

Tesis de grado  
Licenciatura en Ciencias Biológicas  
Facultad de Ciencias  
Universidad de la República

Análisis morfológico del aparato excavador en roedores  
subterráneos del género *Ctenomys* Blainville, 1826 (Rodentia:  
Ctenomyidae)

María Ruiz

Orientador: Alejandro D'Anatro

2011

# Índice

Agradecimientos	3
Resumen	4
Introducción	5
Especies de <i>Ctenomys</i> en Uruguay	8
Análisis morfológico del aparato excavador	9
Materiales y métodos	11
Descripción de los marcos anatómicos definidos para este estudio	12
Morfometría geométrica y análisis estadísticos multivariados	19
Resultados	21
Cráneo	21
Mandíbula	26
Miembro anterior derecho	29
Materiales generadores de suelo en áreas de muestreo	34
Discusión	36
Cráneo	37
Mandíbula	39
Huesos post-craneales	40
Influencia de propiedades edafológicas	43
Conclusiones y perspectivas	44
Bibliografía	45
Apéndice	54

## Agradecimientos

Le agradezco a quienes estuvieron en cada paso del proceso de formación de este producto. A todos aquellos que se interesaron de distintas maneras y en distintos tiempos del trabajo.

Gracias por aportar (en todas las ocasiones) excelente material bibliográfico: Bettina Tassino, Sebastián Serra, Richard Fariña, Sebastián Tambusso, Marcelo Loureiro, César Gozo e Ignacio Suárez.

A Sabrina Riverón por los cafés y compañía en el Museo de Historia Natural.

Gracias a los que tan sólo con palabras o sonrisas despejaron el camino cuando parecía difícil seguir hacia delante: Ciro Invernizzi, Alejandro Duarte, Pablo Bobadilla, Nadia Bou, Guillermo Divito.

A Elisa y Gerardo por brindar cada día el necesario amor de padres. A Jesús y su certidumbre de tener una hermana bióloga.

A Alejandro D`Anatro por guiarme en cada una de las etapas y enseñarme a desarrollar la paciencia de muchas maneras.

Y a ella, mi eterna curiosidad.

## Resumen

Dentro del orden Rodentia varios linajes exhiben numerosas adaptaciones para vivir bajo la tierra. Los ambientes hipogeos presentan condiciones ambientales que originan presiones selectivas que generan y limitan respuestas adaptativas en las especies. Los requerimientos morfológicos en estos ambientes junto a los diferentes modos de excavación tienen como resultado distintas direcciones en las especializaciones musculo-esqueléticas. En el presente estudio se han analizado las especializaciones en el aparato excavador para las tres especies del género *Ctenomys* en Uruguay. Los análisis morfológicos presentados aquí muestran diferencias inter-específicas en huesos de cráneo, mandíbula y huesos post-craneales entre las especies. Los patrones mio-esqueletales encontrados permiten inferir una relación directa con las propiedades edafológicas del lugar en que habita cada especie. *C. pearsoni* ocupa hábitats arenosos, lo cual se relaciona con modificaciones en huesos de miembros anteriores con grandes procesos de fijación de músculos flexores y extensores que ofrecen un mejor brazo de palanca al momento de excavar. *C. torquatus* habitan en suelos generados por sedimentos de granos finos que podrían aumentar la compactación y dureza del suelo, además en estas regiones geográficas se registra un aumento de la pedregosidad. En esta última junto a *C. rionegrensis* se detectan deformaciones en el hueso escamoso, lo cual se correlacionaría con el uso de incisivos en la remoción del sustrato, o de la combinación de ambos modos de excavación.

## Introducción

Los mamíferos subterráneos constituyen un modelo eficiente en el estudio de tiempos de divergencia evolutiva, micro- y macro evolución, mecanismos de especiación, radiación adaptativa, reducciones e hipertrofias estructurales (Nevo et al., 1990). El término subterráneo hace referencia a un modo de vida que consiste en la construcción de cuevas en las que el organismo pasa la mayor parte de su vida, emergiendo por breves períodos de tiempo (Altuna, 1991). Dentro del orden Rodentia varios linajes presentan formas subterráneas que exhiben numerosas adaptaciones para vivir bajo la tierra (Lacey et al., 2000). Los comportamientos de excavación en estos organismos son altamente estereotipados en su forma e indudablemente adaptativos (Altuna et al., 1993). Es así que nos referimos a ellos como un importante factor que limita la forma y funciones de los taxas (Lacey et al., 2000), condición que los hace decisivos en la conformación del plan corporal (Contreras et al., 1990; Stein, 2000). De esta manera la ecología subterránea provee un excelente escenario evolutivo en el que las convergencias y divergencias adaptativas ocurren a escala global en los distintos grupos (Conteras et al., 1990; Reig et al., 1990) y en todos los niveles de organización (Nevo et al., 1990; Busch et al., 2000).

Los ambientes hipógeos difieren de los superficiales en el uso de la tercera dimensión: la profundidad, la cual origina presiones selectivas que generan y limitan respuestas adaptativas a las condiciones ambientales (Lacey et al., 2000; Burda, 2007).

Generalmente, se asume al nicho subterráneo menos variable que el nicho epigeo (Nevo, 1979 en Tassino, 2006). Esto se debe a que amortigua las variaciones estacionales externas definiendo un microambiente termoestable, además de

mantener altos y constantes niveles de humedad (Altuna, 1991). Esta asunción es reforzada por la similaridad morfológica de los taxas que lo habitan ya que refleja la necesidad de moverse en un medio oscuro, a menudo húmedo y con baja concentración de oxígeno (Lessa, 1990; Buffenstein, 2000; Sedláček, 2007).

Los cráneos de los roedores subterráneos tienden a ser robustos, dorsalmente aplanados y posteriormente amplios con grandes procesos de fijación muscular (Stein, 2000). La conservación de ciertas proporciones craneanas o de un patrón craneano básico podría estar relacionado con la preservación de la capacidad y eficacia para cavar con los dientes (García Esponda et. al., 2009). La marcada inclinación labioaxial de los dientes incisivos, o procumbencia, está presente en todos los organismos que excavan con ellos (Lessa & Thaeler, 1989; Mora et al., 2003) asociada con un mejor ángulo para atacar el suelo (Lessa, 1990; Reig & Quintana, 1992). Además, los organismos excavadores tienen huesos largos más cortos y robustos que otros organismos (Biknevicius, 1993; Stein, 2000). Estos huesos cuentan con grandes procesos de fijación de músculos flexores y extensores que ofrecen un mejor brazo de palanca (Lessa, 1990). Dichas adaptaciones responden al incremento de fuerzas al momento de excavar, el cual puede estar dado por un aumento en el tamaño de los músculos expandiendo áreas del esqueleto para su origen o inserción, aumentando la longitud muscular o alterando su configuración (Stein, 2000).

A pesar de la aparente constancia y predictibilidad de la vida subterránea existen muchas diferencias en las estructuras del aparato excavador (Busch et al., 2000). Dentro del modelo morfológico básico se ha encontrado una gran proliferación de modificaciones estructurales que facilitan la excavación de túneles en la gran variedad

de suelos (Stein, 2000; Bacigalupe et al., 2002; Morgan & Verzi, 2006). La excavación requiere manipular y dispersar el suelo combinando distintas partes anatómicas dependiendo de las condiciones del sustrato: presencia de raíces, rocas y dureza (Steiner-Souza et al., 2010). El aparato excavador está constituido por componentes primarios: dientes incisivos tipo cincel de crecimiento continuo, cabeza, cuello y miembros anteriores; y componentes secundarios: pelvis, esqueleto axial y miembros posteriores (Stein, 2000). Sin tener en cuenta el modo de excavación o sus combinaciones, todos los roedores subterráneos presentan diferencias anatómicas en ambos tipos de componentes (Lessa, 1990).

De forma general, se presenta un modo primario de excavar que consiste en disgregar el suelo rasguñando con flexiones y extensiones de los miembros anteriores; la acumulación del material removido es trasladada a la región abdominal y luego transportada caudalmente por los miembros posteriores (Lessa, 1990; Altuna, 1993).

