

ALOMETRÍA E ISOMETRÍA EN VARIAS ESPECIES DE ROEDORES CAVIOMORFOS, CON COMENTARIOS SOBRE LA ESTRUCTURA DEL APARATO MASTICATORIO DEL ORDEN RODENTIA

Aldo Iván Vassallo

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Casilla de Correo 1245 (7600) Mar del Plata, Argentina, email: avassall@mdp.edu.ar

RESUMEN: Se analizaron las proporciones del cráneo en varias especies de roedores caviomorfos de diferente tamaño corporal, desde el pequeño coruro hasta el carpincho. Se encontró una alometría positiva en la longitud rostral indicativa de que las especies de mayor tamaño corporal poseen un rostro proporcionalmente más largo, hecho que concuerda con lo observado en otros órdenes de mamíferos. Sin embargo, los brazos de palanca interno y externo de la musculatura abductora masetérica presentan entre sí una relación de isometría, evidenciando una constancia en la forma posiblemente asociada al diseño estructural básico —bauplan— del orden. Otras características del aparato masticatorio, como el ancho de la mandíbula y la altura del cóndilo, presentan una mayor variación, sugiriendo la existencia de diferentes modalidades de masticación, ej. propalinal vs. oblicua. Se discuten la morfología de la arcada zigomática y otros aspectos de la estructura del cráneo en los roedores caviomorfos estudiados, con relación a requerimientos funcionales y a las relaciones de alometría halladas.

ABSTRACT: Allometry and isometry in several species of caviomorph rodents, with comments on the structure of the trophic apparatus in the Order Rodentia. Skull proportions in several species of caviomorph rodents differing markedly in body size were analyzed. As reported for other mammalian orders, the rostral length showed a positive allometry indicating that bigger species have proportionally longer rostra. On the other hand, in-lever and out-lever arms of masseter muscles showed an isometric relationship, indicating a geometric similarity, possibly associated to the basic structural design —bauplan— of the order. Other attributes of the trophic system, such as the width of the mandible and the height of the mandibular condyle, showed a greater degree of morphological variation suggesting the existence of different chewing modes, i.e. propalinal vs. oblique. The structure of the zygomatic arch in the suborder caviomorpha is interpreted regarding functional requirements, and the allometric relationship here depicted.

Palabras clave: alometría, adaptación, Caviomorpha, Rodentia, cráneo, arcada zigomática.

Key words: allometry, adaptation, Caviomorpha, Rodentia, skull, zygomatic arch.

INTRODUCCIÓN

La existencia de relaciones alométricas entre dos o más dimensiones corporales produce cambios en las proporciones —forma— de los organismos. La expresión de estos cambios de forma se asocia a los cambios en el tamaño

corporal, manifestándose a lo largo de trayectorias tanto ontogenéticas como filogenéticas. La alometría entre caracteres morfológicos —también fisiológicos y/o reproductivos (Reiss, 1991)— es sin duda una de las fuentes más importantes de diversificación. Sin embargo, en biología evolutiva, es muy discutido

el significado adaptativo de estos cambios en las proporciones. Por ejemplo, el largo hocico del oso hormiguero, que resulta de una alometría rostral (Reeve, 1940, en Young, 1977) parece claramente una adaptación a una dieta a base de termitas. La robustez de las extremidades en la subfamilia Ctenomyinae, resultado de una alometría en el diámetro de los huesos largos (Casinos et al., 1993), es muy posiblemente una adaptación al comportamiento excavador. No es tan claro el significado adaptativo de la reducción proporcional de las patas anteriores en los grandes dinosaurios terópodos (Long y McNamara, 1995), o la función de las desproporcionadas astas del ciervo extinto *Megaloceros* (Gould, 1974; un punto de vista diferente se encuentra en Harvey y Pagel, 1991).

El análisis original propuesto por Huxley (1932) consiste básicamente en el ajuste de las variables a estudiar a la función de potencia $y = a \cdot x^b$, conocida como ecuación de crecimiento alométrico, donde **b** es el coeficiente de alometría y **a** representa la intersección con el eje **y**. El coeficiente **b** puede ser mayor que 1 (alometría positiva), menor que 1 (alometría negativa), o igual a 1 (isometría). Si bien se le ha quitado una significación biológica o general al coeficiente **a**, Gould (1971) propuso que se trata de un factor que expresa diferencias en tamaño entre organismos similares en la forma, y sugiere que la conservación de una similitud geométrica —que según este autor poseería una base genética simple— es relevante en macroevolución.

Ciertas relaciones alométricas entre caracteres se presentan en un amplio conjunto de taxa, sugiriendo que las mismas representan, más que algún tipo de adaptación, “leyes del desarrollo” generales. Tal es el caso de la alometría positiva entre el largo de la región rostral del cráneo y el tamaño del mismo, representado éste por variables como la longitud basilar o la longitud del basioccipital+basiesfenoides. Radinsky (1985) encontró una alometría rostral positiva en varios órdenes de mamíferos, tanto euterios como metaterios. Esta alometría se expresa por ejemplo en la evolución de la familia Equidae, donde las formas recientes de caballos, de mayor tamaño corporal —*Equus*—

presentan un rostro proporcionalmente más largo que las formas primitivas —*Hyracotherium*— (Simpson, 1953).

