons também são registrados. De acordo com Kerber e Oliveira (2008a) e Ubilla *et al.* (2016), a correlação com a Fm. Sopas se manteve constante. Devido a afinidade faunística entre as formações Touro Passo, Sopas, Yupoi e Toropí, Kerber *et al.* (2014a) sugeriram que as regiões paleobiogeográficas pleistocênicas do Rio Grande do Sul/Uruguai e Mesopotâmica de Carlini *et al.* (2004) deveriam ser consideradas como uma única zona, transicional entre a Região Intertropical Brasileira e a Pampeana da Argentina.

3 RESULTADOS

Ursidae (Mammalia, Carnivora) from the Quaternary of western Rio Grande do Sul, Brazil: taxonomical, stratigraphic, and chronological aspects

Manuscrito submetido para publicação à *Quaternary International*

Gmail

Alexsander Trevisan <alexсандertrevisan2@gmail.com>

Confirming submission to Quaternary International

1 mensagem

em@editorialmanager.com <em@editorialmanager.com> 1 de fevereiro de 2023 as 10:01

Responder a: support@elsevier.com

Para: Alexsander Trevisan <alexсандertrevisan2@gmail.com>

This is an automated message.

Ursidae (Mammalia, Carnivora) from the Quaternary of western Rio Grande do Sul, Brazil: taxonomical, stratigraphic, and chronological aspects

Dear Mr. Trevisan,

We have received the above referenced manuscript you submitted to Quaternary International.

To track the status of your manuscript, please log in as an author at <https://www.editorialmanager.com/quatint/>, and navigate to the "Submissions Being Processed" folder. Thank you for submitting your work to this journal.

Kind regards,
Quaternary International

More information and support

You will find information relevant for you as an author on Elsevier's Author Hub:
<https://www.elsevier.com/authors>

FAQ: How can I reset a forgotten password?

https://service.elsevier.com/app/answers/detail/a_id/28452/supporthub/publishing/

For further assistance, please visit our customer service site:

<https://service.elsevier.com/app/home/supporthub/publishing/>

Here you can search for solutions on a range of topics, find answers to frequently asked questions, and learn more about Editorial Manager via interactive tutorials. You can also talk 24/7 to our customer support team by phone and 24/7 by live chat and email

#AUQUATINT#

To ensure this email reaches the intended recipient, please do not delete the above code

In compliance with data protection regulations, you may request that we remove your personal registration details at any time. (Use the following URL:

<https://www.editorialmanager.com/quatint/login.asp?a=r>). Please contact the publication office if you have any questions.

Quaternary International

Ursidae (Mammalia, Carnivora) from the Quaternary of western Rio Grande do Sul, Brazil: Taxonomical, stratigraphic, and chronological aspects

--Manuscript Draft--

Manuscript Number:	
Article Type:	Regular Article
Keywords:	Arctotherium; Late Pleistocene; Touro Passo Formation; Sopas Formation; Toropí/Yupoí Formation
Corresponding Author:	Alexsander Trevisan Federal University of Santa Catarina Florianópolis, Santa Catarina BRAZIL
First Author:	Alexsander Trevisan
Order of Authors:	Alexsander Trevisan
	Ana Maria Ribeiro
	Átila Augusto Stock Da-Rosa
	Patrícia Hadler
Abstract:	All known Pleistocene South American fossil ursids belong to <i>Arctotherium</i>, an extinct genus of tremarctine bears. Its occurrence encompasses many countries in Central and South America, with findings mainly from Argentina. In Brazil, the genus is recorded in eight states, highlighting Rio Grande do Sul due to its provenance from fluvial deposits. In contrast, all other Brazilian records come from caves or fossil tanks. The <i>Arctotherium</i> material from Rio Grande do Sul comes from the Passo do Juquary site, located on the banks of the Quaraí River, which marks the frontier between Brazil and Uruguay. The fossils are MCN-PV 1940/A-K, a set of postcranial bones: first to sixth lumbar vertebrae, sacrum, left scapula, left humerus, right portion of the pelvic girdle, and left femur. The anatomic description of these bones confirmed their belonging to <i>Arctotherium</i> sp. due to their size, the form of the vertebral processes, the presence of the entepicondylar foramen of the humerus, and the morphology of the trochlea and capitulum. Body mass estimates resulted in values mostly above 400 kg. The first absolute age from Passo do Juquary indicated 40,000 years BP. The stratigraphic framework for the outcrop conformed to a floodplain fines facies association, a succession of mudstones with carbonate nodules on top. This facies association has lithological correlations to the Brazilian Touro Passo Formation, the Uruguayan Sopas Formation, and the Argentinean Toropí/Yupoí Formation. While having similar features, the ages of the lithologically correlated facies associations do not always line up, indicating that the evolution of the Uruguay River basin throughout the Late Pleistocene followed a pattern, but not synchronously. The presence of carbonate levels suggests that the climate during the time of deposition was drier than the present one, with the carbonate-less middle layer representing a more humid period.
Suggested Reviewers:	Leopoldo Soibelzon Isoibelzon@museo.fcnym.unlp.edu.ar Expert in South American fossil ursids.
	Aldo Manzuetti aldomanzuetti@adinet.com.uy Expert in South American fossil carnivorans
	Francisco Prevosti protocyon@hotmail.com Expert in South American fossil carnivorans
	Blaine Schubert schubert@etsu.edu

	Has experience with fossil ursids, including South American ones. Worked with body mass estimation.
	Martín Ubilla martinubilla@gmail.com Large experience with the stratigraphy of the Sopas Formation and has worked with fossil ursids from Uruguay.

Florianópolis, 02-01-2023

Dr. Jule Xiao
Editors
Quaternary International

Dear Dr. Xiao,

I would like to submit the manuscript entitled “Ursidae (Mammalia, Carnivora) from the Quaternary of western Rio Grande do Sul, Brazil: taxonomical, stratigraphic, and chronological aspects” by Trevisan *et al.* to be considered for publication as an original article in your journal. In this manuscript we described the first postcranial material from Rio Grande do Sul referred to *Arctotherium* and estimated the individual’s body mass through allometric equations. We also established a stratigraphic framework for the site where the fossil was found, to which we associated the first absolute age for the locality. This data allowed us to propose lithological and chronological correlations between the studied outcrop and other nearby Pleistocene sedimentary successions from Brazil, Uruguay, and Argentina, and also to make paleoenvironmental inferences.

Please do not hesitate to contact me.

Thank you so much for your time and help.

Best regards,

Alexsander Trevisan
Corresponding author

**Ursidae (Mammalia, Carnivora) from the Quaternary of western Rio Grande do Sul,
Brazil: Taxonomical, stratigraphic, and chronological aspects**

Alexsander Trevisan^{a,*}, Ana Maria Ribeiro^b, Átila Augusto Stock Da-Rosa^c, Patrícia Hadler^a

^a Universidade Federal de Santa Catarina, Programa de Pós-Graduação em Geologia,
Florianópolis, Santa Catarina, Brazil

^b Museu de Ciências Naturais da Secretaria do Meio Ambiente e Infraestrutura, Porto Alegre,
Rio Grande do Sul, Brazil

^c Laboratório de Estratigrafia e Paleobiologia, Departamento de Geociências, Centro de
Ciências Naturais e Exatas, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Rio Grande
do Sul, Brazil

* Corresponding author.

E-mail address: alexsandertrevisan2@gmail.com (A. Trevisan).

Abstract

All known Pleistocene South American fossil ursids belong to *Arctotherium*, an extinct genus of tremarctine bears. Its occurrence encompasses many countries in Central and South America, with findings mainly from Argentina. In Brazil, the genus is recorded in eight states, highlighting Rio Grande do Sul due to its provenance from fluvial deposits. In contrast, all other Brazilian records come from caves or fossil tanks. The *Arctotherium* material from Rio Grande do Sul comes from the Passo do Juquity site, located on the banks of the Quaraí River, which marks the frontier between Brazil and Uruguay. The fossils are MCN-PV 1940/A-K, a set of postcranial bones: first to sixth lumbar vertebrae, sacrum, left scapula, left humerus, right portion of the pelvic girdle, and left femur. The anatomic description of these bones confirmed their belonging to *Arctotherium* sp. due to their size, the form of the vertebral processes, the presence of the entepicondylar foramen of the humerus, and the morphology of the trochlea and capitulum. Body mass estimates resulted in values mostly above 400 kg. The first absolute age from Passo do Juquity indicated 40,000 years BP. The stratigraphic framework for the outcrop conformed to a floodplain fines facies association, a succession of mudstones with carbonate nodules on top. This facies association has lithological correlations to the Brazilian Touro Passo Formation, the Uruguayan Sopas Formation, and the Argentinean Toropí/Yupoí Formation.

While having similar features, the ages of the lithologically correlated facies associations do not always line up, indicating that the evolution of the Uruguay River basin throughout the Late Pleistocene followed a pattern, but not synchronously. The presence of carbonate levels suggests that the climate during the time of deposition was drier than the present one, with the carbonate-less middle layer representing a more humid period.

Keywords: *Arctotherium*; Late Pleistocene; Touro Passo Formation; Sopas Formation; Toropí/Yupoí Formation

1 Introduction

The Ursidae family is currently distributed between the Arctic, Eurasia, North America, and northwestern South America and includes three subfamilies with living representatives: Ursinae, Ailuropodinae, and Tremarctinae (Collins 2015, Kumar *et al.* 2017). Only the latter is found in South America, represented by the species *Tremarctos ornatus* (Cuvier, 1825) (Velasquez *et al.* 2021). However, this subfamily had greater geographic distribution and diversity in the past. The genus with the oldest occurrence in the subfamily is *Plionarctos*, from the Late Miocene–Early Pliocene of North America (Tedford and Martin 2001; Mitchell *et al.* 2016). *Arctodus* has records from the Late Pliocene–Pleistocene of North America (Krause *et al.* 2008). *Arctotherium*, in turn, is a Pleistocene genus with occurrences from Central and South America and encompasses all South American Pleistocene ursids (Salis *et al.* 2021).

Soibelzon (2004) recognized five valid species for *Arctotherium*: *Arctotherium angustidens* Gervais and Ameghino, 1880; *Arctotherium vetustum* Ameghino, 1885; *Arctotherium bonariense* (Gervais, 1852); *Arctotherium tarijense* Ameghino, 1902 and *Arctotherium wingei* Ameghino, 1902. *Arctotherium angustidens* is the largest known species and is restricted to the Ensenadan Stage/Age (Early–Middle Pleistocene); *A. vetustum*, *A. bonariense*, and *A. tarijense* are known from the Bonaerian to the Lujanian Stages/Ages (Middle–Late Pleistocene to Late Pleistocene–Early Holocene); *A. wingei* does not have a well-defined biostratigraphic distribution, but a Lujanian Stage/Age occurrence has been inferred (Soibelzon *et al.* 2005).

Records of *Arctotherium* come mainly from Argentina, where fossils from all species, except *A. wingei*, have been found (Soibelzon *et al.* 2005). Other countries with Pleistocene records of the genus are Belize, Bolivia, Brazil, Chile, Mexico, Uruguay, and Venezuela (e.g., Ameghino 1902, Perea and Ubilla 1983, Prevosti *et al.* 2003, Soibelzon 2004, Soibelzon and

Rincón 2007, Rodrigues *et al.* 2014, Mendoza *et al.* 2015, Ubilla *et al.* 2016, Schubert *et al.* 2019).

In Brazil, *Arctotherium* fossils were recorded in Ceará, Rio Grande do Norte, Piauí, Bahia, Tocantins, Minas Gerais, and Mato Grosso do Sul (Lund 1841, Walter 1940, Paula-Couto 1960, Trajano and Ferrarezzi 1994, Guérin *et al.* 1996, Cartelle 1998, Porpino *et al.* 2004, Rodrigues *et al.* 2014, De Oliveira *et al.* 2017). There are records of Carnivora cf. Ursidae from the municipalities of Pantano Grande and Santa Vitória do Palmar, both located in the Rio Grande do Sul state (Scherer *et al.* 2003, Pereira *et al.* 2012). This work describes the first postcranial material from Rio Grande do Sul referred to *Arctotherium* and estimates the individual's body mass through allometric equations. It also establishes a stratigraphic framework for the fossil's outcrop of provenance, Passo do Juquity, to which we associate a new dating, the first for the location. Using this information, correlations between the studied outcrop and other nearby Pleistocene sedimentary successions from Brazil, Uruguay, and Argentina are proposed, and paleoclimatic inferences are made.

2 Regional Setting

The Passo do Juquity (30°10'32" S, 56°42'20" W) outcrop is located on the banks of the Quaraí River, which marks the frontier between Brazil and Uruguay (Figure 1). It is located within the Campanha region, in the Pampa Biome, an area with the occurrence of herbaceous steppe grasslands and steppe savannas (IBGE, 2004). Currently, about 54% of these fields are converted to agricultural use (Cordeiro and Hasenack, 2009).

Other Quaternary fossil mammal-bearing locations found on the banks of the Quaraí River besides Passo do Juquity in Rio Grande do Sul are the Cerro da Tapera, Lagoa da Música, and Arroio Garupá outcrops (Figure 1). In the Uruguayan side, the Estiba, Mina 1, Paso del León, and Piedra Pintada outcrops are known to have fossil mammal content (Ubilla *et al.* 2016). Of these, only Cerro da Tapera has a well-defined stratigraphic framework.

The Pleistocene sedimentary deposits of the Quaraí River are composed mainly of brown, muddy sandstones associated with occasional carbonate levels marked by the presence of rhyzoconcretions and/or carbonate nodules. These levels are generally decimetric, with lateral extensions of tens of meters (Da-Rosa 2003). We can recognize the Touro Passo Formation in these deposits, which encompasses all the Pleistocene fluvial deposits with fossil mammal content from southwestern Rio Grande do Sul (Da-Rosa 2009). This formation is correlated to the Toropí/Yupoí Formation of the Argentinean Mesopotamia (Corrientes

province) and to the Sopas Formation of Uruguay, which includes the outcrops from the Uruguayan side of the Quaraí River (Oliveira and Kerber 2009).

The Passo do Juquiry outcrop presents the fossil mammal records of Caviidae, Cricetidae, Cervidae, Equidae, Glyptodontidae, and Gomphoteriidae (Oliveira 1992, 1996, Scherer *et al.* 2007a, Gadens-Marcon 2008, Kerber and Oliveira 2008a, Kerber *et al.* 2012). Most of the mammalian fossil genera found in Passo do Juquiry are also found in the other fossiliferous outcrops of the Quaraí River and correlated formations (see Appendix A). The fossil assemblage of Passo do Juquiry is characterized by the presence of both mammals typically associated with open field environments like *Equus neogeus* (Lund, 1840) and *Antifer* sp. (Scherer *et al.* 2007a, Kerber and Oliveira 2008a), and animals associated with forest environments and perennial water bodies, like *Holochilus brasiliensis* (Desmarest, 1819), *Hydrochoerus hydrochaeris* (Linnaeus 1766) and *Notiomastodon platensis* (Ameghino, 1888) (Oliveira 1992, Gadens-Marcon 2008, Kerber *et al.* 2012). The presence of *Equus neogeus* in the fossil assemblage of Passo do Juquiry allows its correlation to the Lujanian Stage/Age (*sensu* Cione *et al.* 2015) of the Buenos Aires province, equivalent to the Late Pleistocene–Early Holocene.

There are no available ages for the sediments of Passo do Juquiry. Absolute dating from outcrops throughout the banks of the Quaraí River provided ages between 360,000 and 10,000 years BP, with the oldest ages, the ones of 360,000, 248,000, and 180,000 years BP, coming from the Piedra Pintada outcrop, in Uruguay. Most dates, coming from the other seven outcrops, resulted in ages from 35,000 to 10,000 years BP (Miller 1987, Ribeiro *et al.* 2008, Ubilla *et al.* 2016) (see Appendix B). These available ages for the deposits of the Quaraí River correspond to the latest Middle Pleistocene to Late Pleistocene and indicate a correlation with the Bonaerian and Lujanian Stages/Ages (Ubilla *et al.* 2004, 2016, Ubilla and Martínez 2016).

3 Material and Methods

3.1 Material

The studied material is deposited in the paleovertebrate collection of the Seção de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais (MCN) da Secretaria Estadual do Meio Ambiente e Infraestrutura (SEMA), Porto Alegre, Rio Grande do Sul, under the acronym MCN-PV. It was collected in the Passo do Juquiry outcrop, but the specific layer of provenance was not informed. Anatomical comparisons for identification were made with recent material from the didactic collection of the Seção de Mastozoologia do MCN/SEMA and fossil material from

both the Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, and the Museo de La Plata, La Plata, Argentina (Appendix C).

Further comparisons with the *Tremarctos* genus (including both the extant *Tremarctos ornatus* and *Tremarctos floridanus* (Gidley, 1928)) are based on descriptions and figures from Kurtén (1966). Comparisons with *Arctotherium wingei* are based on descriptions and figures from Winge (1895), Paula-Couto (1960), and Cartelle (1998), and with the *Arctodus* genus on descriptions and figures from Merriam and Stock (1925), Kurtén (1967), Nelson and Madsen (1983) and Sorkin (2006).

3.2 Methods

Anatomical nomenclature and measurements followed Torres (1988) and Cartelle (1998). Measurements, expressed in millimeters, were taken using a caliper rule with a precision of 0.02 mm.

Cronostratigraphical/geochronological units followed the South American Stages/Ages proposed by Cione *et al.* (2015). Specifically, the Ensenadan (Early–Middle Pleistocene), Bonaerian (Middle–Late Pleistocene), and Lujanian (Late Pleistocene–Early Holocene).

Body mass estimate through allometric equations followed Soibelzon and Tarantini (2009), who tested more than sixty equations published by many authors (e.g., Van Valkenburgh 1990, Anyonge 1993, Viranta 1994, Christiansen 1999, Egi 2001) to estimate the body mass of both extant and fossil South American tremarctine bears using craniodental and postcranial (humerus, femur, radius, and tibia) measurements. Of these, nine equations using femoral measurements (Anyonge 1993, Viranta 1994, Christiansen 1999, Egi 2001) and eight equations using humeral measurements (Anyonge 1993, Christiansen 1999, Egi 2001) were found as reliable body size predictors for the different species of South American tremarctine bears. We could apply six of the equations based on the femur and four of the equations based on the humerus (Table 1).

The different lithologies outcropping in the Passo do Juquary were described, and representative stratigraphic columns were elaborated using the image editing software CorelDRAW X6. We used the facies code and definition of architectural elements of Miall (2010) to identify and interpret lithologies.

The dating from Passo do Juquary was performed through the method of Optically Stimulated Luminescence (OSL) using quartz of Huntley *et al.* (1985). This method was chosen over ^{14}C for the greater temporal scope it covers and over thermoluminescence for its greater similarity to the natural processes of bleaching by solar exposure (Guedes *et al.* 2011).

A sediment core sampled from the middle layer of Passo do Juquity was sent to Datação, Comércio e Prestação de Serviços Ltda. for OSL age determination. Accumulated dose analysis was conducted using a Thorn EMI Electron Tubes Photomultiplier, type 9235QA, model number H7360-020, coupled with a Hamamatsu photon counting unit with USB interface, model number C8855-01. Radioactive isotope concentrations (Th, U, K) used to calculate radiation dose rates were obtained through a Canberra Inspector Portable Spectroscopy Workstation (NAI-TL).