Un segundo modo es realizado con los incisivos que remueven el sustrato gracias a la conjunción de una poderosa cabeza y fuertes músculos mandibulares (Lessa & Thealer, 1989; Lessa, 1990; Altuna, 1993). Además, en muchas especies puede observarse la combinación de los dos modos mencionados anteriormente (Lessa, 1990; Stein, 2000).

Los requerimientos morfológicos asociados a los diferentes modos de excavar tienen como resultado distintas direcciones en las especializaciones morfológicas (Hildebrand, 1985; Cameron, 2000). De esta manera se generan demandas funcionales que resultan en cambios en la arquitectura musculo-esquelética del aparato excavador (Stein, 2000; Lessa et al., 2008).

Dentro de la familia Ctenomyidae consideramos al género Sudamericano *Ctenomys* llamados usualmente “tucu-tucus”, nombre común que hace referencia a sus típicas vocalizaciones (Francescoli, 2000). De los roedores subterráneos existentes, este género es el que cuenta con el mayor número de especies (Reig et al., 1990; Lacey et al., 2000). Además, ejemplifica una explosiva cladogénesis ocurrida dentro de los límites de un género durante el Plio-Pleistoceno, sólo comparable en velocidad e intensidad de diversificación a la del género Holártico *Microtus* (Reig et al., 1990; Cook et al., 1990). Posee un amplio rango de hábitat, se encuentra extensamente distribuido desde zonas de pajonales del Altiplano Andino en el sur de Perú y Bolivia, al nivel del mar en Chile, en gran parte del territorio Argentino y Sureste de Brasil (Lacey et al., 2000). Todas las especies habitan en áreas relativamente abiertas de praderas húmedas a secas, matorrales o escasamente arboladas (Reig et al., 1990; Lacey et al., 2000). En Uruguay, *Ctenomys* está representado por tres especies (Altuna et al., 1985).

#### Especies de *Ctenomys* en Uruguay

*C. torquatus* Lichtenstein, 1830. Es la especie con mayor distribución en el país, encontrándose en los departamentos de Artigas, Lavalleja, Maldonado, Paysandú, Río Negro, Rivera, Cerro Largo, Salto y Tacuarembó (González, 2001). A pesar de su amplia distribución se tiene escasa información sobre la especie. Al mismo tiempo *C. torquatus* se encuentra en las pampas del sur de Brasil, en suelos generalmente duros (Steiner-Souza, 2010).

*C. rionegrensis* Langguth y Abella, 1970. Se localiza al suroeste del país en el departamento de Río Negro con un área de distribución total de 30x50 km en terrenos

arenosos o constituidos por una alta proporción de arena (D'Elía et al., 1998). Por otra parte, se registran poblaciones de *C. rionegrensis* en el territorio Argentino (D'Elías et al., 1999).

*C. pearsoni* Lessa y Langguth, 1983. Se distribuye sobre la costa del Río de la Plata en el departamento de Colonia (*C. pearsoni* sensu stricto) y a lo largo de la franja costera hasta el departamento de Rocha (Altuna et al., 1999). Se lo encuentra en hábitats predominantemente arenosos con fracciones variables de arcilla y limo (Altuna, 1991). Presenta una variabilidad cromosómica extraordinariamente alta que no se corresponde con el patrón de variación encontrado tanto en estudios moleculares (Tomasco, 2007) como morfológicos (D'Anatro & D'Elía, 2011). Estos diferentes cariomorfos aún conservan un estado taxonómico controversial, por lo que fueron agrupados en el "complejo *C. pearsoni*" (sensu Altuna & Lessa, 1985).

#### Análisis morfológico del aparato excavador

Entre los objetivos más importantes de la biología evolutiva se encuentra el entendimiento de los patrones de diversificación morfológica entre linajes y sus relaciones con los patrones ecológicos e históricos (Lessa & Patton, 1988). La evolución morfológica involucra a la selección natural como el principal proceso actuante (Endler, 1986), el cual favorece a los animales que estén mejor adaptados al ambiente, tanto en estructuras anatómicas como en comportamiento (McNeill, 1982). La Morfometría Geométrica surgió en las últimas décadas como una importante herramienta para el estudio de la variación en estructuras anatómicas (Bookstein, 1991). Las variables utilizadas en estos análisis morfológicos son marcas anatómicas

("landmarks") consideradas homólogas en todos los individuos en estudio (Rohlf et al., 1993; Monteiro & dos Reis, 1999). Esta técnica permite hacer una descripción cuantitativa de la forma y su variación en biología, además de un análisis detallado y su interpretación (Rohlf, 1990). La cuantificación de la forma se lleva a cabo por medio de modelos matemáticos y estadísticos, transformándose la morfometría en un área en la frontera de la biología, la estadística y la geometría (Monteiro & dos Reis, 1999). De esta manera, Bookstein (1989) creó una definición de *forma* más precisa: "todas las propiedades de una configuración de puntos que no se alteran por efectos de tamaño, posición u orientación" (Monteiro & dos Reis, 1999). Un punto importante en el estudio de la variación morfológica inter específica es contar con la sensibilidad suficiente para que dicha variación sea detectada, característica en la que se destaca la Morfometría Geométrica (Zelditch, 2004). Es una técnica muy efectiva en la captura de información sobre la forma de los organismos y sus resultados son estadísticamente convincentes al testear las diferencias (Rohlf et al., 1993). Debido a la efectiva capacidad de esta técnica ha sido escogida para llevar a cabo los análisis del presente estudio.

El objetivo general de este trabajo es analizar los distintos patrones morfológicos en los componentes primarios del aparato excavador de las tres especies pertenecientes al género *Ctenomys* en Uruguay mediante técnicas de Morfometría Geométrica. De forma detallada, cuenta con dos objetivos específicos: estudiar diferenciaciones morfológicas en huesos del cráneo, mandíbula, escápula, húmero y cúbito en las tres especies mencionadas anteriormente. Por otro lado, mediante revisión bibliográfica, examinar el tipo de sustrato en el que habita cada una de las especies estudiadas y comparar su relación con la diferenciación morfológica hallada.

Para llevarlo a cabo, se ha partido de la hipótesis de que las especies antes descritas presentan adaptaciones morfológicas en el aparato excavador directamente relacionadas con el sustrato en el que viven.

## Materiales y Métodos

Las muestras estudiadas de *Ctenomys* se han obtenido en las colecciones del Museo de Historia Natural del Uruguay, de Sección Zoología de Vertebrados y Sección Evolución y Sistemática de la Facultad de Ciencias. Todos los especímenes analizados (*Ctenomys torquatus* n=48, *Ctenomys rionegrensis* n=38 y *Ctenomys pearsoni* n=40) fueron clasificados como adultos mediante la examinación de la sutura de los huesos basioccipital y basifenoides (Anderson et al., 1987). No todas las muestras poseían cráneo y post-cráneo, por lo cual se analizó un número variable de cada elemento. La ubicación geográfica de las localidades muestreadas se detallan en la Tabla 1.

Se analizaron en total 109 marcas anatómicas, asumidas como homólogas en las tres especies, las cuales se detallan a continuación.

**Tabla 1.** Distribución geográfica de las muestras analizadas del género *Ctenomys* de Uruguay. \*individuos de colección que no poseen coordenadas geográficas

Especie	Localidad	Coordenadas
<i>C. pearsoni</i>	Solís (Maldonado)	34°47'31.75''S, 55°23'00.460
	Limetas (Colonia)	34°10'S, 58°6'W
	San José (sobre costa)*	
<i>C. rionegrensis</i>	Arrayanes (Río Negro)	33°13.88'S, 58°01.37'W
	Las Cañas (Río Negro)	33°11.34'S, 58°21.33'W
	La Tabaré (Río Negro)	33°21.41'S, 58°18'57W
	Nuevo Berlín (Río Negro)	32°59'S, 58°03'W
	Estancia El Jabalí* (Río Negro)	
	Estancia El Rincón* (Río Negro)	
<i>C. torquatus</i>	Tacuarembó*	
	Río Negro*	
	Salto*	
	Cerro Largo*	
	Paysandú*	
	Lavalleja*	

### Descripción de los marcos anatómicos definidos para este estudio

A continuación se detalla la definición de los marcos anatómicos para tres vistas de cráneo (dorsal, lateral y ventral), para dos de mandíbula (dorsal y lateral) y para huesos post-craneales (escápula, húmero y cúbito de miembro anterior derecho).