Un problema interesante se plantea cuando dos o más caracteres relacionados alométricamente están a su vez acoplados funcionalmente, hecho que por otra parte es la regla, más que la excepción, en el organismo en su conjunto. ¿Cómo conserva un sistema su función cuando sus componentes varían sus proporciones entre sí? Esta pregunta es relevante particularmente en sistemas músculo-esqueléticos, donde están involucrados brazos de palanca, magnitudes y líneas de acción de fuerzas, articulaciones, etc.

Dentro de los mamíferos, el aparato masticatorio del orden Rodentia es uno de los más especializados, diferenciándose en gran medida del que poseen formas más generalizadas como los insectívoros o ciertos marsupiales (Hildebrand, 1988; Walker y Liem, 1994). En la **Fig. 1** se presenta un esquema simplificado de la estructura del cráneo de los roedores. Como es sabido, el aparato masticatorio consta de una región anterior altamente especializada en la toma de ítems alimentarios duros, constituida por dos pares de incisivos curvos de crecimiento continuo. El sobredimensionamiento característico de los incisivos crea de por sí un largo rostro que separa físicamente por un diastema la región de toma del alimento de la de su trituración por parte de los premolares y molares. Como en otros herbívoros (ej. ungulados), los músculos maseteros están muy desarrollados, no así los temporales, lo que representa claramente una convergencia. Un aspecto clave en el funcionamiento del sistema trófico es la relación entre brazos de palanca, lo que determina en gran medida la fuerza externa ejercida por la mandíbula en diferentes puntos a su largo. En los roedores, la fuerza ejercida en el extremo de la mandíbula por los incisivos debe ser lo suficientemente importante como para roer ítems alimentarios duros, incluso madera (castores) o suelos compactos (roedores subterráneos).

El suborden Caviomorpha, o histicognatos sudamericanos, ofrece una interesante oportunidad para analizar los cambios o la constancia en las proporciones del sistema trófico, ya

ESTRUCTURA BÁSICA DEL APARATO TROFICO DE LOS ROEDORES

Fe: fuerza externa ejercida por los incisivos

Fi: fuerza interna ejercida por los músculos maseteros

BPe: brazo de palanca externo

BPi: Brazo de palanca interno

a: Inclinación maseteros

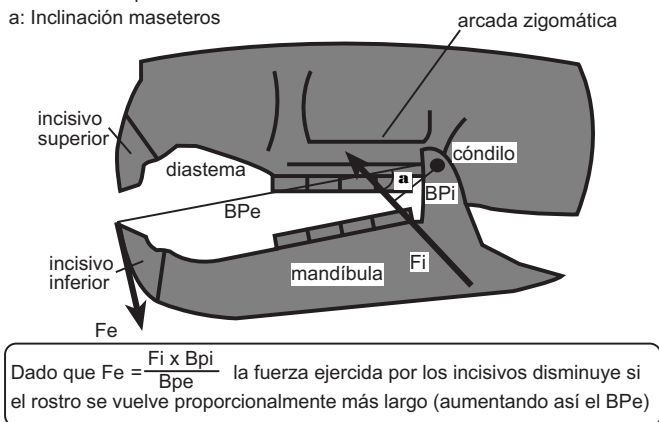


Fig. 1. Estructura del aparato trófico en el Orden Rodentia. Sólo se representa la musculatura maseterica y los brazos de palanca relacionados al accionar de los incisivos.

Structure of the trophic apparatus in the Order Rodentia. Only masseter muscles and lever arms associated to incisor action are illustrated.

que incluye especies que van desde escasos 100 gramos de peso corporal —ej. varias especies de tucu tucos, Familia Octodontidae— hasta formas que pesan varios kilogramos —Familias Dasyproctidae, Caviidae, Hydrochaeridae— (Mares y Ojeda, 1982).

MÉTODOS

Se estudiaron 78 especímenes correspondientes a 19 especies, incluidas en 7 familias del suborden Caviomorpha (= histicognatos sudamericanos) pertenecientes a las colecciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales, "Lorenzo Scaglia", y de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UNMDP. Las especies son: *Cavia aperea*, *Kerodon rupestris*, *Galea spixii*, *Microcavia australis*, *Dolichotis patagonum*, *Hydrochaeris hydrochaeris*, *Agouti paca*, *Lagostomus maximus*, *Lagidium viscaccia*, *Chinchilla laniger*, *Myocastor coypus*, *Octodontomys gliroides*, *Spalacopus cyanus*, *Octomys mimax*, *Tympanoctomys barrerae*, *Ctenomys talarum*, *C. australis*, *Proechimys dimidiatus*, *P. albispinus*. En dichos especímenes, se midieron con calibre digital (0.01 mm) las siguientes variables lineales (Fig. 2): longitud del basicráneo (basioccipital + basiesfenoides); long. del rostro; long. del diastema; long. del brazo de palanca externo de los maseteros para