3.3 Institutional Abbreviations

MACN: Museu Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; MCN-D: didactic collection of the Seção de Mastozoologia do Museu de Ciências Naturais da Secretaria Estadual do Meio Ambiente e Infraestrutura, Porto Alegre, Brazil; MCN-PV: paleovertebrate collection of the Seção de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais da Secretaria Estadual do Meio Ambiente e Infraestrutura, Porto Alegre, Brazil; MLP: Departamento Científico de Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

4 Results

4.1 Systematic Paleontology

Order CARNIVORA Bowdich, 1821

Suborder CANIFORMIA Kretzoi, 1943

Family URSIDAE Fischer de Waldheim, 1817

Subfamily TREMARCTINAE Merriam and Stock, 1925

Genus *Arctotherium* Burmeister, 1879

Arctotherium sp. (Gervais, 1852)

(Figures 2–4)

Material: MCN-PV 1940/A–F, lumbar vertebrae; MCN-PV 1940/G, sacrum; MCN-PV 1940/H, left humerus; MCN-PV 1940/I, left scapula; MCN-PV 1940/J, fragmented right portion of the pelvic girdle; MCN-PV 1940/K, left femur. All the material belongs to the same individual.

Geographic provenance: Passo do Juquary outcrop (30°10'32" S, 56°42'20" W), banks of the Quaraí River, Uruguaiana municipality, Rio Grande do Sul, Brazil.

4.1.1 Description:

4.1.1.1 Lumbar Vertebrae (Figure 2 A–H): There are six preserved vertebrae, from L1 to L6. The L1–L3 vertebrae are articulated, as are L4–L5. L1 does not have the vertebral body preserved. Some of the epiphyses are unfused. The neural spines are fractured, with L4 having the most well-preserved one. The zygapophyses are tall and squared. The L1–L3 vertebrae possess accessory processes lateral to the postzygapophyses. These assist on the articulation with the posterior vertebrae, lodging themselves on the lateral face of the prezygapophyses. The accessory processes of L1 and L2 are flat and elongated, while the one from L3 is short and wedge-shaped. The transverse processes are fractured, except for the right one of L4, which is flat, cranioventrally oriented, and positioned on the dorsal-most part of the vertebral body. In lateral view the inferior vertebral notch is quite marked, with a sharp, cranially oriented, curvature, while the superior vertebral notch is only slightly prominent.

4.1.1.2 Sacrum (Figure 2 I–J): The sacrum is composed by four vertebrae fused through their transverse processes, vertebral bodies, and neural arches, with a fragmented cranial-most portion of S1. Thus, the prezygapophyses for articulation with the last lumbar vertebra are missing. The sacrum has a trapezoidal shape, narrowing caudally. The sacral alae are fractured, missing the lateral-most portions. In cranial view it is possible to observe the intervertebral foramen in cranial view, which is oval and dorsoventrally flattened. Two pairs of sacral foramina are preserved, which are oval, with the greater axis oriented craniocaudally. In dorsal view the observation of the spinous processes is impeded by concretions. Only the cranial portion of the right lateral sacral crest is preserved, and it is projected laterally.

4.1.1.3 Scapula (Figure 3 A–D): The scapula is very fragmented. In lateral view, the acromion is triangular, with a straight outline and the cranioventral end as the most prominent. The acromial angle is not very sharp, presenting a rounded contour. The scapular spine is robust. It projects laterally from the acromion, with a slight cranial turn. A foramen can be observed in the ventral end of its caudal side, near the top. A slender second spine can be clearly observed in the caudal border. In ventral view, the preserved portion of the glenoid cavity is concave, shallow, and smooth, showing a cranioventrally elongated appearance. The supraglenoid tubercle is positioned cranial to the glenoid cavity.

235
 236 *4.1.1.4 Humerus* (Figure 4 A–D): The humerus is fragmented, missing its dorsal end. Its body
 237 exhibits a flat and rectangular aspect in cranial view. This view allows to observe the
 238 pronounced pectoral crest extending itself dorsoventrally from the dorsal end to the middle of
 239 the diaphysis, where it coalesces with the deltoid crest, also very pronounced, forming a “Y”
 240 shape. These crests provide insertion for the *m. pectoralis profundus* and *superficialis*,
 241 respectively. The ventral end of the deltoid crest and the part where both crests coalesce mark
 242 the origin of the *m. brachialis*. The ventral portion of the humerus has a triangular shape and is
 243 most developed lateromedially. The entepicondylar foramen is present in the medioventral
 244 portion. This foramen has an oval shape, with the greater axis oriented dorsoventrally, and it is
 245 closed by an osseous bridge. Lateral to the entepicondylar foramen is the coronoid fossa, which
 246 is oval and shallow. Lateral to the coronoid fossa, separated from it by a discrete crest, is the
 247 larger, radial fossa, of semicircular shape and equally shallow. The two epicondyles can be well
 248 observed in the lateral and medial ends, with the medial one being larger. The lateral
 249 supracondylar ridge extends itself dorsally from the lateral epicondyle, starting with a light
 250 depression and transitioning to a convex contour, broadly opening itself in the lateral direction.
 251 The trochlea and capitulum are present in the ventral end of the humerus. They are
 252 lateromedially aligned, with the ventral margin of the trochlea being more deeply projected than
 253 the capitulum’s. However, the capitulum is overall larger and rounder. In caudal view, two
 254 crests oriented dorsoventrally can be found near the dorsal end. Initially parallel to each other,
 255 forming a plateau, they converge near the caudal end of the first third of the diaphysis, forming
 256 a singular crest that appears to be continuous with the lateral supracondylar ridge. The plateau
 257 they form marks the area of insertion for the accessory belly of the *m. triceps brachii*. The
 258 olecranon fossa is remarkably deep.

259
 260 *4.1.1.5 Pelvic Girdle* (Figure 3 E–H): Part of the acetabulum can be observed in lateral view. It
 261 seems to be circular, having a deep concavity. Its most well-preserved part is the lunate surface.
 262 The body of the ilium is found cranial to the acetabulum, showing a portion of the iliopectineal
 263 line continuous to the iliopectineal eminence. In a medial view, there is a fragmented portion
 264 of the arcuated line, dorsoventrally oriented on the caudal limit of the iliac fossa. Only the
 265 cranial portion of the pubis and the ventral portion of the ischium are preserved, lacking features
 266 of interest.

267

4.1.1.6 *Femur* (Figure 3 E–H): In cranial view, the head is spheric and prominent presenting a deep, small, fovea in its medial side. The neck is long, flattened, and strongly projected in the craniomedial direction. Its diameter is only slightly smaller than that of the head. The greater trochanter is fractured. The lesser trochanter is small and has a conical shape, with its apex projected caudally. The trochanteric fossa is shallow, and only the outline of the intertrochanteric crest can be observed. The body of the femur is rectangular, craniocaudally flattened, and widens gradually towards its dorsoventral ends. Due to the apparent lack of the ventral epiphysis, the condyles and other features of interest are missing. In lateral view, the region of the third trochanter shows a flat appearance. The lateral supracondylar line is conspicuous and can be observed following the caudolateral margin of the ventral portion of the body, while the medial supracondylar line is discrete and found in the caudomedial margin. They do not appear to converge. Their function is to serve as an insertion for the *m. vastus lateralis* and *medialis*, respectively.

4.2 *Body mass estimation*

Using allometric equations based on selected measurements of the femur and humerus, we estimate that the specimen described here had a body mass between 336.59 kg and 555.20 kg. The body masses predicted using femoral measurements are shown in Table 2, while the ones predicted using humeral measurements appear in Table 3. Considering all equations, the mean and median are 437.80 kg and 445.89 kg, respectively.

4.3 *Stratigraphy of the outcrop*

Passo do Juquiry is an outcrop with decametric extension oriented approximately E-W. Volcanic rocks from the Serra Geral Group with vesicles on top are found when accessing the site through its western side. Above them is a layer of medium sandstone of about one meter thick, with low-angle cross-stratification from the Botucatu Formation, on top of which the Quaternary fluvial sediments are deposited. The Quaternary sediments have a uniform brown color. They consist of three layers separated by discrete bounding surfaces, forming steps in certain portions of the outcrop. Each layer is distinct from the other in texture and sedimentary structures. For this study, they were identified as JA, JB, and JC, from top to base (Figure 5).

The JC layer is the most basal, 150 cm thick. It is composed of mudstone with marked plasticity and presents parallel lamination (Fl facies). Discreet carbonate levels can be found on it in some points of the outcrop.

The JB layer, 80 cm thick, corresponds to mudstone without apparent lamination (Fm facies), also quite plastic, but with an increase in the content of very fine sand towards the top.

The JA layer is 130 cm thick and composed of massive mudstone. Carbonate nodules are found from 80 cm high to the top (P facies) and are more numerous in the eastern portion of the outcrop. Due to the greater carbonate content, it has a notably lesser plasticity than the sediments of the subjacent layers. Overlying the Quaternary sediments is a 1 m thick Holocene black soil layer, clayish and rich in organic matter, itself superimposed by a 50 cm thick layer of sandier brown soil.

4.4 Geochronology

Age determination by optically stimulated luminescence using quartz of sediments from the JB layer of Passo do Juquiry, the only one of the three with a confirmed fossil record (a vertebra attributed to Cervidae indet.), resulted in an age of $40,500 \pm 7,500$ years BP (Tables 4 and 5). This corresponds to the Lujanian Stage/Age (Late Pleistocene), in accordance with the fossil content of *Equus neogeus*. It also correlates to the Marine Isotope Stage 3 (MIS-3), which covers from 60 ky BP to 30 ky BP.

5 Discussion

5.1 Taxonomy

The studied material was attributed to the Ursidae family due to characteristics of the humerus: trochlea and capitulum lateromedially aligned and with slight arching, the larger size of the medial epicondyle in relation to the lateral and the prominent lateral supracondylar ridge (Gervais 1873, Torres 1988, Prevosti *et al.* 2003). Furthermore, the lumbar vertebrae present rectangular transverse processes, only slightly ventrally curved, and spinous processes projected exclusively to the dorsal side, features also found in other ursids like *Arctodus simus* (Cope, 1879) and *Ursus arctos horribilis* (Linnaeus, 1758), indicative of an animal that was not a pursuit predator (Sorkin 2006).

All ursids known for South America belong to the subfamily Tremarctinae (Soibelzon *et al.* 2005). The entepicondylar foramen in the humerus is a characteristic feature of this subfamily and is present in MCN-PV 1940/H (Cartelle 1998, Soibelzon 2002). Three genera of Tremarctinae are known for the Pleistocene, *Arctodus*, *Tremarctos* and *Arctotherium*. The latter two are recorded in South America, with *Arctotherium* encompassing all Pleistocene fossil forms (Stucchi *et al.* 2009, Mitchell *et al.* 2016).

Compared to *Arctodus* the lumbar vertebrae of MCN-PV 1940 present spinous processes of lower height and craniocaudally narrower transverse processes (Sorkin 2006). The sacrum has a similar trapezoidal shape, but smaller sacral foramina (Merriam and Stock 1925, Kurtén 1967). The shape of the acromion is different, with the material from Rio Grande do Sul presenting straighter margins. Merriam and Stock (1925) described the presence of a foramen at the base of the scapular spine in *Arctodus*, which is also present in *Tremarctos*. Our fossil presents a similar structure, but the foramen is located nearer to the top of the scapular spine. The humerus of *Arctodus* is longer and more robust than MCN-PV 1940/H (Table 6). It also presents an auxiliary crest between the deltoid and pectoral crests that is absent in MCN-PV 1940. The lateral supracondylar ridge appears to be lateromedially narrower in *Arctodus*, with a stronger medial projection in the ventral portion compared to the material from Rio Grande do Sul. The area of insertion for the accessory belly of the *m. triceps brachii* is also proportionally narrower in *Arctodus* (Merriam and Stock 1925, Kurtén 1967, Sorkin 2006). The diameter of the acetabulum is greater in *Arctodus* (87-101 mm) than in MCN-PV 1940/J (62 mm) (Nelson and Madsen 1983). The femur from Rio Grande do Sul is shorter than that of *Arctodus* (Table 7). The neck of the femur is more cranially projected, and the lesser trochanter is less prominent than that of the North American taxon. In *Arctodus* the intertrochanteric ridge does not appear to connect the greater and lesser trochanter, which happens in the fossil from Rio Grande do Sul (Merriam and Stock 1925, Nelson and Madsen 1983).

Comparisons with *Tremarctos* showed that the height of the spinous processes in the fossil lumbar vertebrae is lower. The shapes of the zygapophyses are different: rectangular in MCN-PV 1940 A-F and slightly triangular in the extant tremarctine. The transverse process is more cranially tilted. The sacrum has a general configuration similar to the male *T. ornatus*. The acromion has a straight lateral margin, in contrast to the curved outline of *Tremarctos*. The glenoid cavity appears to be more elongated than in *Tremarctos*, especially when compared to *T. floridanus* (Kurtén 1966). In both humeri, the pectoral and deltoid crests converge, but *Tremarctos* presents an auxiliary crest in the middle, absent in the material from Passo do Juquary. The fossil has clearly separated coronoid and radial fossae, whereas in *Tremarctos* they are coalesced together. The lateral supracondylar ridge is different: It has a similar curved outline in *T. ornatus*, but it lacks the ventral depression found in MCN-PV 1940/H. In *T. floridanus*, this ridge is completely straight. The mediodorsal extremity of the trochlea is more pronounced than the capitulum, as it is in *T. ornatus*. In *T. floridanus* the reverse is true (Winge 1895 plate VII, Kurtén 1966, Cartelle 1998). The body of the ilium in MCN-PV 1940/J is proportionally shorter than that of *T. ornatus*. Consequently, the iliopectineal line is continuous

from the iliopectineal eminence in the fossil, while they are separated in the extant tremarctine. The diameter of the acetabulum is quite large (62 mm), surpassing the male *T. ornatus* (22 mm). The strong cranial projection of the neck of the femur present in the fossil seems to be a feature affected by individual variation in *Tremarctos* (Kurtén 1966, fig. 47). Due to the lack of most of the greater trochanter, the trochanteric fossa in our material appears to be shallow, while in *Tremarctos* it is deep. The preserved part of the intertrochanteric crest in the material from Passo do Juquity shows that it connected the greater and lesser trochanter. This was not observed in *Tremarctos*. The third trochanter is absent in our material, but the surface where it would be located is flat. This same structure is remarkably prominent in *Tremarctos*.

When compared to *Arctotherium*, we observed that the height of the spinous processes in the lumbar vertebrae and the rectangular outline of the zygapophyses is very similar to that of *A. bonariense*. The converging pectoral and deltoid crests can also be observed in the humerus of *A. wingei*, which presents an auxiliary crest in the middle, absent in the fossil from Passo do Juquity. Those crests do not converge in most *A. angustidens* humeri (MACN 5132 being the exception), and only some present the auxiliary crest. The radial and coronoid fossae are clearly separated in both MCN-PV 1940/H and *Arctotherium*. The outline of the lateral supracondylar ridge in the material from Rio Grande do Sul is most similar to that of *A. angustidens*, only more pronounced. This same structure lacks the ventral depression in the smaller species (*A. wingei*). The trochlea is more mediodorsally pronounced than the capitulum in MCN-PV 1940/H, and the same is true for *Arctotherium*. The diameter of the acetabulum (62 mm) is greater than that of *A. bonariense* (53 mm). The steep cranial projection of the neck of the femur observed in MCN-PV 1940/K is similar to that of *A. angustidens* and *A. wingei*. Femora from *A. bonariense* and *A. tarijense* show a weaker cranial projection. Still, as only one femur for each of these two species is known, we cannot rule out the possibility of this being a feature affected by individual variation in *Arctotherium*. While the material from Passo do Juquity presents a shallow trochanteric fossa (once again, most likely due to the missing greater trochanter), in *Arctotherium*, the trochanteric fossa is frequently quite deep, being somewhat narrower in *A. angustidens* and *A. tarijense*. The intertrochanteric crest connecting the regions of the greater and lesser trochanter is a feature present in both MCN-PV 1940/K and *Arctotherium*. In our fossil, the only feature found in the region of the third trochanter is a flat surface. This same structure is quite conspicuous in *A. bonariense* and *A. tarijense*, while it is more discreet in *A. angustidens* and *A. wingei*. In *Arctotherium*, however, this structure seems to consistently present a flat surface, similar to what is observed in MCN-PV 1940/K, only more prominent.

Taphonomic features present in the fossils include a series of burrows and hollow structures on their surface. Lopes (2009) studied these structures on MCN-PV 1940/A–F (lumbar vertebrae) and MCN-PV 1940/H (humerus) and interpreted them as a *post-mortem* product of insect activities, probably by Coleoptera larvae. This same author also identified root casts in these fossils. The presence of articulated vertebrae in the fossil ensemble tends to preclude redeposition, meaning that the material is arguably contemporary to the depositional process and did not go through significant fluvial transportation (Voorhies 1969, Behrensmeyer 1975). The fossils also appear to have been deformed by compression during fossilization, something especially visible in the long bones which appear to be craniocaudally flattened, a feature that might slightly overestimate width measurements. This deformation may be the reason why some structures that were expected to be present in the bones, such as the third trochanter in the femur, are not visible, despite indications of their presence (in the case of the third trochanter, a flat surface in its place) and no signs of fracturing.

Considering that the Passo do Juquity material presents characteristics such as rectangular zygapophyses, clearly separated radial and coronoid fossae, and the intertrochanteric crest connecting the greater and lesser trochanters, absent in *Tremarctos* (the latter also absent in *Arctodus*) and present in *Arctotherium*, we opted to attribute it to the latter genus.

The individual represented by these fossils was probably juvenile, as some epiphyses are still not fused in the lumbar vertebrae and the distal epiphysis of the femur seems to be absent (Weinstock 2009). This causes its measurements to be underestimated (Tables 6 and 7). The sexual dimorphism present in Ursidae must also be considered when concerning sizes. In *Tremarctos ornatus*, males can be 1/3 larger than females (García-Rangel 2012). Soibelzon (2002) identified that *Arctotherium* canine teeth are generally 8% larger in males. Comparison with both male and female *Tremarctos* humeri showed more similarities between MCN-PV 1940/K and the male humerus in the way the crests are projected. These structures are more developed in males due to the larger size and weight (especially so in a very sexually dimorphic group such as Ursidae), which in turn lead to proportionally larger muscles and stronger bony attachments (Rusillo 2000). However, the *Arctotherium* material used for comparison does not have its gender identified. As such, we cannot make a definite assessment about the gender of the individual represented by the Passo do Juquity fossils.

The measurements of MCN-PV 1940/H and MCN-PV 1940/K indicate that it probably belongs to a different species than the one known for Brazil, *A. wingei*. The femur (the most complete fossil from those studied) of MCN-PV 1940/K is approximately 60% longer (Table

7), despite the possible absence of the distal epiphysis. This difference is greater than the one expected due to sexual dimorphism in *Tremarctos* (about 30%). The length of the femur from Rio Grande do Sul is most similar to that of *A. bonariense* and *A. tarijense* (Table 7).