### Cráneo

Los marcos anatómicos definidos para la vista dorsal del cráneo fueron los siguientes

(Fig. 1.a):

1- punto en el plano de intersección nasal y margen de incisivo derecho, 2-extremidad anterior de suturas entre nasales, 3-sutura nasales- frontales, 4- sutura entre nasal, frontal y pre maxilar, 5- sutura entre puente anterorbital del maxilar y frontal, 6- sutura parietales-frontales, 7- sutura entre frontal, parietal y escamoso, 8- sutura

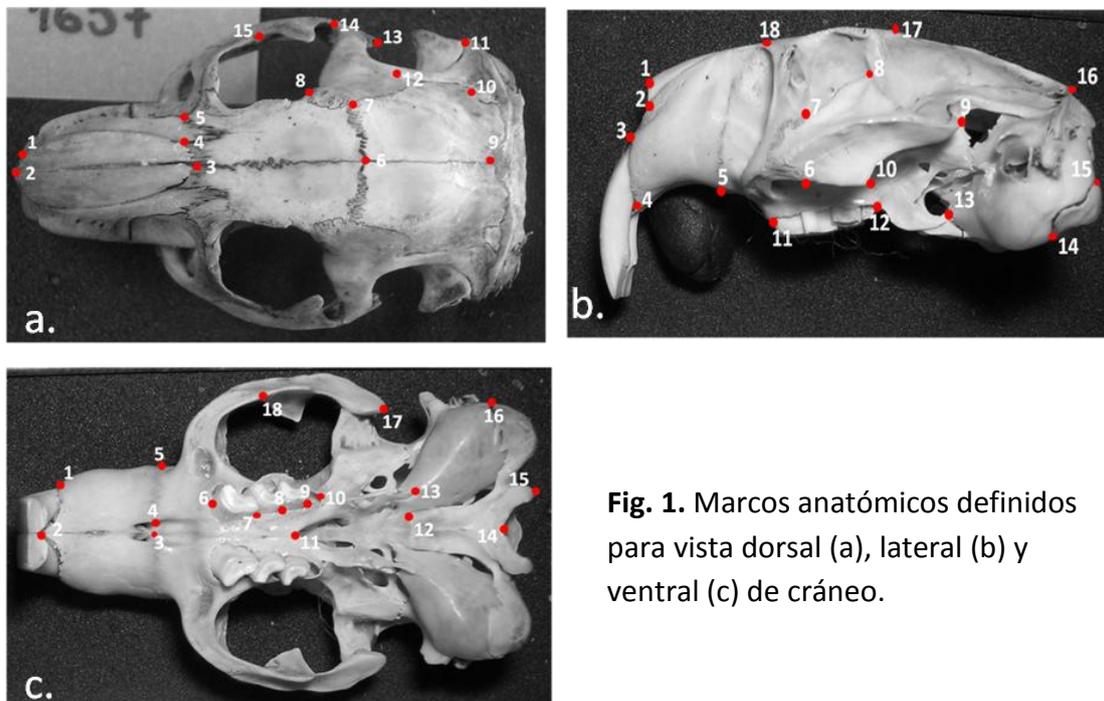
frontal-escamoso, 9- sutura entre parietales e interparietal, 10- sutura parietales, interparietal y escamoso, 11- sutura entre proceso mastoides de escamoso, procesos timpánico y pos timpánico del mastoides y fin de cresta parietal, 12- sutura lateral entre parietal y escamoso, 13- extremidad del proceso posterior del yugal, 14- sutura entre escamoso y yugal (en arco zigomático), 15- sutura entre maxilar y yugal en arco zigomático (D'Anatro & Lessa 2006).

A continuación se detallan los marcos anatómicos utilizados en la vista lateral de cráneo (Fig. 1.b):

1- extremo anterior de sutura entre nasales, 2- extremo anterior de sutura nasales-pre maxilar, 3- punto de intersección pre maxila-extremo anterior del alvéolo del incisivo, 4- punto intersección entre pre maxilar y extremo posterior del alvéolo del incisivo, 5- sutura pre maxilar- maxilar en contorno del cráneo (en el plano fotográfico), 6- extremo inferior de sutura maxilar -yugal en arco zigomático, 7- extremo superior de sutura maxilar-yugal en arco zigomático, 8- extremidad dorsal de proceso yugal, 9- extremidad posterior de proceso yugal, 10- extremidad ventral de proceso yugal, 11- extremo anterior de alvéolo del primer molar, 12- extremo posterior de alvéolo del cuarto molar, 13- proceso para esfenoides en unión a bula timpánica, 14- unión inferior de occipital y bula timpánica en contorno del cráneo, 15- unión superior de occipital y bula timpánica en contorno del cráneo, 16- unión crestas parietales con crestas occipitales, 17- sutura frontal-parietal-escamoso, 18- extremo posterior de nasales en el contorno dorsal del cráneo (en el plano fotográfico) (dos Reis et al., 2002; D'Anatro & Lessa 2006).

Para la vista ventral del cráneo han sido definidos los siguientes marcos anatómicos:

1- extremidad antero lateral de alvéolos de incisivos, 2- extremidad anterior de sutura entre pre maxilares, 3- sutura pre maxilares- maxilares entre forámenes de vomerolfato, 4- sutura pre maxilares- maxilares (en el lateral de forámenes de vomerolfato), 5- sutura pre maxilar- maxilar en el contorno externo del cráneo, 6- punto anterior del alveolo del primer molar, punto anterior del alveolo del segundo molar, 8- punto anterior del alvéolo del tercer molar, 9- punto anterior del alvéolo del cuarto molar, 10- punto posterior del alveolo del molar cuatro, 11- punto anterior de fosa meta pterigoidea, 12- punto donde la sutura basisfenoides-basioccipital contacta con bula timpánica, 13- punto posterior del proceso para esfenoides con unión a bula timpánica, 14- punto anterior de foramen magno, 15- punto posterior del cóndilo occipital, 16- terminación de para occipitales en bula timpánica, 17- extremo posterior del proceso yugal, 18- sutura maxilar-yugal (D'Anatro & Lessa 2006). Estos pueden observarse en Figura 1.c.



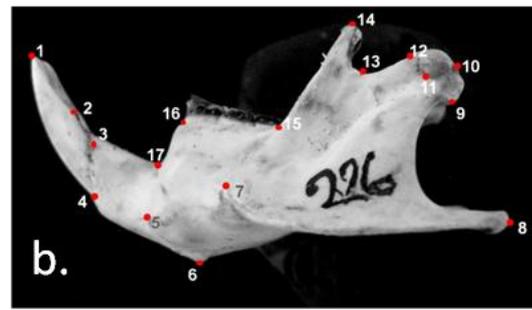
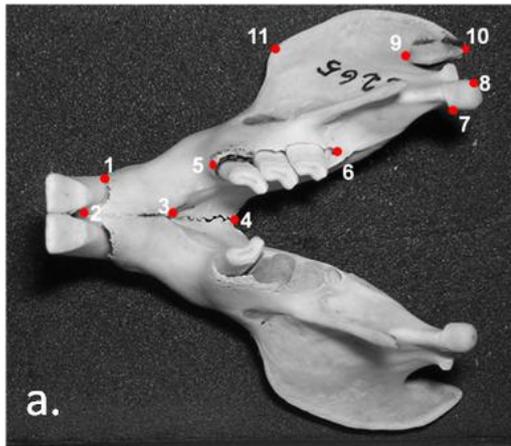
**Fig. 1.** Marcos anatómicos definidos para vista dorsal (a), lateral (b) y ventral (c) de cráneo.