los incisivos (distancia desde el cóndilo mandibular al extremo de los incisivos); long. de la arcada zigomática; ancho máximo de la mandíbula entre los procesos angulares; altura del cóndilo mandibular hasta el nivel de la serie dentaria; long. máxima de la bula timpánica; ancho de los incisivos superiores. La longitud del basicráneo se tomó como un indicador general de tamaño sobre el cual analizar la existencia de relaciones alométricas en caracteres del cráneo, siguiendo a Radinsky (1985). Los músculos maseteros en los roedores caviomorfos —masetero superficial; masetero medial; diferentes partes del masetero lateral— presentan variaciones entre las especies estudiadas (Woods, 1972). A su vez, no se originan en un punto más o menos acotado, sino a lo largo de toda la arcada zigomática. De esta forma, fue necesario establecer un criterio para determinar la longitud del brazo de palanca interno de estos músculos. Dado que la mandíbula articula a la altura del extremo posterior de la arcada zigomática (que, de hecho, porta en dicha zona a la cavidad glenoidea) y que un volumen importante de la musculatura maseterica abductora se origina, más o menos uniformemente, a todo lo largo de la arcada, se estimó la longitud del brazo de palanca interno como $\frac{1}{2}$ de la longitud de la arcada zigomática multiplicado por el seno de 70° , que representa una estimación de la inclinación anteroposterior de los maseteros para los taxa

estudiados (ángulo **a** en la **Fig. 1**). Si bien una parte del masetero medial se origina en la fosa anteorbitaria (es decir fuera de la arcada) este músculo se inserta en una extensa zona de la mandíbula inferior, que incluye la porción media de la arcada zigomática. Podría tener algún efecto en la estimación realizada considerar la acción del músculo pterigoideo. Este músculo abductor actúa posteriormente (se inserta en la cara medial de los procesos condiloide y angular), por consiguiente los brazos de palanca aquí estimados podrían ser mayores a los reales. No tomar en cuenta la acción del músculo temporal en la estimación del brazo de palanca interno se justifica por su escaso desarrollo comparativo en los roedores.

Se aplicó \log_{10} a los datos originales y se estimaron los parámetros de la ecuación de alometría por el método de cuadrados mínimos y también por el modelo II de regresión (Sokal y Rohlf, 1981). Los intervalos de confianza del coeficiente de alometría y de la intersección con el eje de coordenadas se determinaron de acuerdo a Zar (1984, capítulo 17; ver también Vassallo, 1998) y, para el modelo II, mediante "bootstrap" (Plotnick, 1989), con una probabilidad de 0.05. Ambos métodos die-

ron resultados similares, por lo que se presentan sólo los parámetros del modelo II. Los datos crudos se encuentran disponibles, pudiendo ser requeridos a la dirección postal indicada.

RESULTADOS

Los resultados presentados en la **Tabla 1** y en las **Figs. 3** y **4** muestran que para el conjunto de los caracteres estudiados del cráneo se verifican tanto relaciones de alometría —positiva y negativa—, como así también relaciones de isometría. En las **Figs. 3** y **4** los datos se graficaron en forma logarítmica conjuntamente con la función de alometría estimada, y con una hipotética relación de isometría construida sobre la base de las proporciones presentes en las especies de menor tamaño corporal. Esto último permite una visualización de los cambios en las proporciones estudiadas. De acuerdo a lo esperado para los mamíferos en general, existe una alometría positiva significativa de la longitud del rostro. Lo mismo ocurre con la longitud del diastema y de la arcada

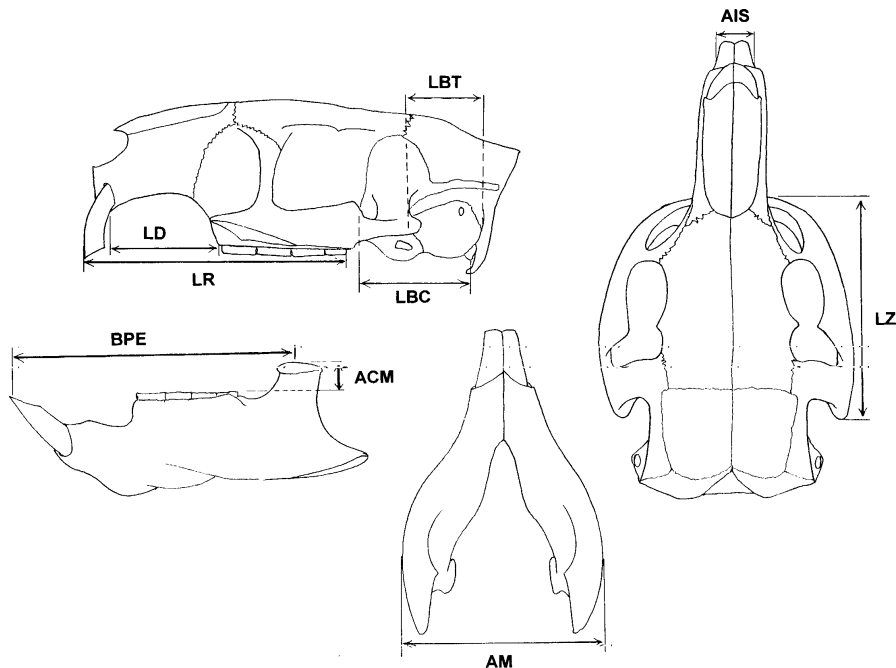


Fig. 2. Variables craneanas utilizadas para el análisis alométrico. LR: largo del rostro; LD: largo del diastema; LBC: largo del basicráneo (basioccipital+basisfenoides); LBT: largo de la bula timpánica; BPE: longitud del brazo de palanca externo de los maseteros; ACM: altura del cóndilo mandibular; AM: ancho de la mandíbula; AIS: ancho de los incisivos superiores; LZ: largo de la arcada zigomática.