Body mass estimates based on allometric equations resulted in values between 336.59 kg and 555.20 kg (Tables 2 and 3). Following the example of Soibelzon and Schubert (2011), we consider the total mean and median values (437.80 kg and 445.89 kg, respectively) to be the most likely estimates for the mass of the studied individual. We also consider equation H1 a very reliable size predictor, as it correctly estimated the mass of both *T. ornatus* and *A. angustidens*, which stand at the opposite ends of tremarctine size (Soibelzon and Tarantini 2009) and predicted a value extremely close to the mean for our fossil. Equations F1 and H2 also reached similar results.

The distinction between *Arctotherium* species is based on cranial features (Soibelzon 2002, 2004). Postcranial samples from the different species are too scarce to establish new diagnostic features (especially for the medium-large species *A. bonariense*, *A. vetustum* and *A. tarijense*). Therefore, we cannot make a specific attribution for MCN-PV 1940 on morphological grounds, and attributed it to *Arctotherium* sp. However, comparing the upper mass limits estimated by Soibelzon and Tarantini (2009) for the *Arctotherium* species (*A. wingei* 150 kg; *A. vetustum* 300 kg; *A. tarijense* 400 kg; *A. bonariense* 500 kg; *A. angustidens* 1,200 kg), with the body mass estimates for the studied material varying from 336.59 kg to 555.20 kg (Tables 2 and 3), they show a greater similarity to the values expected for *A. tarijense* and *A. bonariense*. The size of MCN-PV 1940 is also quite similar to that of these two species (Table 7) and both of them have a Bonaerian-Lujanian Stages/Ages distribution (Soibelzon *et al.* 2005), consistent with the OSL age from Passo do Juquity. *Arctotherium tarijense* and *Arctotherium cf. bonariense* are also known for the Sopas Formation of Uruguay (Manzuetti 2022), to which the deposits of the Quaraí river are correlated.

5.2 Stratigraphy and chronology

The *Arctotherium* material from Rio Grande do Sul is the only one in Brazil coming from fluvial deposits, with other fossils attributed to the genus coming from caves or fossil tank (Lund 1841, Walter 1940, Paula-Couto 1960, Trajano and Ferrarezzi 1994, Guérin *et al.* 1996, Cartelle 1998, Porpino *et al.* 2004, Rodrigues *et al.* 2014, De Oliveira *et al.* 2017). Defining an accurate stratigraphic framework in fluvial deposit outcrops is simpler than in caves since they consist mainly of vertically stacked clastic lithofacies organized according to fluvial

architecture. In contrast, cave deposits are extremely diverse, with sediments of various origins accumulating simultaneously in a same layer (Collinson 1996, Farrand 2001, Miall 2006).

Only one kind of architectural element (*sensu* Miall 2010) was identified to be represented by the facies from Passo do Juquiry: a floodplain fines facies association (FF). The transition from Fl to Fm facies indicates a transition from deposition through both weak traction currents and suspension to one purely through suspension. The P facies-bearing upper level is indicative of semiarid climate and of exposure to weathering of the floodplain, allowing the formation of carbonate nodules, which result from pedogenic processes occurring in floodplains when exposed to weathering by seasonal or long-term drying (Miall 2006).

In contrast, Cerro da Tapera, another fossiliferous outcrop on the banks of the Quaraí River, presents a higher diversity of facies. The outcrop is characterized by a succession of intercalating sandstone and mudstone, typical of a lateral accretion facies association, with the top-most layer presenting mudstone with carbonate nodules similar to that of the floodplain fines from Passo do Juquiry. TL dating of sediments from Cerro da Tapera resulted in ages of $11,000 \pm 2,000$ years BP and $13,000 \pm 2,150$ years BP (Ribeiro *et al.* 2008, 2009, Pitana 2011).

Floodplain fines and lateral accretion facies associations have also been found in outcrops of the Touro Passo River, on the basis of which the Touro Passo Formation was defined (Bombin 1976). Brazilian authors have attributed outcrops from the Quaraí River to this formation (Da-Rosa 2007, 2009, Oliveira and Kerber 2009). The FF element facies are recognized in the Barranca Grande outcrop and represented by levels of massive mudstones with carbonate nodule-rich paleosol horizons on top (Fm and P facies). They present an abundant content of well-preserved fossil vertebrates (Oliveira and Kerber 2009, Kerber *et al.* 2014a).

For the Sopas Formation, lithologically and biostratigraphically correlated to the Touro Passo Formation and in which the Uruguayan outcrops of the Quaraí River are included, three typologies of facies were identified: a conglomeratic facies, a sandstone facies and a mudstone facies. The mudstone facies are described as mudstones with granules spread through the matrix, traction structures and carbonate nodules and duricrust accompanied by rhizoconcretions on top (Fm facies), similar to those of the FF facies association of Passo do Juquiry. These mudstones are also rich in vertebrate fossil content (Ubilla *et al.* 2004, Ubilla and Martínez 2016).

The Toropí/Yupoí Formation, correlated to both the Touro Passo and Sopas formations (Oliveira and Kerber 2009, Francia *et al.* 2012, Kerber *et al.* 2014a), like Passo do Juquiry, presents only fine sedimentary facies (very fine sand + siltstone + claystone) (Herbst 1971,

Iriondo 2010). It consists of an inferior member of mudstone with horizontal lamination and sparse carbonate nodules (Fl facies) and a superior member of massive mudstone with rhizoconcretions and cylindrical bioturbations (Fr facies). Fossil vertebrates can be found in both members (Francia 2019). The facies association of the Toropí/Yupoí formation was interpreted by Erra *et al.* (2013) as representing a floodplain environment (FF architectural element) and by Iriondo (2010) as one of abandoned channel fill (CH(FF) architectural element). Both these architectural elements are composed by fine lithofacies deposited in the surroundings of a fluvial channel.

By comparing the stratigraphic framework of Passo do Juquity with those of Cerro da Tapera, the Touro Passo River, Sopas Formation, and Toropí/Yupoí Formation, it is possible to establish lithological correlations between the similar levels (Figure 6). The FF facies from Passo do Juquity can be clearly correlated to the uppermost layer of Cerro da Tapera, to the floodplain facies of the Barranca Grande outcrop, to the mudstone facies of the Sopas Formation, and to both members of the Toropí/Yupoí Formation. These mudstone successions present levels with carbonate nodules, occasional rhizoconcretions, and abundance of vertebrate fossils. They also overlie lateral accretion facies when those are present (Ribeiro *et al.* 2008, Oliveira and Kerber 2009, Ubilla and Martínez 2016, Francia 2019). This reinforces the proposed correlation between the three formations by previous authors (e.g., Da-Rosa 2003, 2007, 2009, Oliveira and Kerber 2009, Ubilla and Martínez 2016).

However, absolute ages indicate that lithologically correlated facies are not necessarily contemporaneous (Figure 6), only that they originated from the same types of fluvial dynamic processes. Floodplain facies in Passo do Juquity and in the Toropí/Yupoí Formation have relatively close ages ($40,500 \pm 7,500$ years BP and $56,000 - 36,000$ years BP, respectively). In contrast, the same facies association in the Barranca Grande and Cerro da Tapera outcrops is quite more recent ($10,810 \pm 275 - 9,903 \pm 3,510$ years BP and $< 11,000 \pm 2,000$ years BP, respectively) (Ribeiro *et al.* 2008, Francia *et al.* 2015, Vidal 2019). This shows that the evolution of fluvial deposits in the Uruguay River basin region during the Late Pleistocene followed a typical pattern, but it did not happen simultaneously. To clearly reconstruct the changes in fluvial dynamic with time, a larger body of data and a sequence stratigraphy approach are needed.

5.3 Paleoclimate and paleoenvironments

The presence of rhizoconcretions in floodplain facies indicates a moment of colonization by plants and represents soil development in a humid climate (Miall 2006, Nichols

2009). The absence of rhizoconcretions in Passo do Juquiry and the occurrence of both the discrete carbonate levels in the JC layer and the carbonate nodules in the JA layer indicated a largely arid climate for the region during the Late Pleistocene. Such a climate would favor the quick evaporation of water after flooding and expose sediments to weathering, favoring the chemical reactions responsible for carbonate paleosol generation, and preventing the formation of forest vegetation with expressive roots (Sobecki and Willding 1983, Guo and Fedoroff 1990, Li *et al.* 2018). The JB layer, which does not present carbonate concretions, would represent a moment of more humid climate at the time of its deposition (circa 40.000 years BP), between the two more arid periods.

The alternation between colder, drier climate pulses and more humid pulses during the Late Pleistocene has also been recognized in other deposits of the Uruguay River basin region (Carlini *et al.* 2004, Ubilla *et al.* 2004, Francia *et al.* 2012, 2019). Paleoenvironmental hypotheses based on fossil content for the Touro Passo, Sopas, and Toropí/Yupoí formations tend to indicate a predominance of open field vegetation, with arboreal vegetation present as gallery forests (e.g., Ubilla *et al.* 2004, Oliveira and Kerber 2009, Erra *et al.* 2013, Ubilla *et al.* 2016). Recent paleoenvironmental studies in the nearby region of northern Uruguay, covering ages between 50-30 ky BP, indicated that the environment was one of open canopy forests, like forested savannahs or semi-open woodlands (Morosi and Ubilla, 2017, 2019).

6 Conclusion

MCN-PV 1940 presents typical ursid characteristics, such as the lateromedially aligned and only slightly arched trochlea and capitulum, the larger medial epicondyle compared to the lateral in the humerus, and the pronounced lateral supracondylar ridge. The morphology and orientation of the processes of the lumbar vertebrae are also ursid-like. The entepicondylar foramen in the humerus indicates it belongs to the Tremarctinae subfamily. Comparison with the North American tremarctine genus *Arctodus* and both South American tremarctine genera *Tremarctos* and *Arctotherium* showed that MCN-PV 1940 presents a stronger similarity to *Arctotherium* (larger size, rectangular zygapophyses, clearly separated radial and coronoid fossae, and intertrochanteric crest connecting the greater and lesser trochanters). The possible absence of the distal epiphysis of the femur and the presence of some still-not-fused epiphyses in the lumbar vertebrae indicate that it represents a juvenile individual. Yet, it still surpasses the dimensions of *A. wingei*, the only species of *Arctotherium* confirmed for Brazil. While its size is similar to *A. bonariense* and *A. tarijense* and smaller than *A. angustidens*, it was impossible

to define the species on a morphological basis, as the diagnostic features are cranial. Therefore, we attributed MCN-PV 1940 to *Arctotherium* sp.

Body mass estimates through allometric equations show that the studied individual likely weighted between 437.80 kg and 445.89 kg, with equations F1, H1, and H2 being the most reliable body size predictors. With its size, MCN-PV 1940 seems to represent the largest known ursid for Brazil. These estimates also show a greater similarity to the *Arctotherium tarijense* and *Arctotherium bonariense* species, who are the ones expected to typically reach masses between 400 and 500 kg. Powerful crests in the humerus indicate the individual was probably male.

The Passo do Juquiry outcrop's stratigraphic framework is composed by three layers configuring a floodplain fines facies association, characterized by carbonate-rich levels on the top and bottom layers and lack of rhizoconcretions. The middle layer was dated through the OSL method and resulted in an age of $40,500 \pm 7,500$ years BP. This facies association is also found in other Pleistocene fluvial deposits of the Quaraí River, such as Cerro da Tapera, and in the Touro Passo River outcrops, part of the Touro Passo Formation. They also possess correspondents in their correlated formations, the Sopas Formation from Uruguay, and the Toropí/Yupoí Formation from Argentina. While it is possible to establish lithological correlations between the facies of Passo do Juquiry, Cerro da Tapera, and the three geologic formations, absolute ages show that their origin was not contemporaneous, indicating that while the evolution of fluvial deposits in the Uruguay River basin region during the Late Pleistocene followed a clear pattern, it did not happen simultaneously. Finally, the sediments of Passo do Juquiry indicated the presence of two distinct periods of arid climate separated by a period of increased humidity at circa 40,500 years BP.

Author contributions

Alexsander Trevisan: Conceptualization, Investigation, Writing - Original Draft, Visualization, Project Administration, Funding Acquisition. **Ana Maria Ribeiro:** Validation, Resources, Writing - Review & Editing, Funding Acquisition. **Átila Augusto Stock Da-Rosa:** Investigation, Writing - Review & Editing, Funding Acquisition. **Patrícia Hadler:** Validation, Resources, Writing - Review & Editing, Supervision.

Data availability

Datasets related to this article can be found in Tables 1-7 and Appendices A-C.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgments

To Márcia Jardim and Tatiane Campos Trigo for allowing access to the mammalogy collection of the Museu de Ciências Naturais, SEMA-RS; to the representants of the Granja do Catarino and Santa Isabel farms for allowing access to the properties where the studied outcrops were located; and to Jorge Ferigolo for the osteological and morphological insights.

Funding

This work was supported by the UNIEDU/FUMDES Pós-Graduação program of the Santa Catarina State Government [grant number 16882]; and the Brazilian Research Council (CNPq) [grants number 313494/2018-5, 303972/2021-1, 310023/2021-1 and 490299/2008-3].

References

- Ameghino, F. 1902. Notas sobre algunos mamíferos fósiles nuevos o poco conocidos del valle de Tarija. *Anales del Museo Nacional Buenos Aires*, 3(1): 225-261.
- Anyonge, W. 1993. Body mass in large extant and extinct carnivores. *Journal of Zoology*, 231: 339-350. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1993.tb01922.x>
- Austral, A. 1994. Los cazadores recolectores del sitio estratificado de Paypaso hace 10.000 años. In: Consens, M., López, J., Curbelo, C. (eds.), *VII Congreso Nacional de Arqueología. Montevideo*, p. 212-22.
- Behrensmeyer, A. K. 1975. The Taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages of Lake Rudolf, Kenya. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 146:473-578.
- Bombin, M. 1976. Modelo paleoecológico evolutivo para o Neoquaternário da região da Campanha-Oeste do Rio Grande do Sul (Brasil). A Formação Touro Passo, seu conteúdo fossilífero e a pedogênese pós-deposicional. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS*, 15:1–90.

- Carlini, A. A., Zurita, A. E., Gasparini, G., Noriega, J. L. 2004, Los mamíferos del Pleistoceno de la Mesopotamia argentina y su relación con los del Centro Norte de La Argentina, Paraguay, y sur de Bolivia, y los de Sur de Brasil y Oeste de Uruguay: Paleobiogeografía y Paleoambientes. *INSUGEO Miscelánea*, 12: 83-90.
- Cartelle, C. 1998. Um pequeno Urso do Pleistoceno final da Bahia. *Acta Geologica Leopoldensia*. 21(46-47): 171-189.
- Christiansen, P. 1999. What size were *Arctodus simus* and *Ursus spelaeus* (Carnivora: Ursidae). *Annales Zoologici Fennici*, 36: 93-102.
- Cione, A. L., Gasparini, G. M., Soibelzon, E., Soibelzon, L. H., Tonni, E. P. 2015. *The Great American Biotic Exchange: A South American Perspective*. Netherlands, Springer Netherlands, 97 p.
- Collins, D. M. 2015. Chapter 50 – Ursidae. In: Miller, R. E., Fowler, M. E. *Fowler's Zoo and Wild Animal Medicine, Volume 8*, Amsterdam, Netherlands, Elsevier, p. 498-508.
- Collinson, J. D. 1996. Alluvial Sediments. In: Reading, H. G. (ed.), *Sedimentary Environments: processes, Facies and Stratigraphy*. Oxford, UK, Blackwell Publishing, p. 37-81.
- Cordeiro, J. L. P., Hasenack, H., 2009. Cobertura vegetal atual do Rio Grande do Sul. In: Pillar, V. P., Muller, S. C., Castilhos, Z. M. S., Jacques, A. V. A. *Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade*, Brasília, Ministério do Meio Ambiente, p. 285-299.
- Da-Rosa, A.A.S. 2003. Preliminary correlation of fluvial deposits at the extreme west of Rio Grande do Sul State, Brazil. In: LATIN AMERICAN CONGRESS OF SEDIMENTOLOGY, 3, 2003 *Abstracts*. 3: 243-245.
- Da-Rosa, A.A.S., 2007. Geologia do Quaternário continental do RS: situação atual e perspectivas de trabalho. In: WORKSHOP QUATERNÁRIO DO RS, 1, 2007. *Resumos*, Canoas, ULBRA/FZBRS, p. 7-13.
- Da-Rosa, A. A. S., 2009. Geologia do Quaternário continental do RS: estado da arte e perspectivas de trabalho. In: Ribeiro, A. M., Bauermann, S. G., Scherer, C. S. (eds). *Quaternário do Rio Grande do Sul: Integrando Conhecimentos*. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, 1, Porto Alegre, Sociedade Brasileira de Paleontologia, p. 17-34.