## Mandíbula

Los marcos anatómicos definidos para mandíbula se especifican a continuación para cada una de las vistas analizadas.

Vista dorsal (Fig. 2.a): 1- alvéolo de incisivo en contorno de mandíbula, 2- extremo distal de sínfisis (extremo alveolar), 3- extremo proximal de rama horizontal pos alveolar, 4- extremo proximal de sínfisis (extremo distal de rama horizontal pos alveolar), 5- punto anterior de alvéolo del primer molar, 6- extremo posterior del alvéolo del cuarto molar, 7- extremidad anterior de cóndilo, 8- extremidad posterior de cóndilo, 9- punto de curvatura del ramo ascendente, 10- extremo final de proceso angular, 11- punto más posterior en borde ventral del cuerpo mandibular (Monteiro & dos Reis, 1999; Cardini & Tongiorgi 2002).

Vista lateral (Fig. 2.b): 1- extremo superior de desgaste de incisivos, 2- extremos inferior de desgaste de incisivos, 3- extremo superior de alvéolo, 4- extremo inferior de alvéolo, 5- extremo de curvatura primaria del cuerpo de la mandíbula, 6- extremidad posterior de sínfisis mandibular, 7- punto de comienzo de puente masetérico, 8- extremo posterior de proceso angular, 9- extremo posterior de proceso condiloides, 10- punto superior de curvatura media de proceso condiloides, 11- punto inferior de curvatura media de proceso condiloides, 12- extremo dorsal del proceso condiloides, 13- punto medio de incisura mandibular, 14- extremo superior del proceso coronoides, 15- intersección del puente dental con porción dorsal de puente masetérico (base de proceso coronoides), 16- punto anterior de alvéolo del primer molar, 17- ángulo del diastema (Monteiro & dos Reis, 1999; Cardini & Tongiorgi, 2002; Álvarez et al., 2011).



**Fig. 2.** Marcos anatómicos para mandíbula en vista dorsal (a) y lateral (b).

Para las muestras de huesos post-craneales se definieron los siguientes marcos anatómicos:

### Húmero

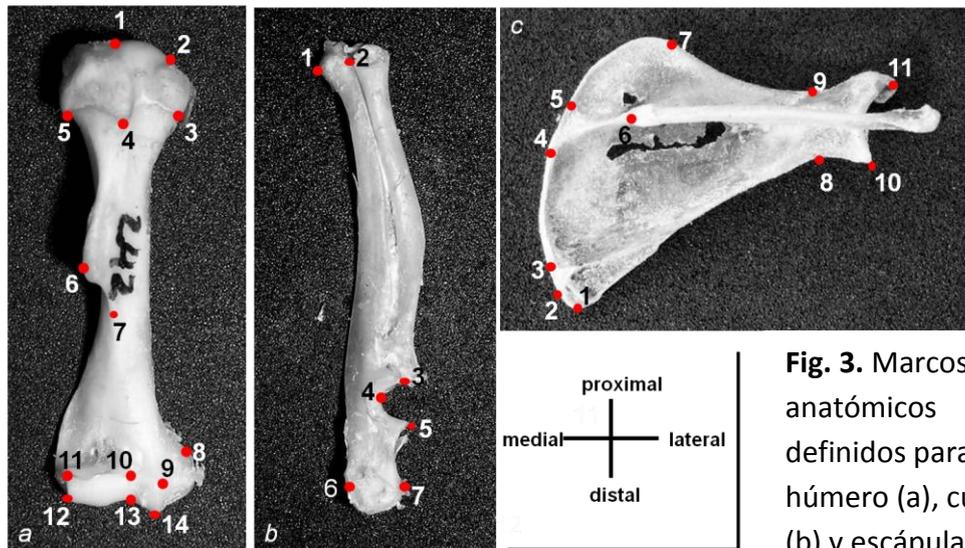
1- extremo lateral de tuberosidad mayor, 2- extremo medial de tuberosidad mayor, 3- extremidad medial de tuberosidad mayor, 4- cresta intertubercular, 5- extremidad lateral de tuberosidad mayor, 6- cresta deltopectoral, 7- definición anatómica distal de cresta deltopectoral, 8- fin de epicóndilo, 9- límite proximal de faceta radial en cóndilo articular, 10- concavidad proximal de troclea, 11- límite proximal de faceta cubital en cóndilo articular, 12- límite distal de faceta cubital en cóndilo articular 13- borde anterior de concavidad de troclea, 14- límite distal de faceta radial en cóndilo articular (Morgan & Verzi, 2006; Steiner-Souza et al, 2010; Milne et al., 2008). Los marcos anatómicos para el húmero pueden observarse en la Figura 3.a.

### Cúbito

1- borde medial de cabeza cubital, 2- borde lateral de cabeza cubital, 3- escotadura radial, 4- punto de máxima curvatura de incisura troclear, 5- proceso olecranon, 6- borde medial de tuberosidad del olecranon, 7- borde lateral de tuberosidad del olecranon (Elissamburu & Vizcaíno, 2004). Los marcos anatómicos para esta pieza ósea pueden observarse en la Figura 3.b.

### Escápula

1- Ángulo caudal, 2 - extremo distal de cresta oblicua en borde vertebral, 3- extremo medial de cresta oblicua en borde vertebral, 4- extremo medial de intersección entre espina escapular y borde vertebral, 5- extremo proximal de intersección entre espina escapular y borde vertebral, 6- unión entre espina y hoja (punto de máxima concavidad en muesca escapular mayor), 7- definición de borde craneal y borde vertebral, 8-punto distal de máxima curvatura en cuello escapular, 9- punto proximal de máxima curvatura en cuello escapular, 10- punto más distal en borde de cavidad glenoidea , 11- borde de proceso coracoides (Morgan, 2008). Los marcos anatómicos definidos para esta pieza ósea pueden observarse en la Figura 3.c.



**Fig. 3.** Marcos anatómicos definidos para húmero (a), cúbito (b) y escápula (c).

Cada hueso fue situado en paralelo al plano focal para tomar las imágenes a distancia estándar (15 cm) con cámara digital Nikon Coolpix 3100 y ayuda de un trípode. De estas imágenes fueron obtenidas las coordenadas x e y de cada marco anatómico usando el software tpsDig versión 1.37 (Rohlf, F., <http://life.bio.sunysb.edu/morph>).

### Morfometría geométrica y análisis estadísticos multivariados

Las configuraciones obtenidas para los marcos anatómicos de cada individuo fueron superpuestas de modo que las desviaciones entre estos fueron minimizadas usando el método de ajuste "Procrustes". La variación entre individuos se expresa como variación en los parámetros de una función interpolante que compara un individuo dado con la configuración consenso. Esta función luego fue descompuesta en elementos

geométricamente ortogonales llamados deformaciones principales (“principal warps”) (Adams & Rosenberg, 1998). Los especímenes superpuestos se proyectaron sobre estas deformaciones para describir sus desviaciones con respecto a la configuración consenso. Dichas proyecciones (“partial warps scores”) describen la diferencia en la forma entre individuos en términos de la variación de la deformación de gradillas (Bookstein, 1991). Se ha utilizado el programa tpsRegr (Rohlf, F., <http://life.bio.sunysb.edu/morph>) para realizar los análisis de Morfometría Geométrica antes descritos.