Skull variables used for allometric analysis. LR: rostral length; LD: diastema length; LBC: basicranial length (basioccipital+basisphenoid); LBT: tympanic bulla length; BPE: masseter out-lever arm length; ACM: mandibular condyle height; AM: mandibular width; AIS: upper incisor width; LZ: zygomatic arch length.

Tabla 1. Ecuaciones alométricas calculadas entre diferentes variables craneanas medidas en 19 especies de roedores caviomorfos de diferente tamaño corporal.

Allometric equations calculated for different skull variables measured on 19 species of caviomorph rodents differing in body size.

Regresión	Ecuación	r	P	Intervalo de confianza
Largo del rostro vs. long. del basicráneo	$y = -0.323 x x^{1.441}$	0.96	0.0001	a= -0.457 - -0.213 b= 1.361 - 1.538
Largo del diastema vs. long. del basicráneo	$y = -0.612 x x^{1.466}$	0.97	0.0001	a= -0.771 - -0.488 b= 1.371 - 1.581
Largo arcada zigomática vs. long. del basicráneo	$y = -0.257 x x^{1.337}$	0.96	0.0001	a= -0.397 - -0.140 b= 1.247 - 1.441
Brazo de palanca externo maseteros vs. brazo de palanca interno	$y = 0.571 x x^{1.013}$	0.99	0.0001	a= 0.482 - 0.604 b= 0.988 - 1.100
Ancho de la mandíbula vs. long. del basicráneo	$y = -0.016 x x^{1.206}$	0.73	0.0001	a= -0.242 - 0.138 b= 1.085 - 1.385
Ancho incisivos superiores vs. long. del basicráneo	$y = -1.330 x x^{1.608}$	0.82	0.0001	a= -1.638 - -1.128 b= 1.453 - 1.849
Altura del cóndilo mandibular vs. long. del basicráneo	$y = -2.666 x x^{2.470}$	0.44	0.0001	a= -3.484 - -2.018 b= 1.980 - 3.120
Long. bula timpánica vs. long. del basicráneo	$y = 0.333 x x^{0.657}$	0.67	0.0001	a= 0.163 - 0.476 b= 0.549 - 0.800

zigomática, y con el ancho de los incisivos (**Tabla 1; Figs. 3 y 4**). Por el contrario, se verificó una alometría negativa en la longitud de las bulas timpánicas, es decir que las mismas disminuyen proporcionalmente con el aumento del tamaño corporal (**Tabla 1; Fig. 4**). Sin embargo, la especie *Tympanoctomys barrerae* y ambas especies de *Ctenomys* escapan a esta tendencia general (**Fig. 4**). Notablemente, se verificó una isometría significativa entre los brazos de palanca interno y externo de los músculos maseteros, sugiriendo una similitud geométrica en este aspecto del siste-

ma trófico independiente de los cambios en el tamaño del cráneo (**Tabla 1; Fig. 3**).

En todos los casos las regresiones fueron significativas (**Tabla 1**), indicando que el aumento en el tamaño del cráneo es acompañado por un aumento en el tamaño de los caracteres estudiados, ya sea en forma alométrica o isométrica. Sin embargo, según de qué carácter se trate, los coeficientes de correlación varían sustancialmente (**Tabla 1**), lo que se evidencia gráficamente en el ajuste o dispersión de los datos con relación a las funciones estimadas. Por ejemplo, las longitudes del ros-