- Da-Rosa, A. A. S., Leal, L. A., 2001. Sobre um toxodonte encontrado na fazenda Lagoa da Música, município de Uruguai, RS. *In: CONGRESSO DA ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE ESTUDOS DO QUATERNÁRIO*, 7, 2001. *Boletim de Resumos* p. 296-296.
- De Oliveira, A. M., Becker-Kerber, B., Cordeiro, L. M., Borghezian, R., Avilla, L. S., Pacheco, M. L. A. F., Santos, C. M. 2017. Quaternary mammals from central Brazil (Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul) and comments on paleobiogeography and paleoenvironments. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 20(1): 31-44. <https://doi.org/10.4072/rbp.2017.1.03>
- Egi, N. 2001. Body mass estimates in extinct mammals from limb bones dimension: the case of North American hyaenodontids. *Palaeontology*, 44(3): 497-528. <https://doi.org/10.1111/1475-4983.00189>
- Erra, G., Osterrieth, M., Zurita, A. E., Francia, A., Carlini, A. A. 2013. Paleoenvironment of the Toropí Formation (Upper Pleistocene), Corrientes province (Mesopotamian Region, Argentina): A Phytolith Approach. *Quaternary International*, 287: 72-87. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2012.08.2110>
- Faccin, J. R. M., Da-Rosa, A. A. S. 2006. Um novo sítio fossilífero para o Pleistoceno continental do Rio Grande do Sul. *Revista Ciência e Natura*, Edição Especial, 75.
- Farrand, W. R. 2001. Sediments and Stratigraphy in Rockshelters and Caves: A Personal Perspective on Principles and Pragmatics. *Geoarcheology: An International Journal*. 16(5): 537-557. <https://doi.org/10.1002/gea.1004>
- Francia, A., Carlini, A. A., Zurita, A. E., Verzi, D. H. 2012. Galea (Rodentia, Caviidae) in the late Pleistocene of Corrientes Province (Argentina): taxonomic and paleobiogeographic implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen*, 266: 173-184. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2012/0292>
- Francia, A., Zurita, A. E., Carlini, A. A. 2015. How Marine Isotope Stage 3 (MIS3) is reflected in northern Mesopotamia faunal assemblage of Argentina: The Xenarthra Cingulata case. *Quaternary International*, 377: 126-139. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.03.012>

- Francia, A., Zurita, E. A., Orfeo, O., Miño-Boilini, A. R., Erra, G., Zacarías, G. G., Rodríguez-Bualó, S. M., Alcaraz, M. A., Lutz, A. I. 2019. Paleontología y geología del Pleistoceno de la provincia de Corrientes, Argentina. *Opera Lilloana*, 52: 520-536.
- Gadens-Marcon, G. T. 2008. Contribuição ao estudo dos Proboscidea (Mammalia, Gomphotheriidae) do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista UnG - Geociências*, 7(1): 93–109.
- García-Rangel, S., 2012. Andean bear *Tremarctos ornatus* natural history and conservation. *Mammal Review*, 42(2): 85–119. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2011.00207.x>
- Gasparini, G. M., Kerber, L. & Oliveira, E. V. 2009. *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhardt, 1880) (Mammalia, Tayassuidae) in the Touro Passo Formation (Late Pleistocene), Rio Grande do Sul, Brazil. Taxonomic and palaeoenvironmental comments. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, 254: 261–273.
- Gervais, P. 1873. Mémoire sur plusieurs espèces de mammifères fossiles propres à l’Amérique méridionale. *Mémoires de la Société géologique de France*, 9(5): 1-44.
- Guedes, C. C. F., Sawakuchi, A. O., Giannini, P. C. F., DeWitt, R., Aguiar, V. A. P., 2011. Datação por luminescência opticamente estimulada: princípios e aplicabilidade nos depósitos sedimentares brasileiros. *Anais do Congresso da ABEQUA*, 1(1).
- Guérin, C., Curvello, M.A, Faure, M., Hugueney, M., Mourer-Chauviré, C. 1996. A fauna pleistocênica do Piauí (Nordeste do Brasil). Relações paleoecológicas e biocronológicas. *Fundamentos*, 1(1): 55-103.
- Guo, Z. T., Fedoroff, N., 1990. Genesis of calcium carbonate in loess and in paleosols in central China. *Developments in Soil Science*, 19 (19): 355–359.
- Herbst, R. 1971. Esquema estratigráfico de la provincia de Corrientes, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 26: 221-243.
- Holanda, E. C., Ribeiro, A. M., Ferigolo, J. 2012. New material of *Tapirus* (Perissodactyla: Tapiridae) from the Pleistocene of southern Brazil. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29(2): 308-318.
- Huntley, D. J., Godfrey-Smith, D. I., Thewalt, M. L. W., 1985. Optical Dating of Sediments. *Nature*, 313: 105-107. <https://doi.org/10.1038/313105a0>

- IBGE 2004. *Mapa da vegetação do Brasil e Mapa de biomas do Brasil*. 3ª ed. Rio de Janeiro, Brasil. (escala 1:5.000.000).
- Iriondo, M. H. 2010. *Geología del Cuaternario en Argentina*. Editorial Moglia, Corrientes, 437 p.
- Kerber, L., Oliveira, E.V. 2008a. Presença de *Equus* (Perissodactyla, Equidae) e *Neuryurus* (Cingulata, Glyptodontidae) no município de Quaraí, oeste do Rio Grande do Sul. *Caderno de Pesquisa, Série Biologia*, 20(3): 18–24.
- Kerber, L., Oliveira, E. 2008b. Fósseis de vertebrados da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), Rio Grande do Sul, Brasil: atualização dos dados e novas contribuições. *Gaea*, 4(2): 49-64. <https://doi.org/10.4013/gaea.20082.02>
- Kerber, L., Oliveira, E. 2008c. Sobre a Presença de *Tapirus* (Tapiridae, Perissodactyla) na Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), oeste do Rio Grande do Sul. *Biodiversidade Pampeana*, 6(1): 9-14.
- Kerber, L., Oliveira, E. V. 2008d. Novos Fósseis de Vertebrados para a Sanga da Cruz (Pleistoceno Superior), Alegrete, RS, Brasil. *Revista Pesquisas em Geociências*, 35(2): 39-45.
- Kerber, L., Ribeiro, A.M. 2011. *Capybaras* (Rodentia: Hystricognathi: Hydrochoeridae) from the late Pleistocene of southern Brazil. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh*, 261: 1–18.
- Kerber, L., Kinoshita, A., José, F. A., Figueiredo, A. M. G., Oliveira, E. V., Baffa, O. 2011. Electron Spin Resonance dating of the southern Brazilian Pleistocene mammals from Touro Passo Formation, and remarks on the geochronology, fauna and palaeoenvironments. *Quaternary International*, 245:201-208.
- Kerber, L., Ribeiro, A.M., Oliveira, E. V. 2010. The first record of *Galea* Meyen, 1832 (Rodentia, Hystricognathi, Caviidae) in the late Pleistocene of southern Brazil and its palaeobiogeographic implications. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 35(3): 445-457.
- Kerber, L., Lopes, R. P., Oliveira, E. V., Ribeiro, A. M., Pereira, J. 2012. On the presence of *Holochilus brasiliensis* (Desmarest, 1819) (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in the late Pleistocene of southern Brazil. *Gaea*, 8(2): 47–34. <https://doi.org/10.4013/gaea.2012.82.02>

- Kerber, L., Pitana, V. G., Ribeiro A. M., Hsiou, A. S., Oliveira, E. V. 2014a. Late Pleistocene vertebrates from Touro Passo Creek (Touro Passo Formation), southern Brazil: a review. *Revista Mexicana de Ciências Geológicas*, 31(2): 248-259.
- Kerber. L., Ribeiro, A.M., Lessa, G., Cartelle, C. 2014b. Late Quaternary fossil record of *Myocastor* Kerr, 1792 (Rodentia: Hystriognathi: Caviomorpha) from Brazil with taxonomical and environmental remarks. *Quaternary International*, 352: 147-158.
- Kotzian, C.B., Simões, M.G., Da-Rosa, A.A.S., Milder, S. 2005. AMS radiocarbon dating of freshwater mollusk shells from the Touro Passo Formation (Pleistocene-Holocene), RS, Brazil. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 6. *Anais*. Aracajú.
- Krause, J., Unger, T., Noçon, A., Malaspinas, A., Kolokotronis, S., Stiller, M., Soibelzon, L., Spriggs, H., Dear, P. H., Briggs, A. W., Bray, S. C. E., O'Brien, S. J., Rabeder, G., Matheus, P., Cooper, A., Slatkin, M., Pääbo, S., Hofreiter, M. 2008. Mitochondrial genomes reveal an explosive radiation of extinct and extant bears near the Miocene-Pliocene boundary. *BMC Evolutionary Biology*, 8(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., Janke, A. 2017. The evolutionary history of bears is characterized by gene flow across species. *Scientific Reports*, 7: 1-10. <https://doi.org/10.1038/srep46487>
- Kurtén, B. 1996. Pleistocene bears of North America: 1 Genus *Tremarctos*, spectacled bears. *Acta Zoologica Fennica*, 115: 1-120.
- Kurtén, B. 1967. Pleistocene bears of North America: 2 Genus *Arctodus*, short-faced bears. *Acta Zoologica Fennica*, 117: 1-60.
- Li, Y., Zhang, W., Aydin, A., Deng, X. 2018. Formation of calcareous nodules in loess–paleosol sequences: Reviews of existing models with a proposed new “per evapotranspiration model”. *Journal of Asian Earth Sciences*, 154:8–16. <https://doi.org/10.1016/j.jseaes.2017.12.002>
- Lopes R. P. 2009. *Alterações post-mortem (pseudopatologias) em fósseis de mamíferos pleistocênicos do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Master's dissertation, 120 p.

- Lund, P. W. 1841. Blik paa brasiliens dyreverden för sidste jordomvæltning. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger*, 8: 61-144.
- Martínez, S., Ubilla, M. 2004. El Cuaternario en Uruguay. In: Veroslavsky., G. Ubilla, M., Martínez, S. (eds). *Cuencas sedimentarias de Uruguay: Cenozoico*. Montevideo, Dirac, p. 195–229.
- Manzuetti, A. 2022. *Paleobiología de los mamíferos carnívoros continentales del Cuaternario de Uruguay*. Montevideo, Universidad de la República de Uruguay, PhD Thesis, 348 p.
- Mendoza, P. L., Larraín, F. M., Bostelmann, E. 2015. Presence of *Arctotherium* (Carnivora, Ursidae, Tremarctinae) in a pre-cultural level of Baño Nuevo-1 cave (Central Patagonia, Chile). *Estudios Geológicos*, 71(2): e041. <http://dx.doi.org/10.3989/egeol.42011.357>
- Merriam, J. C., Stock, C. 1925. Relationships and structure of the short-faced bear, *Arctotherium*, from the Pleistocene of California. *Carnegie Institution of Washington Publication*, 347: 1–35.
- Miall, A.D. 2006. *Geology of fluvial deposits, sedimentary facies, basin analysis and petroleum geology*. Berlin/New York, Springer-Verlag, 582 p.
- Miall, A., 2010. Alluvial Deposits. In: James, N. P., Dalrymple, R. W. (eds.) *Facies Models 4*. Geological Association of Canada, p. 105-138.
- Milder, S.E.S. 2000. *Arqueologia do sudoeste do Rio Grande do Sul: uma perspectiva geológica*. São Paulo, Universidade de São Paulo, PhD Thesis, 172 p.
- Miller, E. T. 1987. Pesquisas arqueológicas paleoindígenas no Brasil ocidental. *Estudios Atacameños*, 8:39–64. <https://doi.org/10.22199/S07181043.1987.0008.00005>
- Mitchell, K. J., Bray, S. C., Bover, P., Soibelzon, L., Schubert, B. W., Prevosti, F., Prieto, A., Martin, F., Austin, J. J., Cooper, A. 2016. Ancient mitochondrial DNA reveals convergent evolution of giant short-faced bears (Tremarctinae) in North and South America. *BIOLOGY LETTERS*, 12(4). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0062>
- Morosi, E., Ubilla, M. 2017. Dietary and palaeoenvironmental inferences in *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Litopterna, Protheroheriidae) using carbon and oxygen stable isotopes (Late Pleistocene; Uruguay), *Historical Biology*. <https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1355914>

- Morosi, E., Ubilla, M. 2019. Feeding and environmental studies on late Pleistocene horses in midlatitudes of South America (northern Uruguay). *Quaternary Science Reviews*. 225(106025): 8–16. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.106025>
- Nelson, M. E., Madsen, J. H. 1983. A giant short-faced bear (*Arctodus simus*) from the Pleistocene of Northern Utah. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 86: 1-9.
- Nichols, G. 2009. *Sedimentology and Stratigraphy 2nd Ed.* West Sussex, United Kingdom, John Wiley & Sons Ltd, p. 129-149.
- Oliveira, E. V. 1992. *Mamíferos fósseis do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Master's dissertation, 118 p.
- Oliveira, E. V. 1996. Mamíferos Xenarthra (Edentata) do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Ameghiniana*, **33**(1): 65-75.
- Oliveira, E. V., Kerber, L. 2009. Paleontologia e aspectos geológicos das sucessões do final do Neógeno no sudoeste do Rio Grande do Sul, Brasil. *Gaea*, **5**(1): 21–34. <https://doi.org/10.4013/gaea.2009.51.03>
- Oliveira, E. V., Pereira, J. C. 2009. Intertropical Cingulates (Mammalia, Xenarthra) from the Quaternary of Southern Brazil: systematics and paleobiogeographical aspects. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **12**(3): 167-178.
- Oliveira, E. V., Leipnitz, I. I., Lavina, E. L. C., Nowatzki, C. H., Dutra, T. L., Fleck, A. 1999. Novos achados de mamíferos na localidade Ponte Velha, Formação Touro Passo (Neoquaternário), Oeste do Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 16, 1999. *Boletim de Resumos*. Crato, URCA, p. 80-81.
- Paula-Couto, C. 1953. *Paleontologia Brasileira, Mamíferos*. Rio de Janeiro, Instituto Nacional do Livro, 516 p.
- Paula-Couto, C. 1960. Um urso extinto do Brasil. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, 9(1): 5-27.

- 886 Perea, D., Ubilla, M. 1983. *Arctodus pamparus* (Ameghino) (Mammalia, Ursidae) en sedimentos
 887 Lujanenses del dep. Río Negro, Uruguay. *Jornadas de Ciencias Naturales, Resúmenes y*
 888 *Comunicaciones*, 3: 88-91.
 889
- 890 Pereira, J. C., Lopes, R. P., Kerber, L. 2012. New remains of Late Pleistocene mammals from
 891 the Chuí creek, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 15(2): 228-
 892 239. <https://doi.org/10.4072/rbp.2012.2.10>
 893
- 894 Pitana, V. G. 2011. *Estudo do Gênero Glossotherium Owen, 1840 (Xenarthra, Tardigrada,*
 895 *Myodontidae), Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil*. Porto Alegre, Brazil, Programa de
 896 Pós Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Master's Dissertation, 183
 897 pp.
 898
- 899 Pitana, V.G., Ribeiro, A.M. 2007. Novos materiais de *Propaopus* Ameghino, 1881 (Mammalia,
 900 Xenarthra, Cingulata) do Pleistoceno final, Rio Grande do Sul, Brasil. *Gaea*, 3(2): 60-67.
 901 <https://doi.org/10.4013/5866>
 902
- 903 Pitana, V.G., Esteban, G.I., Ribeiro, A.M., Cartelle, C. 2013. Cranial and dental studies of
 904 *Glossotherium robustum* (Owen, 1842) (Xenarthra: Pilosa: Myodontidae) from the Pleistocene of
 905 southern Brazil. *Alcheringa*, 37(2): 147-162
 906
- 907 Porpino, K. O., Dos Santos, M. F. C. F., Bergqvist, L. P. 2004. Registros de mamíferos fósseis no Lajedo
 908 de Soledade, Apodi, Rio Grande do Norte, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(3): 349-358.
 909 <https://doi.org/10.4072/RBP.2004.3.06>
 910
- 911 Prevosti, F. J., Soibelzon, L., Prieto, A., San Roman, M., Morello, F. 2003. The southernmost bear:
 912 *Pararctotherium* (Carnivora, Ursidae, Tremarctinae) in the latest Pleistocene of Southern Patagonia,
 913 Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(3): 709-712. [http://dx.doi.org/10.1671/0272-](http://dx.doi.org/10.1671/0272-4634(2003)023[0709:TSBPCU]2.0.CO;2)
 914 [4634\(2003\)023\[0709:TSBPCU\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1671/0272-4634(2003)023[0709:TSBPCU]2.0.CO;2)
 915
- 916 Ribeiro, A. M., Scherer, C. S. 2009. Mamíferos do Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil. *In:* Ribeiro,
 917 A. M., Bauermann, S. G., Scherer, C. S. (eds). *Quaternário do Rio Grande do Sul: Integrando*
 918 *Conhecimentos*. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, 1, Porto Alegre, Sociedade
 919 Brasileira de Paleontologia, p. 171-191.
 920

Ribeiro, A. M., Rodrigues, P. H., Ferigolo, J. 2003. Primeiro registro de Ursidae (Tremarctinae) para o Pleistoceno do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *In: XIX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Resúmenes*. Buenos Aires, p. 27.

Ribeiro, A. M., Da Rosa, A. A. S., Scherer, C. S., Hsiou, A. S., Pitana, V. G. 2008. Sítio Cerro da Tapera, uma nova localidade fossilífera para o Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil. *In: Langer, M. C., Bittencourt, J. S., Castro, M. C. (eds.) VI Simpósio Brasileiro de Paleontologia dos Vertebrados – Boletim de Resumos*, p. 164-165.

Ribeiro, A. M., Scherer, C. S., Pitana, V. G., Kerber, L. 2009. Novos registros para o Sítio Cerro da Tapera, Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil. *Ameghiniana*, 46(4): 47R.

Rodrigues, S., Avilla, L. S., Soibelzon, L. H., Berardes, C. 2014. Late Pleistocene carnivores (Carnivora: Mammalia) from a cave sedimentary deposit in northern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 84(4): 1641-1655. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201420140314>

Ruscillo, D. 2000. *A Morphometric Exploration of Sexual Dimorphism in Mammalian Skeletons for Applicability in Archaeology*. London, UK, Institute of Archeology, University College London, PhD Thesis, 428 p.

Salis, A. T. Gower, G., Schubert, B., Soibelzon, L., Heiniger, H., Prieto, A., Prevosti, F., Meachen, J., Cooper, A., Mitchell, K. 2021. Ancient genomes reveal hybridisation between extinct short-faced bears and the extant spectacled bear (*Tremarctos ornatus*). *bioRxiv*, in press. <https://doi.org/10.1101/2021.02.05.429853>

Scherer, C. S., Da-Rosa, A. A. S. 2003. Um Equídeo Fóssil do Pleistoceno de Alegrete, RS, Brasil. *Pesquisas em Geociências*, 30(2): 33-38. <https://doi.org/10.22456/1807-9806.19589>

Scherer, C. S.; Rosa, Á. A. S. ; Witeck Neto, L. ; Ubilla, M. ; Aurélio, P. L. P., 2003 Novos Materiais de Mamíferos do Pleistoceno de Pântano Grande, RS, Brasil - Resultados Preliminares. *Boletim Paleontologia em Destaque*, 18: 53.

Scherer, C. S.; Pitana, V.G., Ribeiro, A.M. 2007a. Novas considerações sobre os Cervidae (Mammalia, Artiodactyla) no Quaternário do Rio Grande do Sul, Brasil. *In: JORNADAS ARGENTINAS DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS*, 23, 2007. *Libro de Resúmenes*, Trelew, MEF, p. 32.