El análisis discriminante permitió resolver el problema de la clasificación de los  $n$  individuos a una de las tres clases excluyentes mediante matriz de clasificación (dos Reis et al, 1990). La significación a nivel discriminante del conjunto de variables fue expresada mediante el estadístico de Lambda de Wilks (Monteiro & dos Reis, 1999). Además, la similitud entre las variables aleatorias multidimensionales, teniendo en cuenta su correlación, se realizó mediante distancias cuadradas de Mahalanobis (Monteiro & dos Reis, 1999). El análisis discriminante es un método de clasificación formado por un conjunto de técnicas multivariantes explicativas, descriptivas y predictivas que nos permiten estudiar la significación y naturaleza de las diferencias existentes entre grupos establecidos *a priori*, así como la asignación de individuos a grupos cuyas características hayan sido previamente estudiadas (González et al, 1991). Fueron realizadas un total de 1000 permutaciones de individuos entre grupos como test no paramétrico de significancias de las distancias de Mahalanobis y del estadístico de Lambda de Wilks. Para estas comparaciones se utilizó el software PAD\_66 (Dujardin, J., <http://life.bio.sunysb.edu/morph>) y corrección de Bonferroni para comparaciones pareadas múltiples (Bonferroni, 1936).

Se utilizó el tamaño del centroide (TC) como medida robusta del tamaño general de los huesos y dos variables canónicas (Raíz 1 y Raíz 2) para discriminar entre los grupos (Monteiro & dos Reis, 1999). La primera Raíz maximiza el cociente entre la suma de cuadrados entre grupos y la suma de cuadrados dentro de los grupos. La segunda Raíz maximiza lo mismo pero en el espacio ortogonal a la anterior. La primera tiene mayor poder discriminante (Monteiro & dos Reis, 1999). Se analizó la correlación de variables canónicas y el tamaño del centroide mediante test de Spearman con el software Past versión 2.02 (Hammer et al., 2001). Dado que en análisis exploratorios se detectó que el tamaño afectaba la discriminación entre los grupos estudiados (datos no mostrados) se utilizó el programa Past versión 2.02 (Hammer et al., 2001) para eliminar el efecto antes mencionado en los marcos anatómicos, dividiendo los valores de las coordenadas por el tamaño del centroide para cada muestra (Dryden & Mardia 1998). Los análisis de funciones discriminantes son descriptores geométricos provistos por deformaciones parciales y análisis de variables canónicas.

Los principales sedimentos generadores de suelo en las áreas geográficas a las que pertenecen las muestras de cada especie se han revisado mediante el Compendio de suelos de Uruguay (Califra et al., 1994), el cual lleva a cabo la caracterización, clasificación y cartografía de los suelos de nuestro país. Esta Carta a escala 1:1.000.000 resulta de la generalización de un reconocimiento semidetallado de asociaciones de suelos elaborada en base a fotointerpretación de fotos aéreas a escala 1/40.000, con posterior verificación y descripciones de campo.

## Resultados

Los análisis discriminantes muestran una clara separación de especies en la mayoría de huesos analizados. Particularmente se ha contado con un bajo número de muestras óseas post-craneales para *C. torquatus* (escápula n=7, húmero n=5 y cúbito n=3), en cambio se ha analizado un número alto y equitativo de estas para *C. pearsoni* y *C. rionegrensis*.

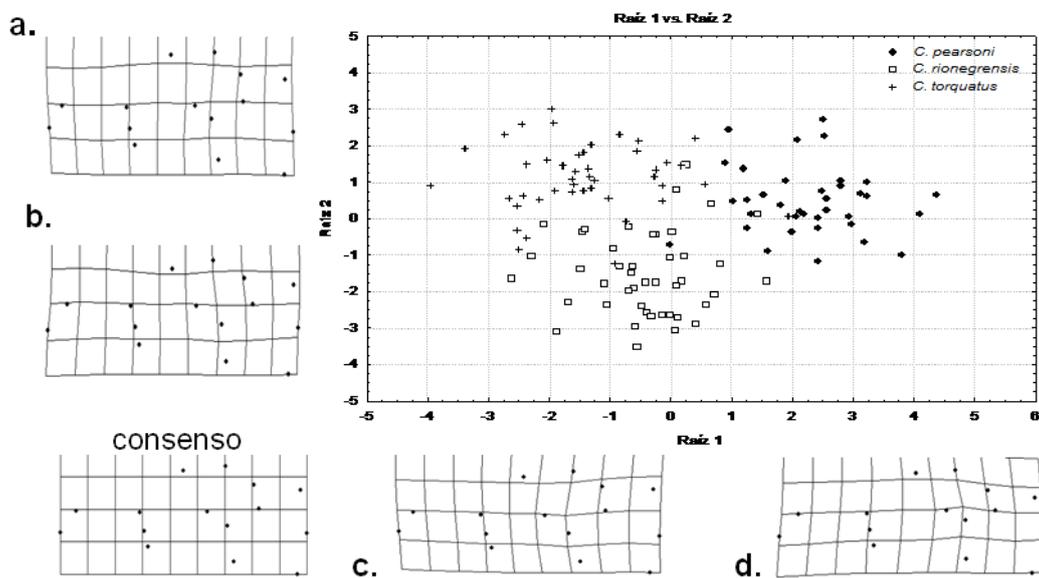
### Cráneo

Los análisis de funciones discriminantes muestran separaciones definidas entre individuos de distintas especies para la vista dorsal del cráneo (Fig. 4). A lo largo de los valores negativos de la Raíz 1 se ubican los individuos pertenecientes a *C. torquatus*. Esta deformación a partir del consenso se caracteriza principalmente por los siguientes desplazamientos: antero-lateral izquierdo del marco anatómico 7, anterior del número 8 y postero-lateral derecho del 11. Dichos desplazamientos representan un aumento en la longitud del hueso escamoso disminuyendo la de frontales. Los individuos *C. pearsoni* a lo largo de los valores positivos presentan la forma opuesta a la mencionada anteriormente.

Con valores negativos a lo largo de la Raíz 2 *C. rionegrensis* presenta desviaciones antero-lateral izquierdas de los marcos anatómicos 14 y 15. Estos desvíos se caracterizan por el desplazamiento anterior del hueso yugal, lo que conlleva a una disminución del maxilar y al mayor desarrollo del hueso escamoso sobre el arco zigomático. Los individuos *C. torquatus* analizados presentan valores positivos a lo largo de dicha Raíz y por lo tanto la forma exactamente opuesta a la recién detallada.

El porcentaje de individuos correctamente clasificados es del 90,4%. Las distancias cuadradas de Mahalanobis permiten apreciar la menor similitud entre individuos de *C. toquatus* y *C. rionegrensis*, y la mayor similitud entre individuos de *C. toquatus* y *C. pearsoni*.

La matriz de clasificación y distancias cuadradas de Mahalanobis se muestran en Tabla 2 para cráneo y mandíbula, y Tabla 3 para huesos post-craneales.

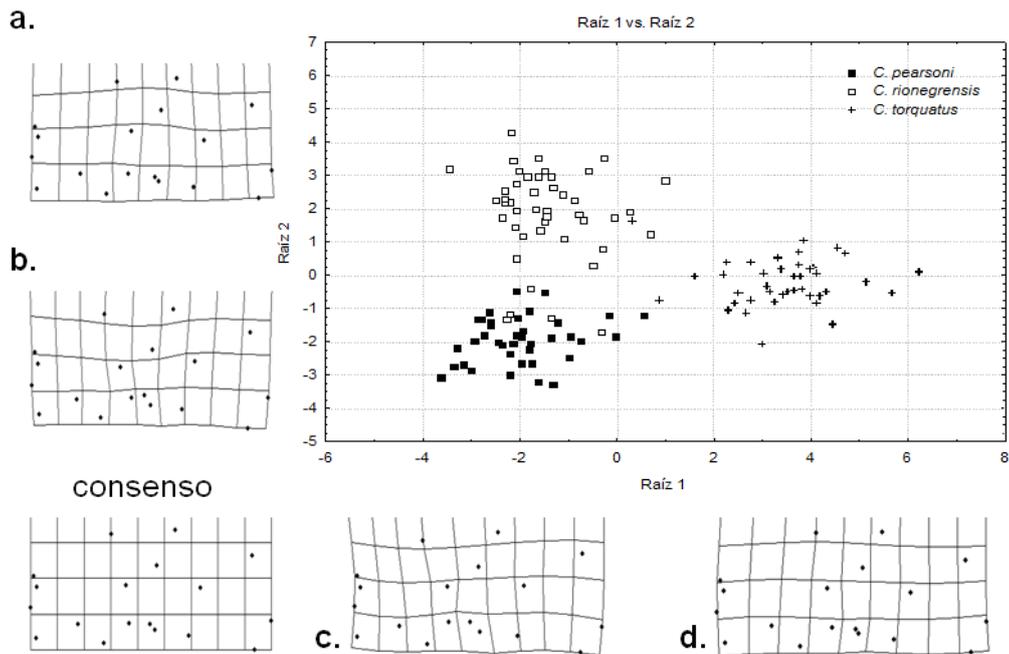


**Fig. 4.** Raíz 1 vs. Raíz 2 de función lineal discriminante realizado para matriz de deformaciones parciales entre individuos de las distintas especies para la vista dorsal del cráneo. Gradillas a. y b. representan las deformaciones positivas y negativas, respectivamente, de Raíz 2. Gradillas c. y d. representan las deformaciones positivas y negativas, respectivamente, de Raíz 1. Con un valor estadístico Lambda de Wilks de 0,128 ( $p < 0,001$ ).