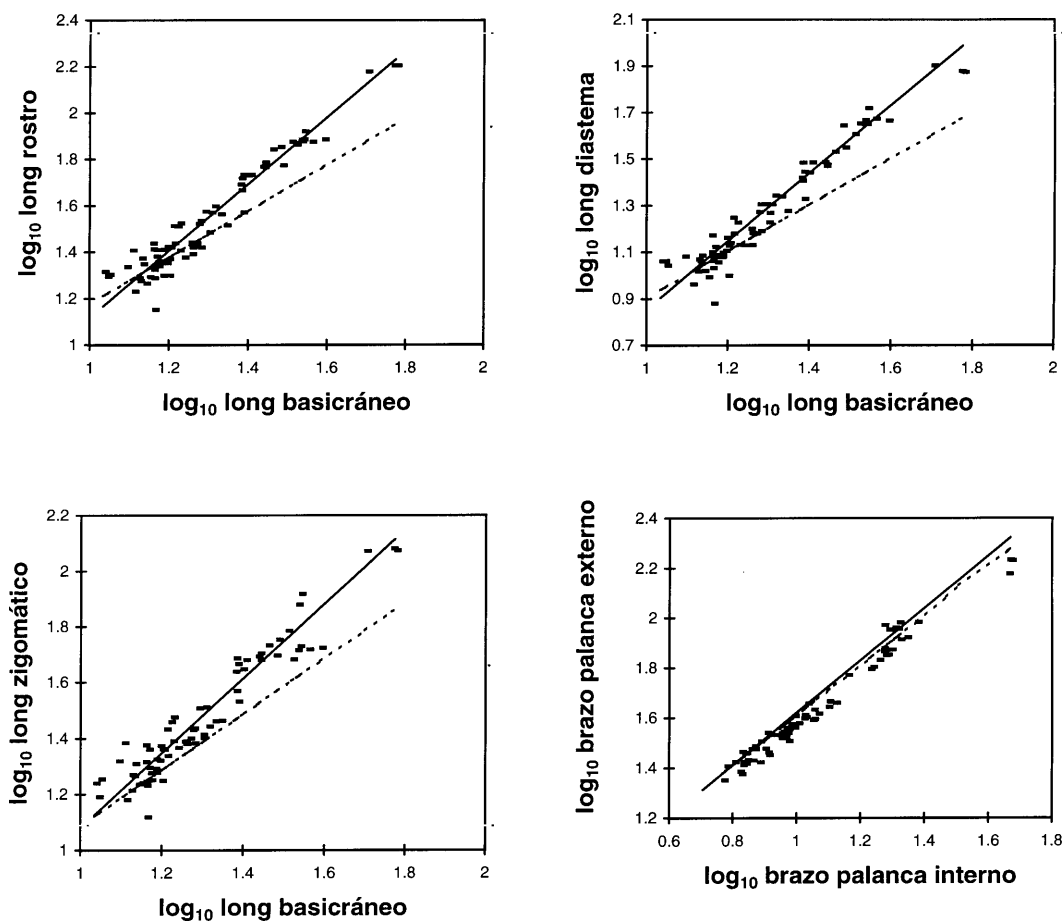


Fig. 3. Gráficos de las ecuaciones alométricas calculadas entre diferentes variables craneanas medidas en 19 especies de roedores caviomorfos de diferente tamaño corporal. Los datos se presentan en escala logarítmica. La línea continua representa la ecuación de alometría estimada; la línea punteada representa una hipotética relación de isometría entre las variables.

Graphs of allometric equations calculated for different skull variables measured on 19 caviomorph rodent species differing in body size. The data are presented in logarithmic scale. Solid line: estimated allometric equation; dashed line: hypothetic isometric relationship between variables.

tro y del diastema presentan altos coeficientes de correlación, mientras que el ancho de la mandíbula, la longitud de las bulas timpánicas y la altura del cóndilo mandibular presentan menores o bajos coeficientes (**Tabla 1; Fig. 4**). De hecho, en este último caso los datos parecen estar distribuidos como dos rectas con pendientes diferentes. La mayor dispersión de los datos se debe en parte a que las familias Caviidae e Hydrochoeridae presentan un patrón morfológico claramente diferenciado en cuanto al ancho de la mandíbula (menor grado

de histicognatía) y a la altura del cóndilo, que en las especies estudiadas apenas sobrepasa el plano de oclusión de los molares.

DISCUSIÓN

El tamaño corporal y cómo los cambios en el mismo afectan el funcionamiento de los organismos —ya sea en aspectos biomecánicos, fisiológicos o ecológico-comportamentales— ha sido objeto de numerosos estudios (Schmidt-Nielsen, 1991; West et al., 1997). Un as-