- Scherer, C. S., Ferigolo, J., Ribeiro, A. M. 2007b. Contribution to the knowledge of *Hemiauchenia paradoxa* (Artiodactyla, Camelidae) from the Pleistocene of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 10(1): 35-52.
- Scherer, C. S.; Pitana, V.G., Ribeiro, A.M. 2009. Proterotheriidae and Macraucheniidae (Litopterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande Do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12(3): 231-246.
- Schubert B. W., Chatters, J. C., Cabrales, J. A., Samuels, J. X., Soibelzon, L. H., Prevosti F. J., Widga, C., Nava, A., Rissolo, D., Erreguerena P. L. 2019. Yucatán carnivorans shed light on the Great American Biotic Interchange. *Biology Letters*, 15: 20190148. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0148>
- Sobecki, T. M., Wilding, L. P. 1983. Formation of calcic and argillic horizons in selected soils of the Texas Coast Prairie. *Soil Science Society of America Journal*, 47 (4): 707–715.
- Soibelzon, L. H. 2002. *Los Ursidae (Carnivora, Fissipedia) Fósiles de la República Argentina. Aspectos Sistemáticos y Paleoecológicos*. La Plata, Argentina, Universidad Nacional de La Plata, PhD Thesis, 239 p.
- Soibelzon, L. H. 2004. Revisión sistemática de los Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) fósiles de America del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 6(1): 107-133.
- Soibelzon, L. H., Rincón, A. D. 2007. The fossil record of the short-faced bears (Ursidae, Tremarctinae) from Venezuela. Systematic, biogeographic, and paleoecological implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie - Abhandlungen*, 244(3). 287–298. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2007/0244-0287>
- Soibelzon, L. H., Tarantini, V. B. 2009. Estimación de la masa corporal de las especies de osos fósiles y actuales (Ursidae, Tremarctinae) de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 11(2): 243-254.
- Soibelzon, L. H., Schubert, B. W. 2011. The largest known bear, *Arctotherium angustidens*, from the early Pleistocene Pampean region of Argentina: with a discussion of size and diet trends in bears. *Journal of Paleontology*, 85(1): 69-75. <https://doi.org/10.1666/10-037.1>

- 992 Soibelzon, L. H., Tonni, E. P., Bond, M. 2005. The fossil record of South American short-faced bears
 993 (Ursidae, Tremarctinae). *Journal of South American Earth Sciences*, 20: 105-
 994 113. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2005.07.005>
 995
- 996 Sorkin, B. 2006. Ecomorphology of the giant short-faced bears *Agriotherium* and *Arctodus*. *Historical*
 997 *Biology*, 18(1): 1-20. <https://doi.org/10.1080/08912960500476366>
 998
- 999 Stucchi, M., Salas-Gismondi, R., Baby, P., Guyot, J.-L., & Shockey, B. J. 2009. A 6,000+ year-old
 1000 specimen of a spectacled bear from an Andean cave in Peru. *Ursus*, 20(1): 63–68.
 1001 <https://doi.org/10.2192/08GR017R1.1>
 1002
- 1003 Tedford, R. H., Martin, J. 2001. *Plionarctos*, a tremarctine bear (Ursidae: Carnivora) from western North
 1004 America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(2): 311-321. [https://doi.org/10.1671/0272-](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2001)021[0311:PATBUC]2.0.CO;2)
 1005 [4634\(2001\)021\[0311:PATBUC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2001)021[0311:PATBUC]2.0.CO;2)
 1006
- 1007 Torres, T. 1988. *Osos (Mammalia, Canivora, Ursidae) del Pleistoceno de la Peninsula Ibérica*. Madrid.
 1008 Instituto Geológico y Minero de España. 316 p. Publicación especial del Boletín Geológico y Minero.
 1009
- 1010 Trajano, E., Ferrarezzi, H. A. 1994. Fossil Bear from northeastern Brazil, with a phylogenetic analysis
 1011 of the South American extinct Tremarctinae (Ursidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14(4): 552-
 1012 661. <https://doi.org/10.1080/02724634.1995.10011577>
 1013
- 1014 Ubilla, M., Martínez, S. 2016. *Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay*. Suíça, Springer
 1015 International Publishing AG, 77 p.
 1016
- 1017 Ubilla, M., Bracco, R., Ures, C., Tonni, E. P. 1995. Temporal calibration of Sopas Fm. (Upper Pleist.)
 1018 from Uruguay by means of 14C dating and fossil mammals. *II Jornadas argentinas de Paleontología*
 1019 *de vertebrados, Resúmenes*, 26.
 1020
- 1021 Ubilla, M., Perea, D., Aguilar, C. G., Lorenzo, N. 2004. Late Pleistocene vertebrates from northern
 1022 Uruguay: Tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. *Quaternary*
 1023 *International*, 114(1):129–142. [https://doi.org/10.1016/S1040-6182\(03\)00048-X](https://doi.org/10.1016/S1040-6182(03)00048-X)
 1024
- 1025 Ubilla, M., Corona, A., Rinderknecht, A., Perea, D., Verde, M. 2016. MIS-3 and continental beds from
 1026 northern Uruguay (Sopas Formation): palaeontology, chronology and climate. *In*: Gasparini, G. M.,

- 1027 Rabassa, J., Deschamps, M. C., Tonni E. P. (eds) *Marine Isotope Stage 3 in Southern South America 60*
 1028 *KA B.P.-30 KA B.P.* Suíça, Springer International Publishing AG, p. 184–205.
- 1029
- 1030 Van Valkenburgh, B. 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. *In*: Damuth, J. &
 1031 MacFadden, B. J. (eds.). *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological*
 1032 *Implications*, Cambridge University Press, New York. p. 181-206.
- 1033
- 1034 Vela-Vargas, M., Jorgenson, J. P., González-Maya, J. F., Koprowski, J. L. 2021. *Tremarctos ornatus*
 1035 (Carnivora: Ursidae). *Mammalian Species*, 53(1006): 78-94. <https://doi.org/10.1093/mspecies/seab008>
- 1036
- 1037 Vidal, V. P. 2019. Geoarqueologia dos sítios paleoíndios na formação sedimentar Touro Passo:
 1038 processos de formação e perturbação pós-deposicional. *Revista de Arqueologia*, **32**(1): 42-68.
 1039 <https://doi.org/10.24885/sab.v32i1.578>
- 1040
- 1041 Viranta, S. 1994. Limb bone proportions and body mass of cave bear (*Ursus spelaeus*). *Historical*
 1042 *Biology*, 7: 293-250. <https://doi.org/10.1080/10292389409380456>
- 1043
- 1044 Voorhies, M. 1969. Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox
 1045 County, Nebraska. *Contributions to Geology, Special Paper No. 1*. University of Wyoming Press;
 1046 Laramie, Wyoming. 69 p.
- 1047
- 1048 Walter, H. V. 1940. *Descrição do urso extinto (de face curta) Arctotherium brasiliensis da Caverna de*
 1049 *Lagoa Funda*. Belo Horizonte, Academia de Ciencias de Minas Gerais, 35 p.
- 1050
- 1051 Weinstock, J. 2009. Epiphyseal Fusion in Brown Bears: A Population Study of Grizzlies (*Ursus arctos*
 1052 *horribilis*) from Montana and Wyoming. *International Journal of Osteoarchaeology*, 19: 416–423.
 1053 <https://doi.org/10.1002/oa.980>
- 1054
- 1055 Winge, H. 1895. Jorfundne of nuvelende Aber (Primates) – Rovdyr (Carnivora) fra Lagoa Santa, Minas
 1056 Geraes, Brasilien. *E Museo Lundii*, 2(2): 1-187
- 1057
- 1058 Zacarias, G., De La Fuente, M. S., Fernández, S., Zurita, A. E. 2013. Nueva Especie De Tortuga
 1059 Terrestre Gigante del Género Chelonoidis Fitzinger, 1835 (Cryptodira: Testudinidae), del Miembro
 1060 Inferior de La Formación Toropí/Yupoí (Pleistoceno Tardío/ Lujanense), Bella Vista, Corrientes,
 1061 Argentina. *Ameghiniana*, 50: 298-318. <https://doi.org/10.5710/AMGH.05.03.2013.549>

Figure Captions

Figure 1. Pleistocene fossiliferous outcrops of Southwestern Rio Grande do Sul, Brazil, including the ones from the Uruguayan margin of the Quaraí River. 1, Pay Paso; 2, Mina I; 3, Lagoa da Música; 4, Paso del León; 5, Passo do Juquiry; 6, Arroio Garupá; 7, Piedra Pintada; 8, Cerro da Tapera; 9, Estiba; 10, Ponte Velha II; 11, Ponte Velha I; 12, Barranca Grande; 13, Milton Almeida; 14, Confluência do Pindaí; 15, Agropecuária Sinasino; 16, Rio Ibirapuitã; 17, Foz da Sanga; 18, Salatiel I; 19, Salatiel II. The *Arctotherium* fossils were collected on Passo do Juquiry, marked by the red star. Adapted from Ribeiro and Scherer (2009).

Figure 2. *Arctotherium* sp., A-D, MCN-PV 1940/A-F, lumbar vertebrae in right lateral (A-B) and left lateral (C-D) views; E-H, MCN-PV 1940/F, sixth lumbar vertebra in cranial (E-F) and caudal (G-H) view; I-J, MCN-PV 1940/G, sacrum in ventral view. AP, accessory process; IVN, inferior vertebral notch; NS, neural spine; Pd, pedicle; PoZ, postzygapophysis; PrZ, prezygapophysis; RSA, right sacral ala; S1, first sacral vertebra; S2, second sacral vertebra; S3, third sacral vertebra; S4, fourth sacral vertebra; SF, sacral foramen; SVN, superior vertebral notch; TP, transverse process; VB, vertebral body; VF, vertebral foramen. Scale = 2 cm.

Figure 3. *Arctotherium* sp., A-D, MCN-PV 1940/H, right scapula in lateral (A-B) and ventral (C-D) views; E-H, MCN-PV 1940/J, right portion of the pelvic girdle in lateral (E-F) and medial (G-H) views. AA, acromial angle; Ac, acromion; Act, acetabulum; AL, arcuated line; GC, glenoid cavity; Il, ilium; IpE, iliopectineal eminence; IpL, iliopectineal line; Is, ischium; IT, infraglenoid tubercle; Pb, pubis; Sp, scapular spine; Ssp, secondary spine, ST, supraglenoid tubercle. Scale = 2 cm.

Figure 4. *Arctotherium* sp., A-D, MCN-PV 1940/I, left humerus in cranial (A-B) and caudal (C-D) views; E-H, MCN-PV 1940/K, left femur in cranial (E-F) and caudal (G-H) views. CF, coronoid fossa; Cp, capitulum; DC, deltoid crest; Di, diaphysis; EF, entepicondylar foramen; GT, greater trochanter; Hd, head of the femur; IAB, insertion for the accessory belly of the m. triceps brachii; IC, intertrochanteric crest; LE, lateral epicondyle; LSR, lateral supracondylar ridge; LT, lesser trochanter; ME, medial epicondyle; MSR, medial supracondylar ridge; Nc, neck of the femur; OF, olecranon fossa; RF, radial fossa; Tc, trochlea. TF, trochanteric fossa. Scale = 4 cm.

Figure 5. A, Satellite view of the Passo do Juquiry outcrop; B, General view of the studied outcrop, outlining the different layers and their contact surfaces; JA, laminated mudstone; JB, massive mudstone; JC, mudstone with carbonate nodules. Umbrella for scale (70 cm).

Figure 6. Correlation diagram between the stratigraphic columns of different outcrops of the Touro Passo Formation, Sopas Formation and Toropí/Yupoí Formation. A and E adapted from Oliveira and Kerber (2009); B adapted from Ubilla *et al.* (2004); C adapted from Pitana (2011); D this work; F adapted from Zacarias *et al.* (2013).

Table Captions

Table 1. Equations used for body mass estimation. FGL = Femur greatest length; FMSC = Femur mid-shaft circumference; FMSW = Femur mid-shaft width; HMSC = Humerus mid-shaft circumference; HGVW = Humerus greatest ventral width. ID = equation identification. %SEE = percent standard error of estimate. Modified from Soibelzon and Tarantini (2009).

Table 2. Body mass estimation (kg) of MCN-PV 1940 from femoral measurements (mm) applying the equations F1 to F6 (see Table 1). FGL = Femur greatest length; FMSC = Femur mid-shaft circumference; FMSW = Femur mid-shaft width. Adapted from Soibelzon and Tarantini (2009), Soibelzon and Schubert (2011).

Table 3. Body mass estimation (kg) of MCN-PV 1940 from humeral measurements (mm) applying the equations H1 to H4 (see Table 1). HMSC = Humerus mid-shaft circumference; HG VW = Humerus greatest ventral width. Adapted from Soibelzon and Tarantini (2009), Soibelzon and Schubert (2011).

Table 4. Radiation dose rate, accumulated dose and age results obtained through optically stimulated luminescence using quartz on sediments from Passo do Juquiry.

Table 5. Radioactive isotope concentration of ^{232}Th , $^{238}\text{U}+2^{35}\text{U}$, ^{40}K , used to calculate Radiation dose rate.

Table 6. Comparisons between measurements, in millimeters, of MCN-PV 1940/I (humerus) with those of Tremactinae. N = number of individuals measured; HGL = humerus greatest length; HMSW = humerus mid-shaft width; HG VW = humerus greatest ventral width; GWVC = greatest width of the ventral condyle. *A. simus* data obtained in Merriam and Stock (1925) and Kurtén (1967); *Tremarctos* data in Kurtén (1966), Soibelzon and Tarantini (2009) and based off MCN-D 338 and MCN-D 536; *A. angustidens* data in Soibelzon and Tarantini (2009) and Soibelzon and Schubert (2011); *A. wingei* data in Kurtén (1967) and Cartelle (1998) and *Arctotherium* sp. data in Soibelzon and Tarantini (2009).

Table 7. Comparisons between measurements, in millimeters, of MCN-PV 1940/K (femur) with those of Tremarctinae. N = number of individuals measured; FGL = femur greatest length; D = dorsoventral diameter of the head; GDW = greatest dorsal width; FMSW = femur mid-shaft width. *A. simus* data obtained in Merriam e Stock (1925), Kurtén (1967) and Nelson and Madsen (1983); *Tremarctos* data in Kurtén (1966), Soibelzon and Tarantini (2009) and based off MCN-D 338 and MCN-D 536; *A. angustidens* data in Soibelzon and Tarantini (2009) and Soibelzon and Schubert (2011); *A. bonariense*, *A. tarijense* and *Arctotherium* sp. data in Soibelzon and Tarantini (2009) and *A. wingei* data in Cartelle (1998).

Appendix Captions

Appendix A. Fossil mammal families and genera recorded in the Touro Passo, Sopas and Toropí/Yupoí Formations. PdJ = Passo do Juquiry; CdT = Cerro da Tapera. Based on Paula-Couto (1953); Miller (1987); Oliveira (1992); Oliveira (1996); Oliveira *et al.* (1999); Da-Rosa and Leal (2001); Ribeiro *et al.* (2003); Scherer and Da-Rosa (2003); Faccin and Da-Rosa (2006); Pitana and Ribeiro (2007); Scherer *et al.* (2007a); Scherer *et al.* (2007b); Gadens-Marcon (2008); Kerber and Oliveira (2008a); Kerber and Oliveira (2008b); Kerber and Oliveira (2008c); Kerber and Oliveira (2008d); Ribeiro *et al.* (2008); Gasparini *et al.* (2009); Oliveira and Pereira (2009); Ribeiro *et al.* (2009); Ribeiro and Scherer (2009); Scherer *et al.* (2009); Kerber *et al.* (2010); Kerber and Ribeiro (2011); Kerber *et al.* (2011). Pitana (2011); Kerber *et al.* (2012); Holanda *et al.* (2012); Pitana *et al.* (2013); Kerber *et al.* (2014a); Kerber *et al.* (2014b); Ubilla *et al.* (2016); Francia *et al.* (2019).

Appendix B. Available ages for the outcrops of the Quaraí River (bolded) and for the remaining outcrops of the Touro Passo Formation. Ages obtained through ^{14}C are standard. T= Traditional

1161 radiocarbon dating; TL = Thermoluminescence; AMS = Accelerator Mass Spectrometry; ESR
1162 = Electron Spin Resonance; OSL = Optically Stimulated Luminescence

1163

1164 **Appendix C:** Material for comparison.