Los análisis de función discriminante para la vista lateral del cráneo muestran a lo largo de los valores negativos de la Raíz 1 a individuos de *C. pearsoni* (Fig.5c). Las deformaciones de las gradillas se caracterizan principalmente por el desplazamiento posterior de los marcos anatómicos 1, 2, 3 y 16, postero-ventral de 13 y 15 y anterior del 18. Lo cual conforma un hocico dorsal (por encima del alvéolo del incisivo) más

corto y una curvatura ventral formada por desplazamiento posterior de la bulla timpánica y de crestas parietales y occipitales. Sobre los valores positivos de esta Raíz *C. torquatus* muestra desplazamientos exactamente opuestos a los anteriores (Fig.5d). A lo largo de los valores negativos de la variable 2 se observan desvíos posteriores en marcos anatómicos 6 y 16, anterior en el 18 y antero-lateral para 7 y 8 en individuos *C. pearsoni* (Fig.5b). Estos desplazamientos representan principalmente una disposición diferente de la sutura maxilar-yugal (en arco zigomático): el extremo superior se desplaza de forma antero-ventral, mientras el extremo inferior tiende a una posición postero-dorsal, ocasionando una pequeña disminución en la altura del proceso yugal. Sobre los valores positivos se encuentra *C. rionegrensis* con la forma exactamente opuesta a la anterior (Fig.5a).

La matriz de clasificación muestra un total de individuos correctamente clasificados de aproximadamente 95,2%, habiendo clasificado correctamente el 100% de individuos *C. pearsoni*. Con respecto a las distancias cuadradas de Mahalanobis obtenidas en el presente análisis, *C. pearsoni* es mayormente similar a *C. rionegrensis*, y la menor similitud expresada es entre individuos *C. pearsoni* y *C. torquatus*.



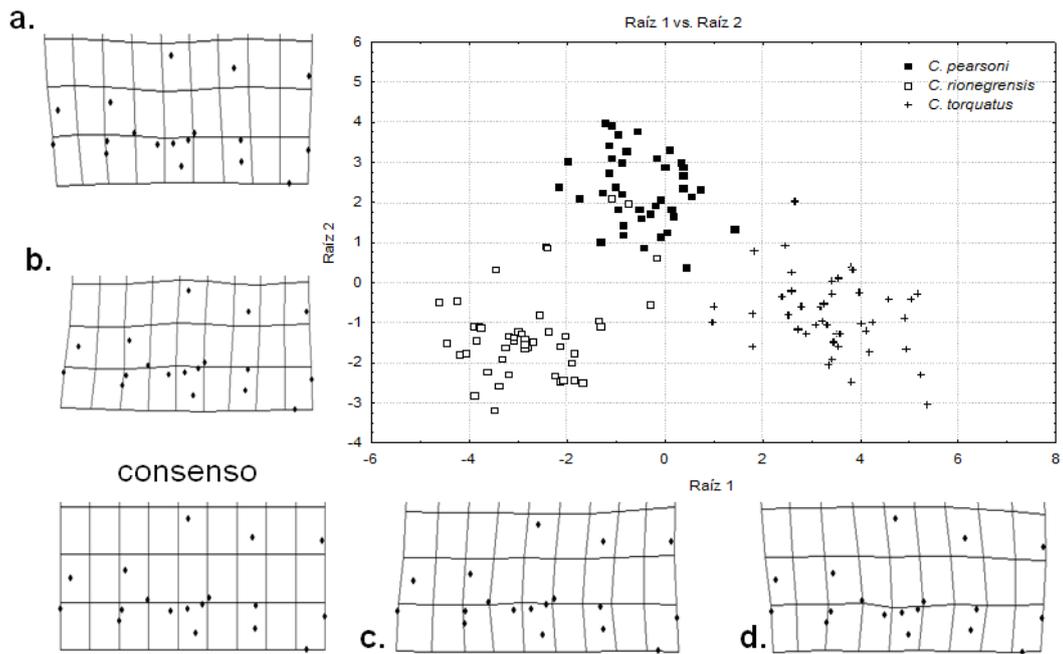
**Fig. 5.** Raíz 1 vs. Raíz 2 de función lineal discriminante realizado para matriz de las deformaciones parciales entre individuos de las distintas especies, para la vista lateral del cráneo. Gradillas a. y b. representan las deformaciones positivas y negativas, respectivamente, de Raíz 2. Gradillas c. y d. representan las deformaciones positivas y negativas, respectivamente, de Raíz 1. Valor estadístico de Lambda de Wilks de 0,041 ( $p < 0,001$ ).

Los cambios de forma a partir del consenso para la vista ventral del cráneo muestran una clara separación entre las especies analizadas (Fig. 6). Los individuos *C. rionegrensis* se muestran a lo largo de los valores negativos de Raíz 1 presentando desvío posterior del marco anatómico 18. Deformación que equivale al alargamiento del hueso maxilar sobre el borde ventral del yugal. Sobre los valores positivos se visualizan los individuos *C. torquatus* presentando deformaciones opuestas a las anteriores. Los resultados negativos de la Raíz 2 corresponden a individuos *C. rionegrensis* presentando deformación leve del marco anatómico 2 en sentido anterior, lo cual implica un pequeño alargamiento medial de pre-maxilares. Además, se observan desvíos posteriores de marcos anatómicos 17 y 18, éstos se asocian a la

desviación posterior del yugal sobre el maxilar. Al mismo tiempo, *C. pearsoni* se encuentra a lo largo de los valores positivos de esta Raíz mostrando deformaciones exactamente opuesta a las descritas anteriormente.

**Tabla 2.** Matriz de clasificación y distancias de Mahalanobis al cuadrado para cráneo vista dorsal (a), lateral (b) y ventral (c); mandíbula vista dorsal (d) y lateral (e). En negrita se denotan las diferencias significativas entre especies a  $p < 0,05$ , luego de la corrección de Bonferroni.

	Especie	% Correcto de clasificación	<i>C. pearsoni</i>	<i>C. rionegrensis</i>
a.	<i>C. pearsoni</i>	97,222	0,000	
	<i>C. rionegrensis</i>	84,444	<b>11,252</b>	0,000
	<i>C. torquatus</i>	90,909	<b>13,785</b>	<b>7,884</b>
	Total	90,400		
b.	<i>C. pearsoni</i>	100,000	0,000	
	<i>C. rionegrensis</i>	88,889	<b>14,728</b>	0,000
	<i>C. torquatus</i>	97,561	<b>32,133</b>	<b>27,641</b>
	Total	95,161		
c.	<i>C. pearsoni</i>	97,561	0,000	
	<i>C. rionegrensis</i>	93,333	<b>17,999</b>	0,000
	<i>C. torquatus</i>	100,000	<b>24,697</b>	<b>37,910</b>
	Total	96,899		
d.	<i>C. pearsoni</i>	89,189	0,000	
	<i>C. rionegrensis</i>	86,047	<b>15,109</b>	0,000
	<i>C. torquatus</i>	92,500	<b>12,378</b>	<b>9,027</b>
	Total	89,167		
e.	<i>C. pearsoni</i>	94,737	0,000	
	<i>C. rionegrensis</i>	86,667	<b>7,825</b>	0,000
	<i>C. torquatus</i>	82,857	<b>6,739</b>	<b>7,509</b>
	Total	88,136		



**Fig. 6.** Raíz 1 vs. Raíz 2 de función lineal discriminante realizado para matriz de deformaciones parciales entre individuos de las distintas especies, para la vista ventral del cráneo. Gradillas a. y b. representan las deformaciones positivas y negativas, respectivamente, de Raíz 2. Gradillas c. y d. representan las deformaciones positivas y negativas, respectivamente, de Raíz 1. Valor estadístico de Lambda de Wilks 0,037 ( $p < 0,001$ ).