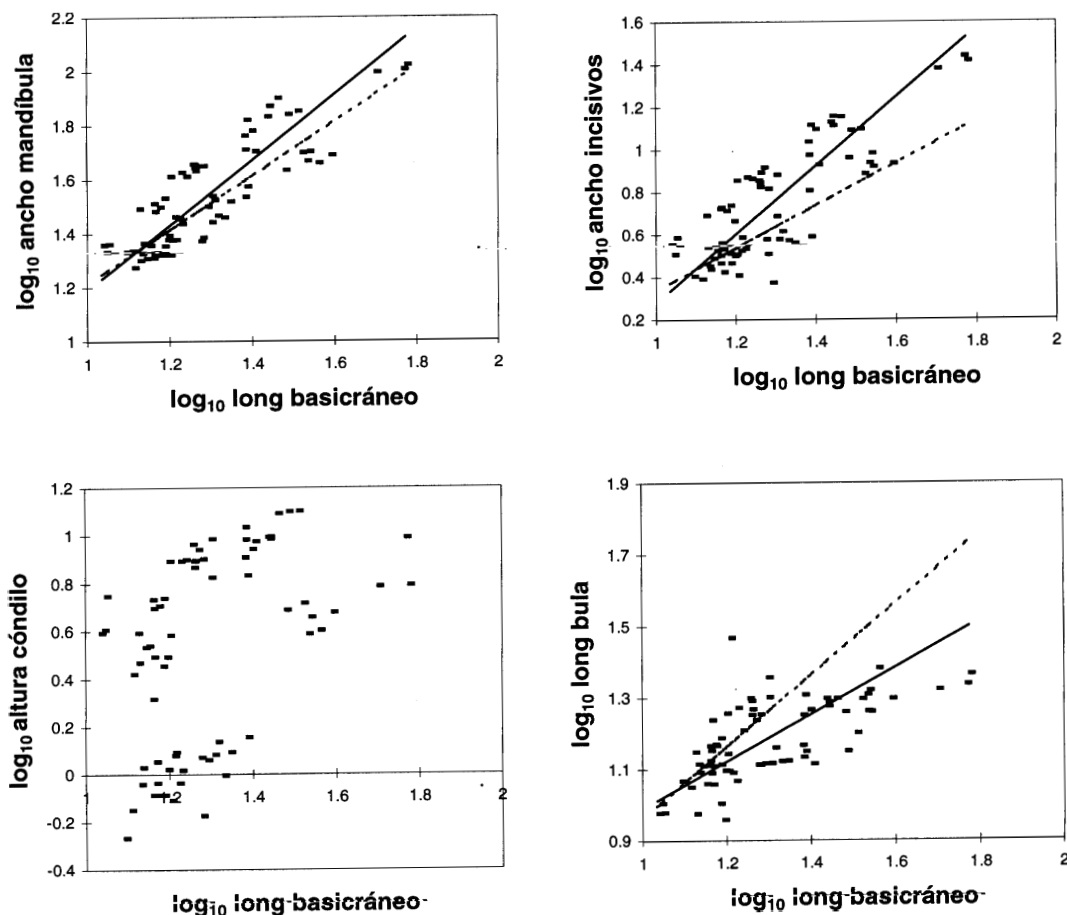


Fig. 4. Gráficos de las ecuaciones alométricas calculadas entre diferentes variables craneanas medidas en 19 especies de roedores caviomorfos de diferente tamaño corporal. Los datos se presentan en escala logarítmica. La línea continua representa la ecuación de alometría estimada; la línea punteada representa una hipotética relación de isometría entre las variables. Los puntos inmediatamente por arriba de la línea punteada en el gráfico de las bulas timpánicas corresponden a *Ctenomys*; el punto muy por encima de dicha línea corresponde a *Tympanoctomys*.

*Graphs of allometric equations calculated for different skull variables measured on 19 caviomorph rodent species differing in body size. The data are presented in logarithmic scale. Solid line: estimated allometric equation; dashed line: hypothetical isometric relationship between variables. Graph for tympanic bulla: dots near above the dashed line: *Ctenomys*; dot distant above the dashed line: *Tympanoctomys*.*

pecto importante es el cambio o la constancia en las proporciones entre caracteres o procesos acoplados funcionalmente (Lauder, 1996). Por ejemplo, el peso corporal de los animales aumenta aproximadamente en forma proporcional al cubo de las dimensiones lineales (es decir, un animal que es sólo el doble de largo que otro, es ocho veces más pesado). Sin embargo, el área de la sección transversal (y

por consiguiente la resistencia) de los huesos largos, es proporcional sólo al cuadrado de las dimensiones lineales. Algunos grandes vertebrados terrestres, como representantes de la familia Bovidae y varios géneros de dinosaurios, presentan huesos largos proporcionalmente más cortos que la tendencia general observada en los mamíferos (Alexander, 1985; Alexander et al., 1979). En estos casos, el

cambio de la forma es posiblemente un requisito necesario para que una función, como es la de soportar el peso corporal, pueda llevarse a cabo. En el caso de los caracteres craneanos de roedores caviomorfos aquí estudiados se da un interesante patrón de constancia (isometría) y variación (alometría) de las proporciones. Las especies de mayor tamaño poseen rostros proporcionalmente más largos, lo que conlleva a que el brazo de palanca externo de los maseteros sea mayor. La fuerza externa ejercida por los incisivos puede expresarse como una función de los brazos de palanca y de la fuerza interna ejercida por los maseteros de la siguiente manera (Hildebrand, 1988; ver **Fig. 1**):

$$\text{Fuerza}_{\text{externa}} = \text{Fuerza}_{\text{interna}} \times \frac{\text{Brazo de palanca}_{\text{interno}}}{\text{Brazo de palanca}_{\text{externo}}}$$

Se desprende que, si la fuerza interna es constante (lo que representa un supuesto en este estudio), la mayor longitud del brazo de palanca externo produciría una disminución de la fuerza ejercida por los incisivos. Esto sería lo esperable, dada la alometría rostral general de los mamíferos (Radinsky, 1985) y la que poseen los roedores caviomorfos aquí estudiados. Sin embargo, en forma remarcable, existe una isometría entre los brazos de palanca (**Tabla 1; Fig. 3**), lo que indicaría una invariancia importante en el diseño del sistema trófico.

En forma contrastante con la isometría entre brazos de palanca, otros componentes del sistema trófico presentan una mayor variación—están menos encauzados morfológicamente (ver por ejemplo Lessa y Stein, 1992) o, alternativamente, encauzados con relación a morfotipos divergentes— como lo son el ancho de las mandíbulas y de los incisivos, y la altura del cóndilo (**Fig. 4**). Análisis preliminares sobre la morfología mandibular en las familias Caviidae e Hydrochoeridae, junto con otros caracteres como la posición adelantada de la fosa del masetero medial y la orientación de las bandas de esmalte, indicarían una masticación preponderantemente propalinal, mientras que otros roedores caviomorfos presentan diferentes tipos de masticación oblicua

(ej. Woods y Hermanson, 1985; Wilkins y Cunningham, 1993).