Figure 1

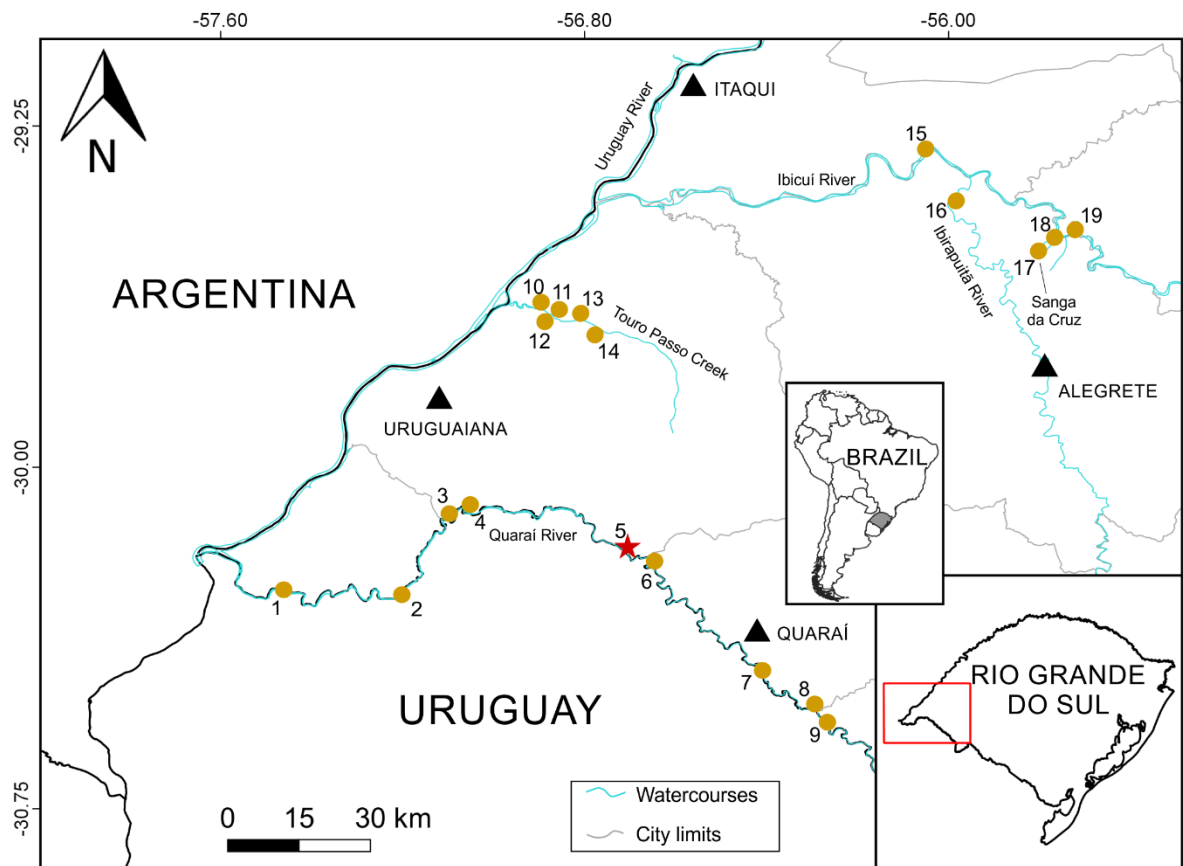


Figure 2

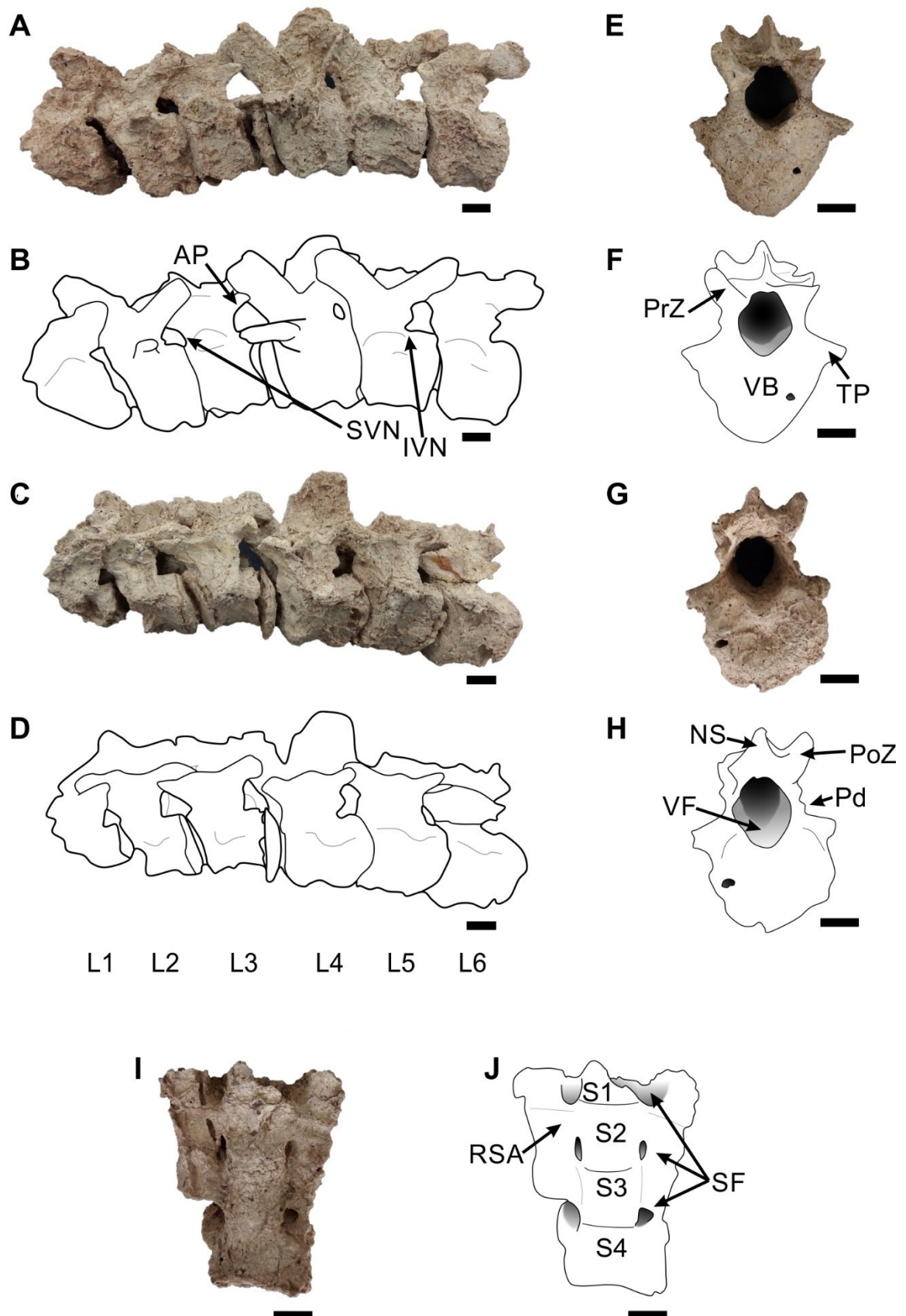


Figure 3

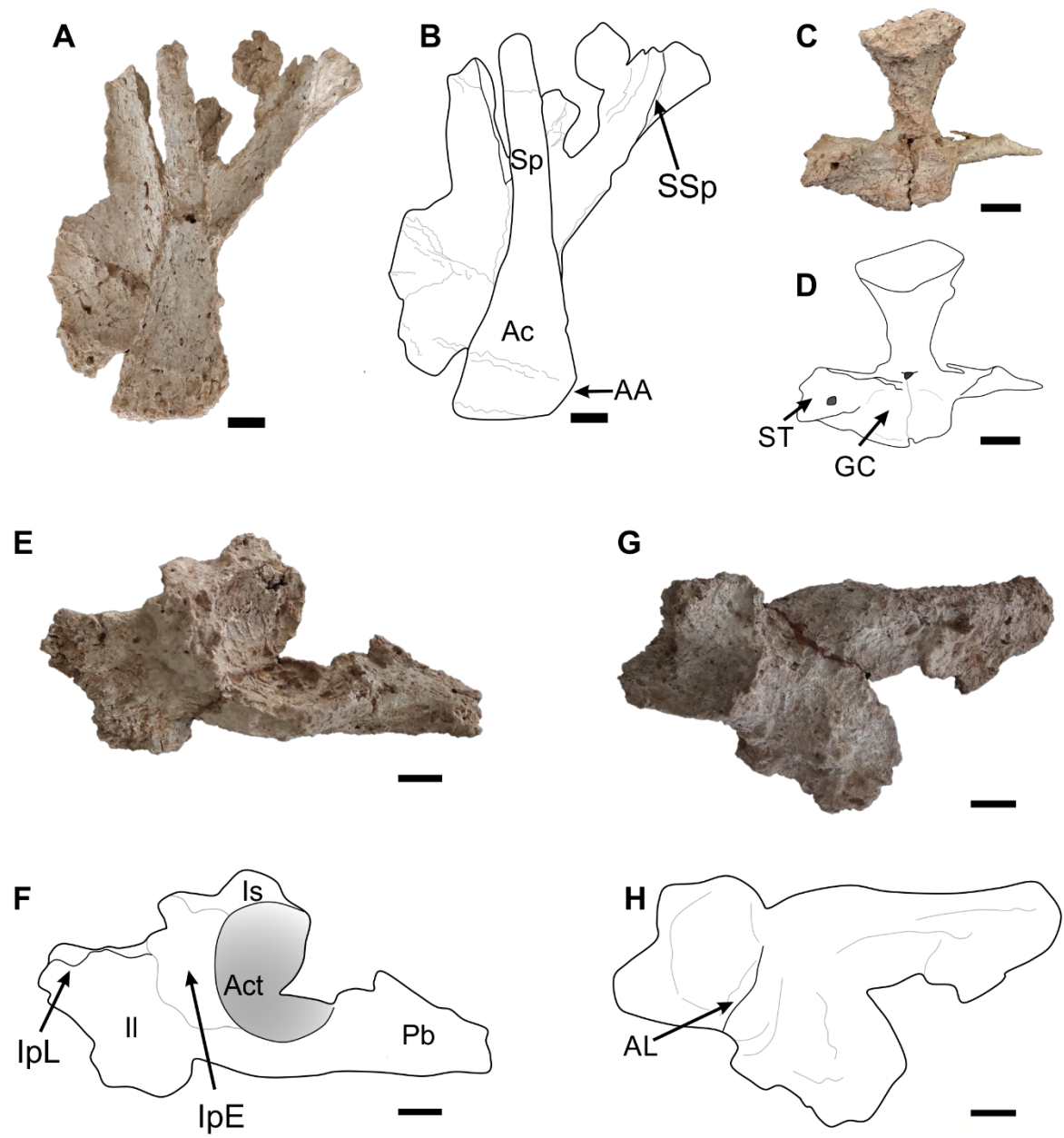


Figure 4

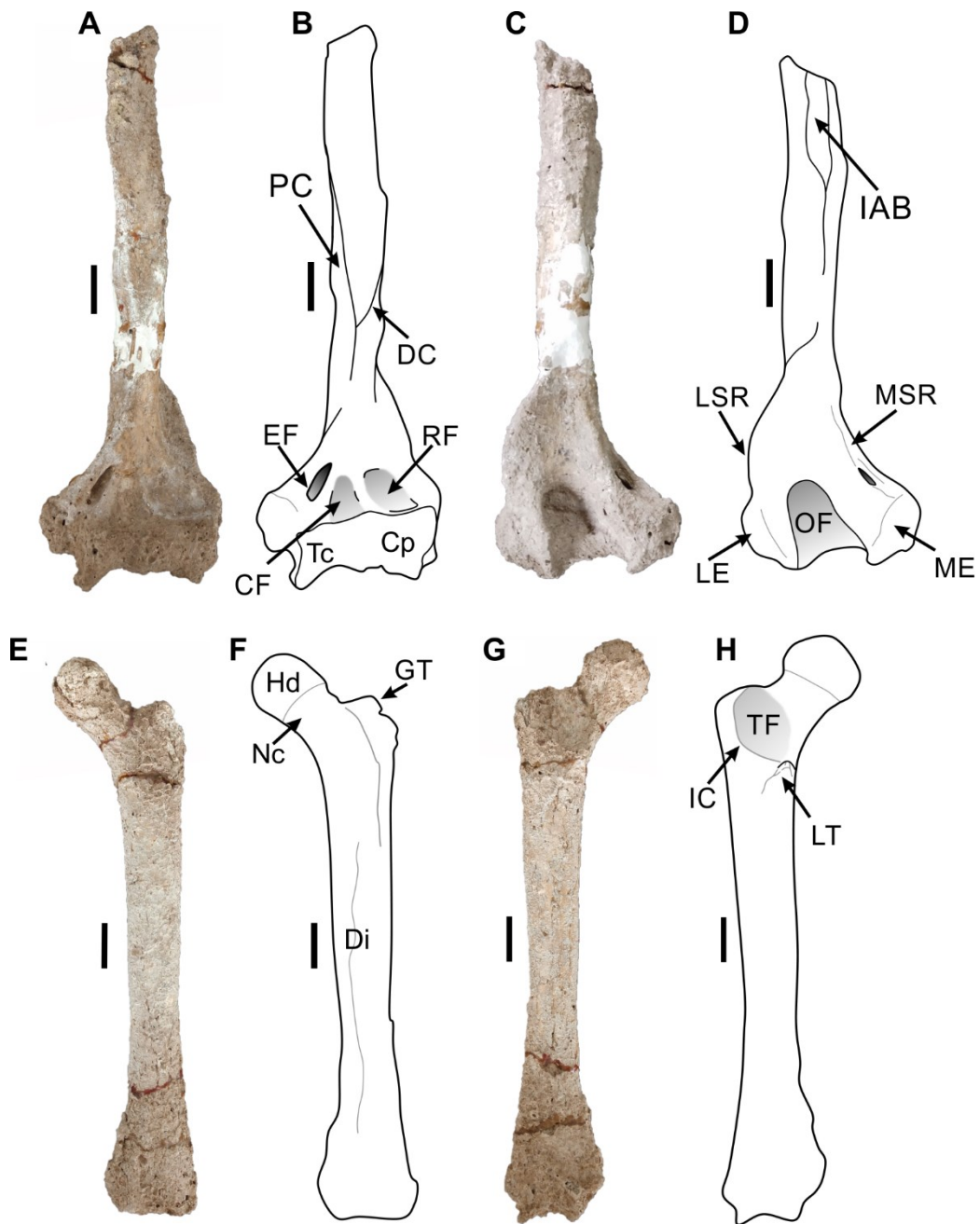


Figure 5

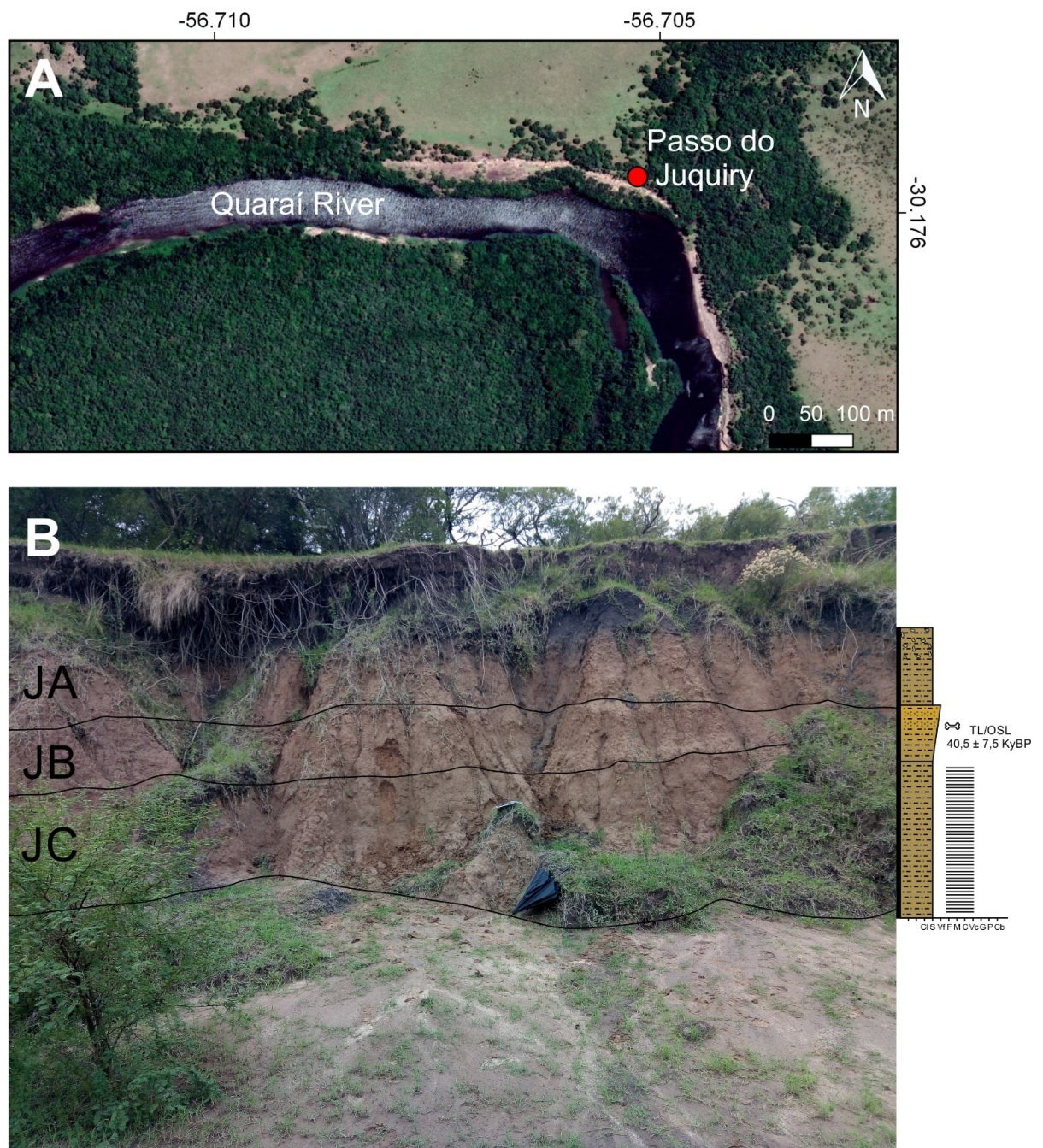


Table 1

Element	Measurement	Equation	ID	%SEE	References
Femur	FGL	$\ln y = -13.61 + \ln x * 3.206$	F1	9.2	Egi (2001)
	FGL	$\ln y = -11.72 + \ln x * 2.936$	F2	11.2	Egi (2001)
	FMSC	$\log y = 2.88 * \log x - 3.40$	F3	30	Anyonge (1993)
	FMSC	$\log y = 0.0005 + 2.808 * \log x$	F4	33	Christiansen (1999)
	FMSC	$\log y = 0.0003 + 2.956 * \log x$	F5	14	Christiansen (1999)
	FMSW	$\log y = 3.26 * \log x - 2.68$	F6	22	Viranta (1993)
Humerus	HMSC	$\log y = 2.47 * \log x - 2.72$	H1	29	Anyonge (1993)
	HMSC	$\log y = 0.001 + 2.604 * \log x$	H2	34	Christiansen (1999)
	HMSC	$\log y = 0.0009 + 2.645 * \log x$	H3	13	Christiansen (1999)
	HGDW	$\ln y = 0.002 + 2.511 * \ln x$	H4	53	Christiansen (1999)

Table 2

Specimen	FGL	F1	F2	FMSC	F3	F4	F5	FMSW	F6	Mean	Median
MCN-PV 1940/K	466	440.65	555.20	119	378.07	336.59	409.67	43.6	441.68	426.97	445.89

Table 3

Specimen	HMSC	H1	H2	H3	HGVW	H4	Mean	Median
MCN-PV 1940/H	148	437.06	448.08	494.97	131	414.47	448.64	454.72

Table 4

Sample	Radiation dose rate ($\mu\text{Gy}/\text{year}$)	Accumulated dose OSL (Gy)	OSL age
2989	894 ± 123	36.2	$40,500 \pm 7,500$

Table 5

Sample	Th (ppm)	U (ppm)	K (%)
2989	3.792 ± 0.135	1.594 ± 0.436	0 ± 0

Table 6

	HGL	HMSW	HGVW	GWVC
MCN-PV 1940/I	412*	40	131	95
<i>Arctodus simus</i>	438-633; N=10	39.6-64; N=12	113.5-178; N=10	88-130; N=12
<i>Tremarctos floridanus</i>	334-430; N=7	27.2-46; N=9	89-128; N=9	63-86; N=9
<i>Tremarctos ornatus</i>	215-274; N=7	13.2-26; N=7	51-84.7; N=7	39.1-53.3; N=6
<i>Arctotherium angustidens</i>	476-620; N=5	47.9-90; N=5	134-205; N=6	—
<i>Arctotherium wingei</i>	249-270; N=2	23-24.1; N=2	64-65; N=2	47; N=1
<i>Arctotherium</i> sp.	—	—	127; N=1	—

*Lacking the dorsal portion.

Table 7

	FGL	D	GDW	FMSW
MCN-PV 1940/K	466	39	111	43,6
<i>Arctodus simus</i>	501.8-723; N=16	61-77; N=13	122-191; N=12	41.3-64; N=16
<i>Tremarctos floridanus</i>	355-451; N=9	43.7-58.2; N=10	87-118; N=10	32.6-43.7; N=10
<i>Tremarctos ornatus</i>	230-310,5; N=7	28.2-35.3; N=6	56.4-70.6; N=6	16.4-28.2; N=6
<i>Arctotherium angustidens</i>	471-655; N=3	—	—	—
<i>Arctotherium bonariense</i>	443; N=1	—	—	—
<i>Arctotherium tarijense</i>	441; N=1	—	—	—
<i>Arctotherium wingei</i>	287; N=1	—	60; N=1	25; N=1
<i>Arctotherium sp.</i>	490; N=1	—	—	—

Supplementary Material – Appendix A

	Touro Passo Fm.		Sopas Fm.	Toropí/Yupoí Fm.
Sites	PdJ			
MAMMALIA				
DIDELPHIMORPHIA				
Didelphidae				
<i>Didelphis</i>			X	
XENARTHRA		X		
Megatheriidae		X		
<i>Megatherium</i>			X	X
Nothrotheriidae				
<i>Nothrotherium</i>			X	
Myodontidae		X		
<i>Glossotherium</i>		X	X	
<i>Lestodon</i>			X	X
<i>Catonyx</i>			X	X
<i>Scelidotherium</i>				X
Glyptodontidae	X	X		
<i>Glyptodon</i>		X	X	X
<i>Hoplophorus</i>			X	
<i>Neuryurus</i>			X	
<i>Panochthus</i>		X	X	X
<i>Neosclerocalyptus</i>				X
Pampatheriidae				
<i>Pampatherium</i>		X	X	X
<i>Holmesina</i>		X		X
Dasypodidae				
<i>Dasypus</i>			X	
<i>Propraopus</i>		X	X	X
<i>Chaetophractus</i>				X
<i>Euphractus</i>				X
RODENTIA		X		
Caviidae				
<i>Hydrochoerus</i>	X	X	X	
<i>Galea</i>		X	X	X
<i>Cavia</i>			X	
<i>Microcavia</i>			X	
<i>Dolichotis</i>			X	X
<i>Neochoerus</i>			X	
Cricetidae				
<i>Holochilus</i>	X	X		
<i>Reithrodon</i>		X	X	
<i>Wilfredomys</i>			X	
<i>Lundomys</i>			X	
Echymidae				
<i>Myocastor</i>		X	X	X
Erethizontidae				
<i>Coendou</i>			X	
Chinchillidae				
<i>Lagostomus</i>			X	
NOTOUNGULATA				
Toxodontidae		X		
<i>Toxodon</i>		X	X	X
LITOPTERNA				
Macrauchiidae				