La matriz de clasificación para la vista ventral del cráneo muestra una correcta clasificación de individuos de un 96,9% aproximadamente. Particularmente se ha clasificado correctamente el 100% de *C. torquatus*. Las distancias cuadradas de Mahalanobis obtenidas para esta vista muestran la mayor diferencia entre *C. torquatus* y *C. rionegrensis*, y lo contrario entre este último y *C. pearsoni*.

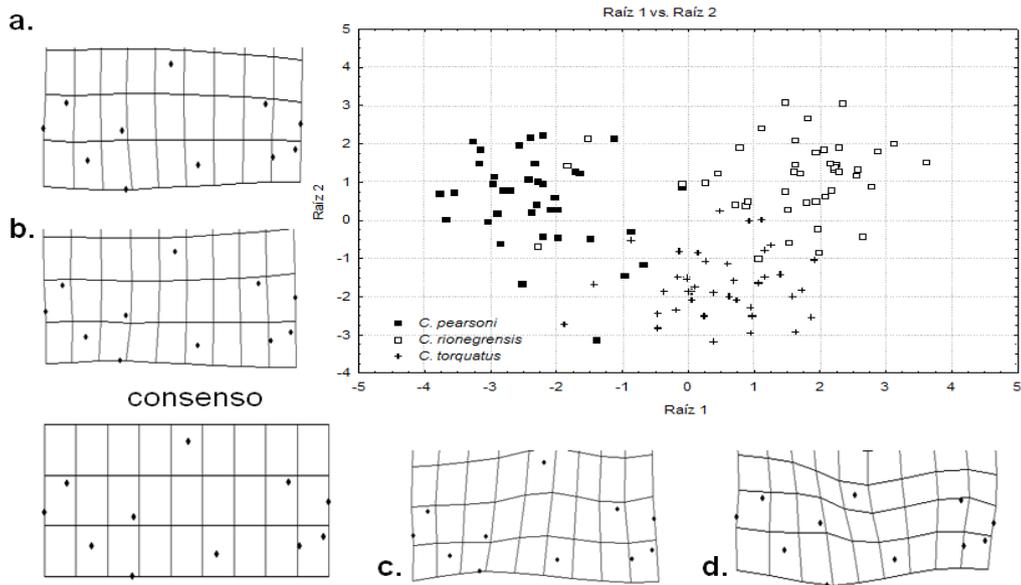
### Mandíbula

Los cambios asociados a la forma de la vista dorsal de la mandíbula se pueden observar en la figura 7, en la que se puede apreciar una clara separación entre las distintas especies. A lo largo de los valores negativos de la Raíz 1 se observan los

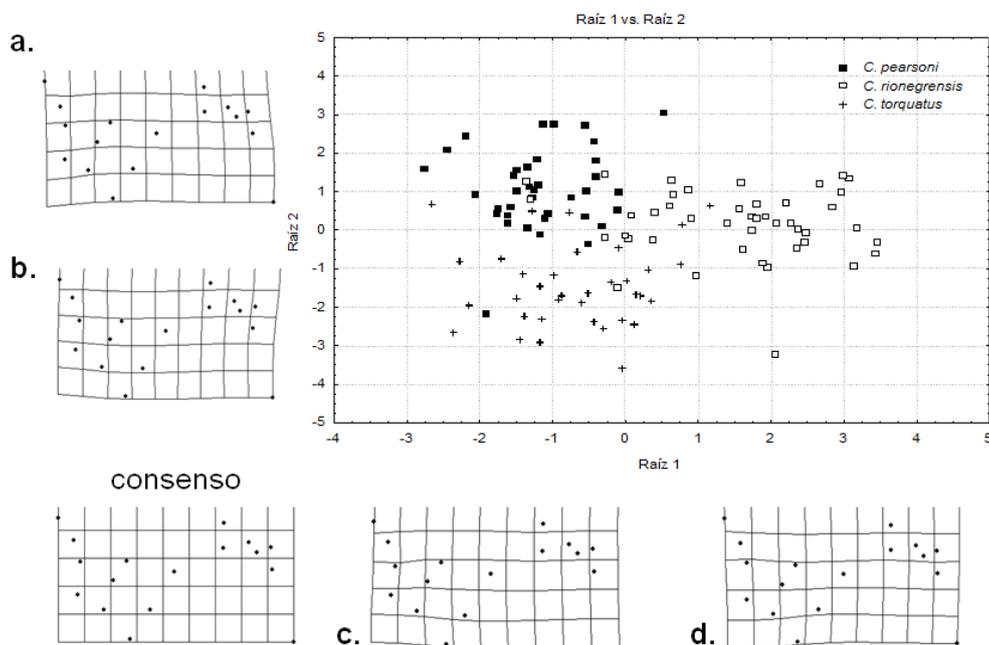
especímenes de *C. pearsoni* con una pronunciada deformación postero-lateral derecha en marco anatómico 11, lo cual indica un gran desarrollo de la región masetérica. Además, se visualiza el desvío posterior del marco anatómico 2 y anterior del 4 representando una disminución en el largo de la sínfisis mandibular. *C. rionegrensis* a lo largo de los valores positivos de la misma variable, presenta deformaciones exactamente opuestas a las anteriormente descritas. A pesar de que la Raíz 2 no presenta notorias deformaciones, a lo largo de los valores negativos se observa un menor desarrollo de la región masetérica en *C. torquatus*, deformaciones opuestas ubican a *C. rionegrensis* a lo largo de los valores positivos. Estas deformaciones pueden observarse en la Figura 7.

La matriz de clasificación para la vista dorsal de mandíbula muestra un porcentaje de individuos clasificados correctamente de 89,2. Por otro lado, las distancias cuadradas de Mahalanobis muestran valores no muy alejados entre las distintas especies. La menor variabilidad en la forma ocurre entre individuos *C. torquatus* y *C. rionegrensis*, y la mayor entre las especies *C. rionegrensis* y *C. pearsoni*.

En los análisis de función discriminante no se han percibido cambios en la forma para la vista lateral de mandíbula (Fig.8). El porcentaje de individuos correctamente clasificado fue de 88,1%. Las distancias cuadradas de Mahalanobis expresan valores muy próximos entre las distintas especies con un nivel de significancia  $p < 0,001$ .



**Fig. 7.** Raíz 1 vs. Raíz 2 de función lineal discriminante realizado para matriz de deformaciones parciales entre individuos de las distintas especies, para la vista dorsal de mandíbula. Gradillas a. y b. representan las deformaciones positivas y negativas, respectivamente, de Raíz 2. Gradillas c. y d. representan las deformaciones positivas y negativas, respectivamente, de Raíz 1. Valor estadístico de Lambda de Wilks 0,110 ( $p < 0,001$ ).