Un problema que se plantea es ¿de qué forma se produce una constancia en la proporción de los brazos de palanca interno y externo de los músculos maseteros, más allá de la marcada alometría rostral presente en las especies estudiadas? A este respecto, los resultados muestran que existe también una alometría positiva en la longitud de la arcada zigomática, que hace que el brazo de palanca interno, tal como fue estimado en este trabajo (ver Introducción), incremente su longitud conjuntamente con el alargamiento del rostro. La arcada zigomática del orden Rodentia es muy especializada ya que se prolonga anteriormente, diferenciándose de otros órdenes de mamíferos. Así, por ejemplo, la arcada zigomática se extiende hacia adelante hasta un punto que representa un 40% de la longitud cóndilo-incisivo (brazo de palanca externo de los maseteros) en ungulados, un 52% en marsupiales didélfidos, un 53% en cánidos y un 62% en roedores (Vassallo, datos no publicados). En otras palabras, la proporción brazo de palanca interno / brazo de palanca externo es mayor en los roedores. Esto se debe posiblemente a la necesidad funcional de adelantar el origen de la musculatura abductora maseterica incrementando así la fuerza externa que potencialmente ejerzan los incisivos. De hecho, la arcada zigomática de los roedores caviomorfos está formada en su porción anterior por procesos maxilares mientras que en otros mamíferos solo la forman el escamoso y el yugal (**Fig. 5**). Así, en los roedores es posible que la alometría rostral “arrastre” a la arcada zigomática—una estructura que no necesariamente forma parte del rostro— dando como resultado una invariancia en la proporción de los brazos de palanca. Sería necesario poder extender este análisis a los restantes subórdenes de roedores.

El tamaño de las bulas timpánicas es interesante pues, a la par de una alometría negativa que parece ser la tendencia general para este carácter (**Tabla 1; Fig. 4**) existen excepciones como las de *Tympanoctomys* y el subterráneo *Ctenomys*, dos formas en las que, por ocupar hábitats abiertos donde es importante la detec-

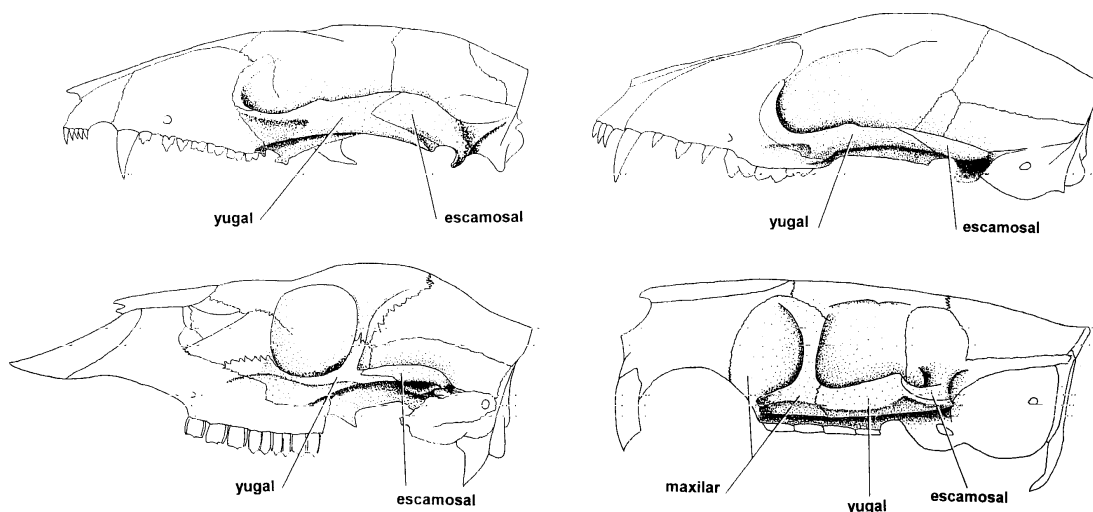


Fig. 5. Estructura de la arcada zigomática en cuatro diferentes órdenes de mamíferos. Arriba: izquierda Marsupialia (*Didelphis*), derecha Carnivora (*Cerdocyon*). Abajo: izquierda Artiodactyla (*Ozotoceros*), derecha Rodentia (*Myocastor*).

Structure of the zygomatic arch in four mammalian orders. Above: left Marsupialia (Didelphis), right Carnivora (Cerdocyon). Below: left Artiodactyla (Ozotoceros), right Rodentia (Myocastor).

ción auditiva de posibles depredadores, o bien por poseer mecanismos de comunicación acústica, el desarrollo de las bulas puede tener un significado adaptativo (Webster, 1966). La inclusión de este carácter tiene como objeto principal ilustrar cómo en el diseño del cráneo “coexisten” relaciones de alometría e isometría.

CONCLUSIONES

Ciertos componentes del sistema trófico de los roedores caviomorfos, como la proporción de brazos de palanca de los maseteros, estarían encauzados morfológicamente, evidenciando una constancia posiblemente asociada al diseño estructural básico —bauplan— del orden, como es el requerimiento funcional de ejercer importantes fuerzas en el extremo de los incisivos. Otros componentes del sistema trófico, como la altura del cóndilo o el ancho de la mandíbula, son más variables, sugiriendo la existencia de, por ejemplo, diferentes modalidades de trituración del alimento por parte de los premolares y molares. Así, el diseño del cráneo de los roedores caviomorfos es el re-

sultado, en parte, de la expresión de leyes generales del crecimiento, como la alometría rostral que afecta a toda la clase de los mamíferos, conjuntamente con factores específicos que modifican las dimensiones y/o estructura de componentes particulares, como la morfología de la mandíbula y la arcada zigomática y el tamaño de las bulas timpánicas.