<i>Macrauchenia</i>		X	X	X
Protheriidae				
<i>Neolicaphrium</i>			X	X
PROBOSCIDEA				
Gomphoteriidae		X	X	
<i>Notiomastodon</i>	X	X		X
ARTIODACTYLA		X		
Tayassuidae				
<i>Tayassu</i>		X	X	X
<i>Brasilchoerus</i>		X	X	
<i>Catagonus</i>			X	
Cervidae		X		
<i>Antifer</i>	X	X	X	X
<i>Morenelaphus</i>		X	X	X
<i>Ozotoceros</i>			X	
<i>Paraceros</i>			X	
<i>Mazama</i>			X	X
<i>Hippocamelus</i>				X
Camelidae		X		
<i>Hemiauchenia</i>		X	X	X
<i>Lama</i>		X	X	
<i>Palaeolama</i>			X	
<i>Vicugna</i>			X	
PERISSODACTYLA				
Equidae				
<i>Equus</i>	X	X	X	X
<i>Hippidion</i>	X	X	X	X
Tapiridae				
<i>Tapirus</i>		X	X	X
CARNIVORA		X		
Canidae		X		X
<i>Lycalopex</i>			X	
<i>Dusicyon</i>			X	
<i>Protocyon</i>			X	
Felidae				
<i>Puma</i>			X	
<i>Panthera</i>			X	X
<i>Smilodon</i>			X	X
Mustelidae				
<i>Lontra</i>			X	
Ursidae				
<i>Arctotherium</i>	X	X	X	

Supplementary Material – Appendix B

Ages (years BP)	Site	Material	Method	Reference
9.890 ± 75	Pay Paso	Plant coal	¹⁴C (T)	Austral (1994)
9.903 ± 3.510	Barranca Grande	Plant coal	¹⁴ C (AMS)	Vidal (2019)
10.470 ± 130	Barranca Grande	Carbonized wood	¹⁴ C (T)	Vidal (2019)
10.810 ± 275	Milton Almeida	Plant coal	¹⁴ C (T)	Miller (1987)
11.000 ± 2.000	Cerro da Tapera	Sediment	TL	Ribeiro <i>et al.</i> (2008)
11.010 ± 190	—	Carbonized wood	¹⁴ C (T)	Bombin (1976)
11.740 ± 600	Salatiel II	Sediment	TL	Milder (2000)
12.100 ± 140	Estiba	Fossil wood	¹⁴C (T)	Martínez & Ubilla (2004)
12.690 ± 100	Sanga do Salso	Plant coal	¹⁴C (T)	Miller (1987)
12.770 ± 220	Salatiel I	<i>Glossotherium</i> cranium	¹⁴ C (T)	Miller (1987)
13.000 ± 2.150	Cerro da Tapera	Sediment	TL	Ribeiro <i>et al.</i> (2008)
13.869 ± 54	Mina 1	Fossil Wood	¹⁴C (T)	Ubilla <i>et al.</i> (2016)
13.880 ± 800	Salatiel II	Sediment	TL	Milder (2000)
14.830 ± 7.500	Salatiel II	Sediment	TL	Milder (2000)
15.400	Ponte Velha I	Sediment	TL	Milder (2000)
15.970 ± 90	Ponte Velha I	Mollusks	¹⁴ C (AMS)	Kotzian <i>et al.</i> (2005)
16.327	Ponte Velha I	Sediments	TL	Milder (2000)
16.650 ± 203	Ponte Velha I	Mollusks	¹⁴ C (AMS)	Kotzian <i>et al.</i> (2005)
17.830 ± 100	Foz da Sanga	Carbonized wood	¹⁴ C (T)	Miller (1987)
17.850 ± 190	Foz da Sanga	Carbonized wood	¹⁴ C (T)	Miller (1987)
19.000 ± 3.000	Ponte Velha I	Fossil tooth	RSE	Kerber <i>et al.</i> (2011)
23.000 ± 5.000	Ponte Velha I	Fossil tooth	RSE	Kerber <i>et al.</i> (2011)
27.400 ± 3.300	Artigas	Sediment	OSL	Ubilla <i>et al.</i> (2016)
28.000 ± 3.000	Ponte Velha I	Fossil tooth	RSE	Kerber <i>et al.</i> (2011)
30.300 ± 3.700	Paso del León	Sediment	OSL	Ubilla & Martínez (2016)
33.600 ± 1.500*	Passo da Revolta	Plant coal	¹⁴C (T)	Miller (1987)
34.000 ± 6.000	Ponte Velha I	Fossil tooth	RSE	Kerber <i>et al.</i> (2011)
36.100 ± 6.200	Mina 1	Sediment	OSL	Ubilla & Martínez (2016)
42.600	Ponte Velha I	Sediment	TL	Milder (2000)
>43,000	Piedra Pintada	Fossil wood	¹⁴C (T)	Ubilla <i>et al.</i> 1995
>45,000	Piedra Pintada	Fossil wood	¹⁴C (T)	Ubilla <i>et al.</i> 1995
71.400 ± 11.000	Paso del León	Sediment	OSL	Ubilla & Martínez (2016)
96.000 ± 11.000	Artigas	Sediment	OSL	Ubilla <i>et al.</i> (2016)
180.000 ± 20.000	Piedra Pintada	Sediment	OSL	Martínez & Ubilla (2004)
248.000 ± 26.000	Piedra Pintada	Sediment	OSL	Ubilla & Martínez (2016)
360.000 ± 40.000	Piedra Pintada	Sediment	OSL	Martínez & Ubilla (2004)

Supplementary Material – Appendix C

Tremarctos ornatus: MCN-D 338, female skeleton; MCN-D 536, male skeleton. *Arctotherium angustidens*: MACN 5132, left humerus and right femur; MLP 10-72, dorsal portion of left femur; MLP 10-74, dorsal portion of left femur; MLP 10-75, dorsal portion of right femur; MLP 35-IX-26-5, left humerus; MLP 35-IX-26-6, right humerus; MLP 58-X-4-1, sacrum; MLP 82-X-22-2, left humerus. *Arctotherium bonariense*: MACN 9645, sacral vertebrae, pelvic girdle, and left femur. *Arctotherium tarijense*: MACN 8581, right femur. *Arctotherium* sp.: MACN 12558, right humerus and left femur.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O resultado deste trabalho foi o artigo “*Ursidae (Mammalia, Carnivora) from the Quaternary of western Rio Grande do Sul, Brazil: Taxonomical, stratigraphic, and chronological aspects*”, submetido para apreciação à revista *Quaternary International*. No artigo atribuiu-se MCN-PV 1940 a *Arctotherium* sp., pela comparação com material de Tremarctinae fósseis e recentes (gêneros *Arctodus*, *Tremarctos* e *Arctotherium*). O resultado obtido através das equações de estimativa de massa indicou uma maior semelhança com *Arctotherium tarijense* e *Arctotherium bonariense*. O estudo estratigráfico do Passo do Juquiry mostrou que o afloramento é composto por uma sucessão de três camadas (JA, JB, JC) de sedimentos fluviais finos, configurando uma associação de fácies de planície de inundação. A datação por LOE de sedimentos da camada JB resultou numa idade de 40.500 ± 7.500 anos AP. Nas Formações Touro Passo, Sopas e Toropí/Yupoí encontram-se afloramentos semelhantes à litologia e ao conteúdo fossilífero reconhecido no Passo do Juquiry. No entanto, esses afloramentos não apresentam a mesma idade, o que indica que os depósitos fluviais do Pleistoceno Médio-Final da Bacia do Rio Uruguai seguiram um padrão de evolução semelhante, mas não sincrônico. As camadas com níveis carbonáticos são indicativas de um paleoclima mais árido no Pleistoceno Final, enquanto a camada JB, onde não ocorrem, indicam um momento de maior umidade há cerca 40.000 anos AP.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ameghino, F. 1885. Nuevos restos de mamíferos fósiles oligocenos, recogidos por el profesor Pedro Scalabrini y pertenecientes al Museo provincial de la ciudad de Paraná. *Boletín de la Academia de Ciencias de Córdoba*, 8: 3-207.

Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la Republica Argentina. In: Torcelli, A. J. (ed.) *Obras Completa y Correspondencia Científica*. Buenos Aires, Taller de Impresiones Oficiales 6:1-620.

Ameghino, F. 1890. Correspondencia entre el Dr. Florentino y el Dr. Herman von Jhering. In: Torcelli, A. J. (ed.) *Obras Completa y Correspondencia Científica*. Buenos Aires, Taller de Impresiones Oficiales, 12.

Ameghino, F. 1902. Notas sobre algunos mamíferos fósiles nuevos o poco conocidos del valle de Tarija. *Anales del Museo Nacional Buenos Aires*, 3(1): 225-261.

Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 58: 225–291.

Anyonge, W. 1993. Body mass in large extant and extinct carnivores. *Journal of Zoology*, 231: 339-350.

Arnaudo M. E., Toledo N., Soibelzon L., Bona P. 2019. Phylogenetic signal analysis in the basicranium of Ursidae (Carnivora, Mammalia). *PeerJ* 7(e6597).

Avilla, L. S., Machado, H., Araújo-júnior, H. I., Mothé, D., Rotti, A., Oliveira, K., Maldonado, V., Figueiredo, A. M. G., Kinoshita, A., Baffa, O. 2018. Pleistocene *Equus* (Equidae: Mammalia) from northern Brazil: evidence of scavenger behavior by ursids on south american horses. *Ameghiniana*, 55(5): 517–530.

Bartoli, G., Sarnthein, M., Weinelt, M., Erlenkeuser, H., Garbe-Schönberg, D., Lea, D. W. 2005. Final closure of Panama and the onset of northern hemisphere glaciation. *Earth and*

Planetary Science Letters, 237(1-2): 33–44.

Berman, W. D. 1994. *Los carnívoros continentales (Mammalia, Carnivora) del Cenozoico en la provincia de Buenos Aires*. PhD Thesis, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, 413 p.

Bidegain, J.C. 1991. *Sedimentary development, magnetostratigraphy and sequence of events of late cenozoic in entre rios and surrounding areas in Argentina*. *Paleogeophysics & Geodynamics*. Estocolmo, Suécia, Department of Geology and Geochemistry. Stockholm Univ, 128 pp.

Bombin, M. 1975. Afinidade paleoecológica, cronológica e estratigráfica do componente de megamamíferos na biota do Quaternário terminal da Província de Buenos Aires (Argentina), Uruguai e Rio Grande do Sul (Brasil). *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRGS*. Porto Alegre, 9:1-28.

Bombin, M. 1976. Modelo paleoecológico evolutivo para o Neoquaternário da região da Campanha-Oeste do Rio Grande do Sul (Brasil). A Formação Touro Passo, seu conteúdo fóssilífero e a pedogênese pós-deposicional. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS*, 15:1–90.

Carlini, A.A., Zurita, A.E., Gasparini, G., Noriega, J.L. 2004, Los mamíferos del Pleistoceno de la Mesopotamia argentina y su relación con los del Centro Norte de La Argentina, Paraguay, y sur de Bolivia, y los de Sur de Brasil y Oeste de Uruguay: Paleobiogeografía y Paleoambientes. *INSUGEO Miscelánea*, 12: 83-90.

Cartelle, C. 1994. *Tempo passado, Mamíferos do Pleistoceno em Minas Gerais*. Belo Horizonte, Acesita, 131 p.

Cartelle, C. 1998. Um pequeno Urso do Pleistoceno final da Bahia. *Acta Geologica Leopoldensia*. 21(46-47): 171-189.

Cartelle, C. 1999. Pleistocene Mammals of the Cerrado and Caatinga of Brasil. In: Eisenberg, J. F.; Redford, K. H. *Mammals of the Neotropics: The Central Neotropics*. Chicago, Estados Unidos e Londres, Reino Unido, The University of Chicago Press, p. 27–46.

Christiansen, P. 1999. What size were *Arctodus simus* and *Ursus spelaeus* (Carnivora: Ursidae). *Annales Zoologici Fennici*, 36: 93-102.

Cione, A. L., Gasparini, G. M., Soibelzon, E., Soibelzon, L. H., Tonni, E. P. 2015. *The Great American Biotic Exchange: A South American Perspective*. Holanda, Springer Netherlands, 97 p.

Collins, D. M. 2015. Chapter 50 – Ursidae. In: Miller, R. E., Fowler, M. E. *Fowler's Zoo and Wild Animal Medicine, Volume 8*, Amsterdã, Países Baixos, Elsevier, p. 498-508.

Da-Rosa, A.A.S. 2003. Preliminary correlation of fluvial deposits at the extreme west of Rio Grande do Sul State, Brazil. In: LATIN AMERICAN CONGRESS OF SEDIMENTOLOGY, 3, 2003 *Abstracts*. 3: 243-245.

Da-Rosa, A.A.S., 2007. Geologia do Quaternário continental do RS: situação atual e perspectivas de trabalho. In: WORKSHOP QUATERNÁRIO DO RS, 1, 2007. *Resumos*, Canoas, ULBRA/FZBRS, p. 7-13.

Da-Rosa, A. A. S., 2009. Geologia do Quaternário continental do RS: estado da arte e perspectivas de trabalho. In: Ribeiro, A. M., Bauermann, S. G., Scherer, C. S. (eds). *Quaternário do Rio Grande do Sul: Integrando Conhecimentos*. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia, 1, Porto Alegre, Sociedade Brasileira de Paleontologia, p. 17-34.

Da-Rosa, A. A. S., Leal, L. A., 2001. Sobre um toxodonte encontrado na fazenda Lagoa da Música, município de Uruguaiana, RS. In: CONGRESSO DA ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE ESTUDOS DO QUATERNÁRIO, 7, 2001. *Boletim de Resumos* p. 296-296.

Dahne E. S. E. 1887. *Companhia das Minas de Carvão de Pedra de Arroio dos Ratos, Província de São Pedro do Rio grande do Sul: Relatório das explorações geológicas e medição das datas minerais feitas por ordem da Companhia*. Rio de Janeiro, Tipografia Aldina, p. 1-3.

- De Oliveira, A. M., Becker-Kerber, B., Cordeiro, L. M., Borghezan, R., Avilla, L. S., Pacheco, M. L. A. F., Santos, C. M. 2017. Quaternary mammals from central Brazil (Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul) and comments on paleobiogeography and paleoenvironments. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 20(1): 31-44.
- Dharaiya, N., Bargali, H.S., Sharp, T. 2020. *Melursus ursinus* (amended version of 2016 assessment). *The IUCN Red List of Threatened Species*.
- Drehmer, C. J., Ribeiro, A.M. 1998. A temporal bone of an Otariidae (Mammalia, Pinnipedia) from the late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências*, 3(6):39-44.
- Egi, N. 2001. Body mass estimates in extinct mammals from limb bones dimension: the case of North American hyaenodontids. *Palaeontology*, 44(3): 497-528.
- Ewer, R. F. 1998. *The Carnivores*. 2^a ed. Nova Iorque, Cornell University Press, 500 p.
- Farris, D. W., Jaramillo, C., Bayona, G., Restrepo-Moreno, S. A., Montes, C., Cardona, A., Mora, A., Speakman, R. J., Glascock, M. D., Valencia, V. 2011. Fracturing of the Panamanian Isthmus during initial collision with: South America. *Geology*, 39(11): 1007-1010.
- Ferreira, J. D., Zamorano, M., Ribeiro, A. M. 2015. On the fossil Remains of *Panochthus Burmeister, 1866* (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) from the Pleistocene of southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **87**(1): 15-27.
- Figueirido, B., Soibelzon, L. H. 2009. Inferring palaeoecology in extinct Tremarctine bears (Carnivora, Ursidae) using geometric morphometrics. *Lethaia*, 43(2): 209-222.
- Gadens-Marcon, G. T. 2008. Contribuição ao estudo dos Proboscidea (Mammalia, Gomphotheriidae) do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista UnG - Geociências*, 7(1): 93–109.

Garshelis, D. L. Family Ursidae (Bears). 2009. In: Wilson, D. E., Mittermeier, R. A. (eds.) *Handbook of the Mammals of the World. 1. Carnivores*. Barcelona, Espanha, Lynx Edicions em associação com Conservation International e IUCN, 728 p.

Guedes, C. C. F., Sawakuchi, A. O., Giannini, P. C. F., DeWitt, R., Aguiar, V. A. P., 2011. Datação por luminescência opticamente estimulada: princípios e aplicabilidade nos depósitos sedimentares brasileiros. *Anais do Congresso da ABEQUA*, 1(1).

Guérin, C., Curvello, M.A, Faure, M., Hugueney, M., Mourer-Chauviré, C. 1996. A fauna pleistocênica do Piauí (Nordeste do Brasil). Relações paleoecológicas e biocronológicas. *Fundamentos*, 1(1): 55-103.

Herrero, S. 1999. Introduction. In: Servheen, C., Herrero S., Peyton, B. (eds.) *Bears: Status Survey and Conservation Action Plan*. Gland, Suíça e Cambridge, Reino Unido, IUCN Bear and Polar Bear Specialist Groups. p. 1–7.

Holanda, E. C., Ribeiro, A. M., Ferigolo, J. 2012. New material of *Tapirus* (Perissodactyla: Tapiridae) from the Pleistocene of southern Brazil. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29(2):308-318.

Huntley, D. J., Godfrey-Smith, D. I., Thewalt, M. L. W., 1985. Optical Dating of Sediments. *Nature*, 313: 105-107.

Kerber, L. 2008. *Paleovertebrados e considerações tafonômicas da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), oeste do Rio Grande do Sul*. Programa de Graduação em Ciências Biológicas, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Trabalho de Conclusão de Curso, 93 p.

Kerber, L., Oliveira, E. 2008a. Fósseis de vertebrados da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), Rio Grande do Sul, Brasil: atualização dos dados e novas contribuições. *Gaea*, 4(2): 49-64.

Kerber, L., Oliveira, E.V. 2008b. Presença de *Equus* (Perissodactyla, Equidae) e *Neuryurus* (Cingulata, Glyptodontidae) no município de Quaraí, oeste do Rio Grande do Sul. *Caderno de Pesquisa, Série Biologia*, **20**(3):18–24.

Kerber, L., Ribeiro, A.M. 2011. Capybaras (Rodentia: Hystricognathi: Hydrochoeridae) from the late Pleistocene of southern Brazil. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh*, **261**: 1–18.

Kerber, L., Kinoshita, A., José, F. A., Figueiredo, A. M. G., Oliveira, E. V., Baffa, O. 2011. Electron Spin Resonance dating of the southern Brazilian Pleistocene mammals from Touro Passo Formation, and remarks on the geochronology, fauna and palaeoenvironments. *Quaternary International*, **245**:201-208.

Kerber, L., Lopes, R. P., Oliveira, E. V., Ribeiro, A. M., Pereira, J. 2012. On the presence of *Holochilus brasiliensis* (Desmarest, 1819) (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in the late Pleistocene of southern Brazil. *Gaea*, **8**(2):47–34.

Kerber, L., Pitana, V. G., Ribeiro A. M., Hsiou, A. S., Oliveira, E. V. 2014. Late Pleistocene vertebrates from Touro Passo Creek (Touro Passo Formation), southern Brazil: a review. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **31**(2): 248-259.

Kotzian, C.B., Simões, M.G., Da-Rosa, A.A.S., Milder, S. 2005. AMS radiocarbon dating of freshwater mollusk shells from the Touro Passo Formation (Pleistocene-Holocene), RS, Brazil. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 6. *Anais*. Aracajú.