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer al responsable de la sección de mamíferos del Museo Municipal de Ciencias Naturales “Lorenzo Scaglia”, Damián Romero, y a su Director, Tito Scaglia, por permitirme el acceso a las colecciones. María Elena Fernández participó activamente en las etapas iniciales de este trabajo. Marcelo Kittlein aportó sus conocimientos estadísticos. Mi reconocimiento también a Richard Fariña (Facultad de Ciencias, Universidad de la República del Uruguay) y a los revisores anónimos por la lectura crítica del manuscrito. El financiamiento de este trabajo provino de subsidios del CONICET y de la Universidad Nacional de Mar del Plata.

LITERATURA CITADA

ALEXANDER, R. McN. 1985. Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 83:1-25.

- ALEXANDER, R. McN; A.S. JAYES, G.M.O. MALOIJ y E.M. WATHUTA. 1979. Allometry of the limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*). *Journal of Zoology*, London, 189:305-314.
- CASINOS, A.; C. QUINTANA y C. VILADIU. 1993. Allometry and adaptation in the long bones of a digging group of rodents (Ctenomyiinae) *Zoological Journal of the Linnean Society*, 107:107-115.
- GOULD, S.J. 1971. Geometric similarity in allometric growth: a contribution to the problem of scaling in the evolution of size. *American Naturalist*, 105:113-136.
- GOULD, S.J. 1974. The evolutionary significance of "bizarre" structures: antler size and skull size in the "Irish Elk", *Megaloceros giganteus*. *Evolution*, 28:191-220.
- HARVEY, P.H. y M.D. PAGEL. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford, 248 pp.
- HILDEBRAND, M. 1988. *Analysis of Vertebrate Structure*. New York: John Wiley & Sons, Inc., 701 pp.
- HUXLEY, J. 1932. *Problems of relative growth*. MacVeagh, London, 276 pp.
- LAUDER, G.V. 1996. The argument from design. *En: Adaptation* (Rose, M.R. y G.V. Lauder, eds.). Academic Press, 511 pp.
- LESSA, E.P. y B.R. STEIN. 1992. Morphological constraints in the digging apparatus of pocket gophers (Mammalia: Geomyiidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 47:439-453.
- LONG, J.A. y K.J. McNAMARA. 1995. Heterochrony in dinosaur evolution. *En: Evolutionary Change and Heterochrony* (McNamara, K.J., ed.). John Wiley & Sons Ltd, 412 pp.
- MARES, M.A. y R.A. OJEDA. 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American Hystricognath rodents. *En: Mammalian Biology of South America*. (Mares, M.A. y H.H. Genoways, eds.). Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, 6:393-432.
- PLOTNICK, R.E. 1989. Application of bootstrap methods to reduced major axis line fitting. *Systematic Zoology*, 38:144-153.
- RADINSKY, L.B. 1985. Approaches in evolutionary morphology: a search for patterns. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 16:1-14.
- REEVE, E.C.R. 1940. Relative growth in the snout of anteaters. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 110:47-63.
- REISS, M.J. 1991. *The allometry of growth and reproduction*. Cambridge University Press, 182 pp.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 1991. *Scaling, why is animal size so important?* Cambridge, Cambridge University Press, 241 pp.
- SIMPSON, G.G. 1953. *The major features of evolution*. Columbia University Press, New York, 434 pp.
- SOKAL, R.R. y F.J. ROHLF. 1981. *Biometry*. W.H. Freeman and Co., New York, 859 pp.
- VASSALLO, A.I. 1998. Functional morphology, comparative behaviour, and adaptation in two sympatric subterranean rodents genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Octodontidae). *Journal of Zoology*, 244:415-427.
- WALKER, W.F. y K.F. LIEM. 1994. *Functional anatomy of the vertebrates: an evolutionary perspective*. Saunders College Publishing, 788 pp.
- WEBSTER, D. 1966. Ear structure and function in modern mammals. *American Zoologist*, 6:451-456.
- WEST, G.B.; J.H. BROWN y B.J. ENQUIST. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276:122-126.
- WILKINS, K.T. y L.L. CUNNINGHAM. 1993. Relationship between cranial and dental features to direction of mastication in tuco tuco (Rodentia: *Ctenomys*). *Journal of Mammalogy*, 74:383-390.
- WOODS, C.A. 1972. Comparative myology of jaw, hyoid, and pectoral appendicular regions of new and old world hystricomorph rodents. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 147:115-198.
- WOODS, C.A. y J.W. HERMANSON. 1985. Myology of Hystricognath rodents: an analysis of form, function, and phylogeny. *En: Evolutionary relationships among Rodents: a multidisciplinary analysis* (Lockett, W.P. y J.L. Martenberger, eds.). Plenum Press, 632 pp.
- YOUNG, J.Z. 1977. *La vida de los vertebrados*. Omega, Barcelona, 660 pp.
- ZAR, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*, 2nd edn. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall, 718 pp.