Kraglievich, L. 1934. *La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron*. Montevideo, Uruguai, Imprenta “El Siglo Ilustrado”, 136 p.

Kraglievich, L., Ameghino, C. 1940. Los úrsidos extinguidos de Sud América. In: Kraglievich, L. *Obras de paleontología y geología*. La Plata, Argentina, Talleres de Impresiones Oficiales, p. 557–627.

- Kumar, V., Lammers, F., Bidon, T., Pfenninger, M., Kolter, L., Nilsson, M. A., Janke, A. 2017. The evolutionary history of bears is characterized by gene flow across species. *Scientific Reports*, 7: 1-10.
- Kurtén, B. 1996. Pleistocene bears of North America: 1 Genus *Tremarctos*, spectacled bears. *Acta Zoologica Fennica*, 115: 1-120.
- Kutschera, V.E., Bidon, T., Hailer, F., Rodi, J.L., Fain, S.R., Janke, A. 2014. Bears in a Forest of Gene Trees: Phylogenetic Inference Is Complicated by Incomplete Lineage Sorting and Gene Flow. *Molecular Biology and Evolution*, 31: 2004 - 2017.
- Lopes, R. P., Pereira, J. C., Kerber, L., Dilenburg, S. R. 2020. The extinction of the Pleistocene megafauna in the Pampa of southern Brazil. *Quaternary Science Reviews*, **242**: 1-23.
- Lund, P. W. 1841. Blik paa brasiliens dyreverden för sidste jordomvaeltning. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger*, 8: 61-144.
- Lund, P. V. 1846. Meddelelse af det Udbytte de i 1844 undersøgte knoglehuler Have afgivet til hundskau en om Brasiliens Dyreverden for Sidste Jordomvaeltning. Laqa Santa, d. 22 de November, 1844. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger*, 12: 57-92.
- Manzuetti, A. 2022. *Paleobiología de los mamíferos carnívoros continentales del Cuaternario de Uruguay*. PhD Thesis, Universidad de la República de Uruguay, Montevideu, 348 p.
- Miall, A.D. 1996. *Geology of fluvial deposits, sedimentary facies, basin analysis and petroleum geology*. Berlim/Nova Iorque, Springer- Verlag, 582 p.
- Miall, A., 2010. Alluvial Deposits. In: James, N. P., Dalrymple, R. W. (eds.) *Facies Models 4*. Geological Association of Canada, p. 105-138.
- Milder, S.E.S. 2000. *Arqueologia do sudoeste do Rio Grande do Sul: uma perspectiva geológica*. PhD Thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo, 172 p.

Miller, E. T. 1987. Pesquisas arqueológicas paleoindígenas no Brasil ocidental. *Estudios Atacameños*, **8**:39–64.

Mitchell, K. J., Bray, S. C., Bover, P., Soibelzon, L., Schubert, B. W., Prevosti, F., Prieto, A., Martin, F., Austin, J. J., Cooper, A. 2016. Ancient mitochondrial DNA reveals convergent evolution of giant short-faced bears (Tremarctinae) in North and South America. *BIOLOGY LETTERS*, **12**(4).

Moreira, L. E. 1970. Primeira ocorrência de *Smilodon populator* Lund, 1842 no Estado do Rio Grande do Sul. *Pesquisas, Zoologia*, **23**:25-35.

Nowak, R. M. Bears: Ursidae. 2005. In: Nowak, R. M. *Walker's Carnivores of the World*. Estados Unidos, The Johns Hopkins University Press, p 114–130.

O'Dea A., Lessios H. A., Coates A. G., Eytan R. I., Restrepo-Moreno SA, Cione A. L., Collins L. S., Queiroz A., Farris D. W., Norris R. D., Stallard R. F. , Woodburne M. O., Aguilera O., Aubry M. P., Berggren W. A., Budd A. F., Cozzuol M. A., Coppard S. E., Duque-Caro H., Finnegan S., Gasparini G. M., Grossman E. L., Johnson K. G., Keigwin L. D., Knowlton N., Leigh E. G., Leonard-Pingel J. S., Marko P. B., Pyenson N. D., Rachello-Dolmen P. G., Soibelzon E., Soibelzon L., Todd J. A., Vermeij G. J., Jackson J. B. 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances*, **2**(8): 1-12.

Oliveira, E.V. 1992. *Mamíferos fósseis do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil*. MS Dissertation, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 118 p.

Oliveira, E. V. 1996. Mamíferos Xenarthra (Edentata) do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Ameghiniana*, **33**(1): 65-75.

Oliveira, E. V., Drehmer, C. J. 1997. Sobre alguns restos de Pinnipedia-Otariidae (Mammalia, Carnivora) do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências*, **2**(6):19-22.

Oliveira, E. V., Lavina, E. L. 2000. Mamíferos, protagonistas dos tempos modernos. *In*: M. Holz & L. F. De Ros (eds.) *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. CIGO/UFRGS, p. 376-394.

Oliveira, E. V., Kerber, L. 2009. Paleontologia e aspectos geológicos das sucessões do final do Neógeno no sudoeste do Rio Grande do Sul, Brasil. *Gaea*, **5**(1): 21–34.

Oliveira, E. V., Silva, S. M., Dias, R. C. 2002. Breve panorama sobre a fauna de mamíferos fósseis da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior-Holoceno Inferior). *Paleontologia em Destaque*, 40: 43.

Oliveira, E. V., Prevosti, F. J., Pereira, J. C. 2005. *Procyon troglodytes* (Lund) (Mammalia, Carnivora) in the Late Pleistocene of Rio Grande do Sul and their paleoecological significance. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8(3):215-220.

Pagès, M., Calvignac, S., Klein, C., Paris, M., Hughes, S., Hänni, C. 2008. Combined analysis of fourteen nuclear genes refines the Ursidae phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 7(1):73-83.

Paula-Couto, C. 1939. Paleontologia do Rio Grande do Sul. *Revista do Instituto Histórico e Geográfico do Rio Grande do Sul*. **19**(4): 207-277.

Paula-Couto, C. 1940a. Paleontologia do Rio Grande do Sul. *Revista do Instituto Histórico e Geográfico do Rio Grande do Sul*. **20**(1): 5-88.

Paula-Couto, C. 1940b. Carnívoros e Desdentados fósseis do Brasil. *In*: CONGRESSO SUL-RIOGRANDENSE DE HISTÓRIA E GEOGRAFIA, 2, 1940. *Anais*. Porto Alegre, p. 1-51.

Paula-Couto, C. 1942. Um *Toxodon* no Pampeano do Rio Grande do Sul. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **16**(2): 137-142.

Paula-Couto, C. 1943. *Vertebrados Fósseis do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, Tipografia Thurmman, 49 p.

Paula-Couto, C. 1944. Sobre a presença dos gêneros *Hippidion* e *Toxodon* Owen, no Pleistoceno do Rio Grande do Sul. *Boletim do Museu Nacional, Série Geologia*, **2**: 2-12.

Paula-Couto, C. 1953. *Paleontologia Brasileira, Mamíferos*. Rio de Janeiro, Instituto Nacional do Livro, 516 p.

Paula-Couto, C. 1960. Um urso extinto do Brasil. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, **9**(1): 5-27.

Perea, D., Ubilla, M. 1983. *Arctodus pamparus* (Ameghino) (Mammalia, Ursidae) en sedimentos Lujanenses del dep. Río Negro, Uruguay. *Jornadas de Ciencias Naturales, Resúmenes y Comunicaciones*, **3**: 88-91.

Pereira, J. C., Lopes, R. P., Kerber, L. 2012. New remains of Late Pleistocene mammals from the Chuí creek, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **15**(2): 228-239.

Pitana, V. G. 2011. *Estudo do Gênero Glossotherium Owen, 1840 (Xenarthra, Tardigrada, Mylodontidae), Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil*. MS Dissertation, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 183 p.

Pitana, V.G., Ribeiro, A.M. 2007. Novos materiais de *Propraopus* Ameghino, 1881 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) do Pleistoceno final, Rio Grande do Sul, Brasil. *Gaea*, **3**(2): 60-67.

Pitana, V.G., Esteban, G.I., Ribeiro, A.M., Cartelle, C. 2013. Cranial and dental studies of *Glossotherium robustum* (Owen, 1842) (Xenarthra: Pilosa: Mylodontidae) from the Pleistocene of southern Brazil. *Alcheringa*, **37**(2): 147-162

Porpino, K. O., Dos Santos, M. F. C. F., Bergqvist, L. P. 2004. Registros de mamíferos fósseis no Lajedo de Soledade, Apodi, Rio Grande do Norte, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **7**(3): 349-358.

Prevosti, F. J., Soibelzon, L., Prieto, A., San Roman, M., Morello, F. 2003. The southernmost bear: *Pararctotherium* (Carnivora, Ursidae, Tremarctinae) in the latest Pleistocene of Southern

Patagonia, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(3): 709-712.

Ribeiro, A. M., Scherer, C. S. 2009. Mamíferos do Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil. *In: Ribeiro, A. M., Bauermann, S. G., Scherer, C. S. (eds). Quaternário do Rio Grande do Sul: Integrando Conhecimentos. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia*, 1, Porto Alegre, Sociedade Brasileira de Paleontologia, p. 171-191.

Ribeiro, A. M., Rodrigues, P. H., Ferigolo, J. 2003. Primeiro registro de Ursidae (Tremarctinae) para o Pleistoceno do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *In: XIX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Resúmenes*. Buenos Aires, p. 27.

Ribeiro, A. M., Da Rosa, A. A. S., Scherer, C. S., Hsiou, A. S., Pitana, V. G. 2008. Sítio Cerro da Tapera, uma nova localidade fossilífera para o Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil. *In: Langer, M. C., Bittencourt, J. S., Castro, M. C. (eds.) VI Simpósio Brasileiro de Paleontologia dos Vertebrados – Boletim de Resumos*, p. 164-165.

Ribeiro, A. M., Scherer, C. S., Pitana, V. G., Kerber, L. 2009. Novos registros para o Sítio Cerro da Tapera, Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil. *Ameghiniana*, 46(4):47R.

Rodrigues, P. H., Prevosti, F. J., Ferigolo, J., Ribeiro, A. M. 2004. Novos materiais de Carnivora para o Pleistoceno do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(1):77-86.

Rodrigues, S., Avilla, L. S., Soibelzon, L. H., Berardes, C. 2014. Late Pleistocene carnivores (Carnivora: Mammalia) from a cave sedimentary deposit in northern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 84(4): 1641-1655.

Salis, A. T., Gower, G., Schubert, B., Soibelzon, L., Heiniger, H., Prieto, A., Prevosti, F., Meachen, J., Cooper, A., Mitchell, K. 2021. Ancient genomes reveal hybridisation between extinct short-faced bears and the extant spectacled bear (*Tremarctos ornatus*). *bioRxiv*, in press.

San Roman, M.B., Morello, F.R., Prieto, A.I., 2000. Cueva de los Chingues (Parque Nacional Pali Aike), Magallanes, Chile. Historia natural y cultural I. *Anales del Instituto de la Patagonia Serie Ciencias Historicas*, 28: 125-146.

Scherer, C. S., Da-Rosa, A. A. S., Witeck-Neto, L., Ubilla, M., Aurélio, P. L. P. 2002. Estudo da megafauna pleistocênica (Edentata e Ungulata) de Pântano Grande. *Paleontologia em Destaque*, 40: 41-42.

Scherer, C. S.; Rosa, Á. A. S. ; Witeck Neto, L. ; Ubilla, M. ; Aurélio, P. L. P., 2003 Novos Materiais de Mamíferos do Pleistoceno de Pântano Grande, RS, Brasil - Resultados Preliminares. *Boletim Paleontologia em Destaque*, 18: 53.

Scherer, C. S.; Pitana, V.G., Ribeiro, A.M. 2007. Novas considerações sobre os Cervidae (Mammalia, Artiodactyla) no Quaternário do Rio Grande do Sul, Brasil. In: JORNADAS ARGENTINAS DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 23, 2007. *Libro de Resúmenes*, Trelew, MEF, p. 32.

Scherer, C. S.; Pitana, V.G., Ribeiro, A.M. 2009. Protheriidae and Macraucheniidae (Litopterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande Do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **12**(3): 231-246.

Scotson, L., Frederiksson, G., Augeri, D., Cheah, C., Ngoprasert, D., Wai-Ming, W. 2018. *Helarctos malayanus* (errata version published in 2018). *The IUCN Red List of Threatened Species*.

Soibelzon, L. H. 2002. *Los Ursidae (Carnivora, Fissipedia) Fósiles de la República Argentina. Aspectos Sistemáticos y Paleoecológicos*. PhD Thesis, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, 239 p.

Soibelzon, L. H. 2004. Revisión sistemática de los Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) fósiles de America del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 6(1): 107-133.

Soibelzon, L. H., Carlini, A. 2004. Deciduous teeth morphology of some tremarctines (Ursidae, Tremarctinae). Descriptions, comparisons, and possible phylogenetic implications. *Ameghiniana*, 41(2): 217-224.

Soibelzon, L. H., Rincón, A. D. 2007. The fossil record of the short-faced bears (Ursidae,

Tremarctinae) from Venezuela. Systematic, biogeographic, and paleoecological implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*, 244(3). 287–298.

Soibelzon, L. H., Tarantini, V. B. 2009. Estimación de la masa corporal de las especies de osos fósiles y actuales (Ursidae, Tremarctinae) de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 11(2): 243-254.

Soibelzon, L. H., Schubert, B. W. 2011. The largest known bear, *Arctotherium angustidens*, from the early Pleistocene Pampean region of Argentina: with a discussion of size and diet trends in bears. *Journal of Paleontology*, 85(1): 69-75.

Soibelzon, L. H., Gelfo, J., Pascual, R. 1999. Bioestratigrafía del valle del río Arrecifes, Prov. de Buenos Aires, Argentina. *XIV Congreso Geológico Argentino, Actas*, 1: 381–384.

Soibelzon, L. H., Tonni, E. P., Bond, M. 2005. The fossil record of South American short-faced bears (Ursidae, Tremarctinae). *Journal of South American Earth Sciences*, 20: 105-113.

Soibelzon, L. H., Pomi, L. H., Tonni, E. P., Rodríguez, S., Dondas, A. 2009. First report of a South American short-faced bears' den (*Arctotherium angustidens*): palaeobiological and palaeoecological implications. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 33(3): 211-222.

Souza-Cunha, F. L. 1959. *Mamíferos fósseis do Pleistoceno do Rio Grande do Sul. I- Ungulados*. Rio de Janeiro, Departamento Nacional de Produção Mineral, Divisão de geologia e Mineralogia, 47 p. (Boletim 202).

Stucchi, M., Salas-Gismondi, R., Baby, P., Guyot, J.-L., & Shockey, B. J. 2009. A 6,000+ year-old specimen of a spectacled bear from an Andean cave in Peru. *Ursus*, 20(1): 63–68.

Swaigood, R., Wang, D., Wei, F. 2017. *Ailuropoda melanoleuca* (errata version published in 2017). *The IUCN Red List of Threatened Species*.

Tedford, R. H., Martin, J. 2001. *Plionarctos*, a tremarctine bear (Ursidae: Carnivora) from western North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(2): 311-321.

Tonni, E. P., NabeL, P., Cione, A. L., Etchichury, M., Tófaló, R., Yané G. S., San Cristóbal, J., Carlini, A., Vargas, D. 1999. The Ensenada and Buenos Aires formations (Pleistocene) in a quarry near La Plata, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 12(3): 273-291.

Torres, T. 1988. *Osos (Mammalia, Canivora, Ursidae) del Pleistoceno de la Península Ibérica*. Madrid. Instituto Geológico y Minero de España. 316 p. Publicación especial del Boletín Geológico y Minero.

Trajano, E., Ferrarezzi, H. A. 1994. Fossil Bear from northeastern Brazil, with a phylogenetic analysis of the South American extinct Tremarctinae (Ursidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14(4): 552-661.

Trevisan, A., Da-Rosa, A. A. S., Ribeiro, A. M., Hadler, P. 2022. Novos registros de mamíferos fósseis para o afloramento Cerro da Tapera, Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil. In: XXIII PALEO PR/SC e I Simpósio do Lontras, 2021. *Caderno de Resumos*. Mafra, Universidade do Contestado, p. 61.

Tupi-Caldas, J. L. A. 1938. Nota Paleontológica. *Revista do Instituto Histórico e Geográfico do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, **18**(4):321-324.

Ubilla, M., Perea, D. 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 12: 75-90.

Ubilla, M., Corona, A., Rinderknecht, A., Perea, D., Verde, M. 2016. MIS-3 and continental beds from northern Uruguay (Sopas Formation): palaeontology, chronology and climate. In: Gasparini, G. M., Rabassa, J., Deschamps, M. C., Tonni E. P. (eds) *Marine Isotope Stage 3 in Southern South America 60 KA B.P.-30 KA B.P.* Suíça, Springer International Publishing AG, p. 184–205.

Valkenburgh, B. V., Pang, B., Bird, D., Curtis, A., Yee, K., Wysocki, C., Craven, B. A. 2014. Respiratory and Olfactory Turbinates in Feliform and Caniform Carnivorans: The Influence of Snout Length. *The Anatomical Record*, 297(11): 2065-2079.

- Van Valkenburgh, B. 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. In: Damuth, J. & MacFadden, B. J. (eds.). *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*, Cambridge University Press, New York. p. 181-206.
- Velez-Liendo, X., García-Rangel, S. 2018. *Tremarctos ornatus*, Spectacled Bear (errata version published in 2018). *The IUCN Red List of Threatened Species*.
- Vidal, V. P. 2019. Geoarqueologia dos sítios paleoíndios na formação sedimentar Touro Passo: processos de formação e perturbação pós-deposicional. *Revista de Arqueologia*, **32**(1): 42-68.
- Viranta, S. 1994. Limb bone proportions and body mass of cave bear (*Ursus spelaeus*). *Historical Biology*, **7**: 293-250.
- Walter, H. V. 1940. *Descrição do urso extinto (de face curta) Arctotherium brasiliensis da Caverna de Lagoa Funda*. Belo Horizonte, Academia de Ciencias de Minas Gerais, 35 p.
- Wiig, Ø., Amstrup, S., Atwood, T., Laidre, K., Lunn, N., Obbard, M., Regehr, E., Thiemann, G. 2015. *Ursus maritimus*, Polar bear. *The IUCN Red List of Threatened Species*.
- Winge, H. 1896. Jorfundne of nuvelende Aber (Primates) – Rovdyr (Carnivora) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E Museo Lundii*, **2**(2): 1-187.
- Woodburne, M. O. 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution*, **17**(4): 245-264.
- Wu, J., Kohno, N., Mano, S., Fukumoto, Y., Tanabe, H., Hasegawa, M., Yonezawa, T. 2015. Phylogeographic and Demographic Analysis of the Asian Black Bear (*Ursus thibetanus*) Based on Mitochondrial DNA. *PLoS ONE*, **10**(9): e0136398.
- Zhan-Xiang, Q., Tao, D., Ban-Yue, W. 2014. A Late Miocene *Ursavus* skull from Guanghe, China. *Vertebrata Palasiatica*, **52**(7): 265-302.