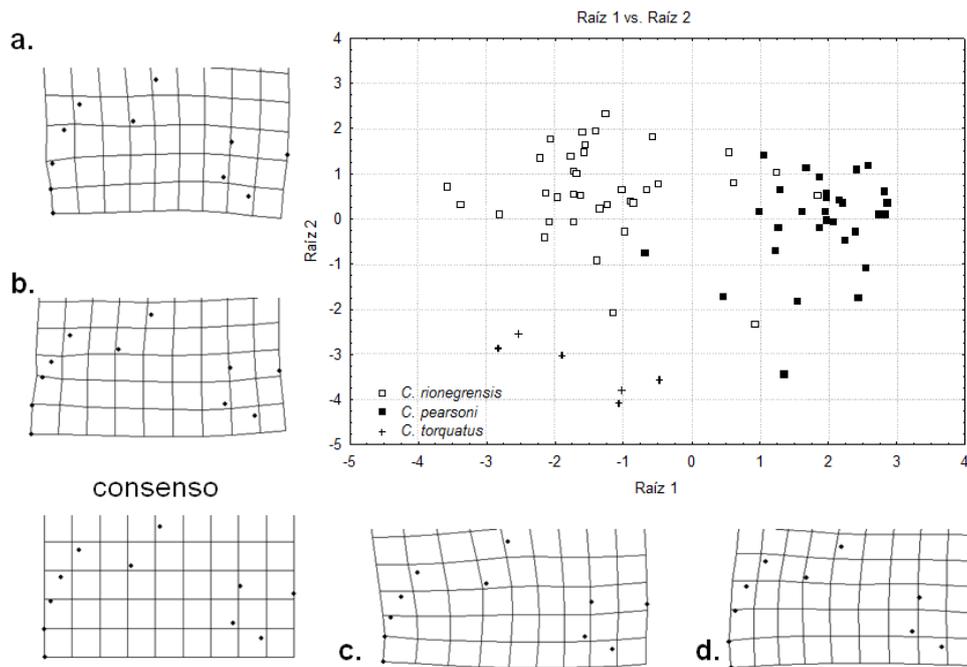


**Fig. 8.** Raíz 1 vs. Raíz 2 de función lineal discriminante realizado para matriz de deformaciones parciales entre individuos de las distintas especies, para la vista lateral de mandíbula. Gradillas a. y b. representan las deformaciones positivas y negativas, respectivamente, de Raíz 2. Gradillas c. y d. representan las deformaciones positivas y negativas, respectivamente, de Raíz 1. Valor estadístico de Lambda de Wilks 0,197 ( $p < 0,001$ ).

### Miembro anterior derecho

Los análisis de función discriminante realizados sobre la escápula indican una clara separación de grupos (Fig. 9). A lo largo de los valores negativos de la Raíz 1 *C. rionegrensis* presenta desvíos medio-distal de marcos anatómicos 4 y 5, próximo-lateral de 2 y 1, y lateral del 6. Estas deformaciones indican una disminución en el tamaño de la fosa infraespinosa de la escápula. Por otro lado, los valores positivos de la variable muestran resultados exactamente opuestos para individuos *C. pearsoni*. A lo largo de los valores negativos de la variable 2 la pequeña muestra de *C. torquatus* muestra leves desvíos de marcos anatómicos 3 y 10 de forma próximo-lateral, el número 11 de forma próximo-medial y el 7 latero-distal. Estos resultados permiten observar una disminución en el tamaño de la fosa supraespinosa y la pronunciación de la curvatura del margen superior del cuello escapular. Sobre la región positiva de la misma variable se observa la forma opuesta a la anterior en individuos *C. rionegrensis*.

La matriz de clasificación expresa un total de individuos correctamente clasificado del 91,7% aproximadamente. Por otro lado, las distancias cuadradas de Mahalanobis menor se muestra entre individuos de *C. pearsoni* y *C. rionegrensis*, siendo la más precisa debido al número de muestras equitativo entre ambas.



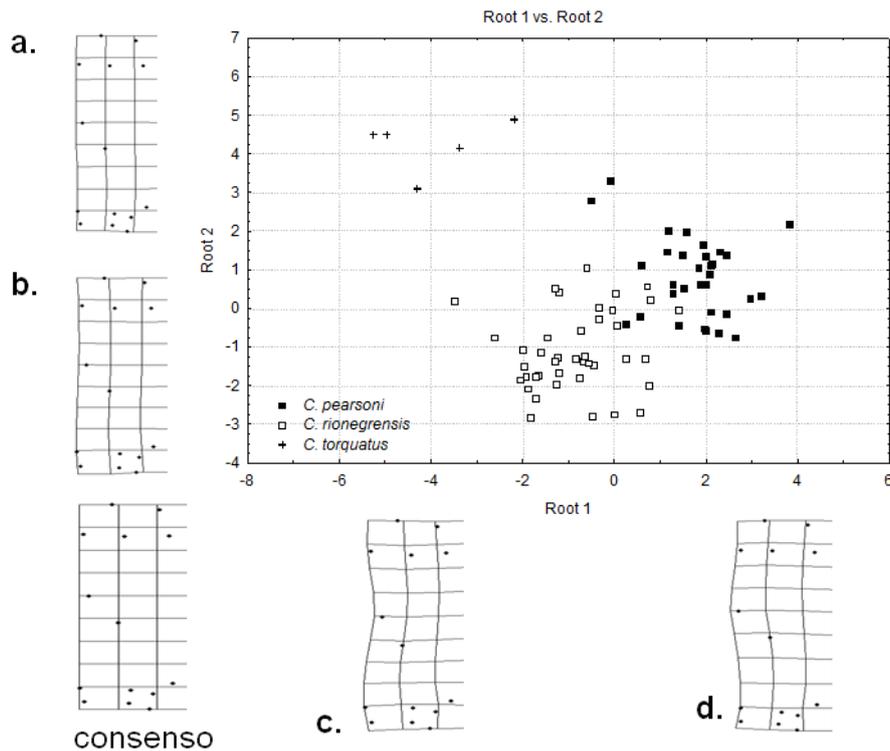
**Fig. 9.** Raíz 1 vs. Raíz 2 de función lineal discriminante realizado para matriz de deformaciones parciales entre individuos de las distintas especies, para escápula. Gradillas a. y b. representan las deformaciones positivas y negativas, respectivamente, de Raíz 2. Gradillas c. y d. representan las deformaciones positivas y negativas, respectivamente, de Raíz 1. Valor de Lambda de Wilks 0,130 ( $p < 0,001$ ).

Para el húmero los análisis de variables canónicas y deformaciones parciales muestran a largo de los valores negativos del eje 1 deformaciones laterales de los marcos anatómicos 6 y 7 en *C. torquatus*. Estas deformaciones indican un tamaño reducido de la cresta deltopectoral en la superficie media del húmero. Los especímenes *C. pearsoni* se muestran a lo largo de los valores positivos con deformaciones exactamente opuestas a las detalladas anteriores (Fig.10).

**Tabla 3.** Matriz de clasificación y distancias de Mahalanobis al cuadrado para huesos post-craneales: escápula (a), húmero (b) y cúbito (c). En negrita se denotan las diferencias significativas entre las especies a  $p < 0,05$ , luego de la corrección de Bonferroni.

	Especie	% Correcto de clasificación	<i>C. pearsoni</i>	<i>C. rionegrensis</i>
a.	<i>C. pearsoni</i>	96,667	0,000	
	<i>C. rionegrensis</i>	86,111	<b>10,204</b>	0,000
	<i>C. torquatus</i>	100,000	<b>22,626</b>	<b>15,571</b>
	Total	91,667		
b.	<i>C. pearsoni</i>	93,750	0,000	
	<i>C. rionegrensis</i>	92,857	<b>10,419</b>	0,000
	<i>C. torquatus</i>	100,000	<b>44,847</b>	<b>38,511</b>
	Total	93,671		
c.	<i>C. pearsoni</i>	74,074	0,000	
	<i>C. rionegrensis</i>	85,714	2,910	0,000
	<i>C. torquatus</i>	50,000	5,723	6,015
	Total	78,788		

La clasificación correcta de individuos en los análisis de húmero fue del 93,7%. Para este hueso los individuos de *C. pearsoni* y *C. rionegrensis* muestran la mayor similitud en la forma expresada en distancias de Mahalanobis al cuadrado.

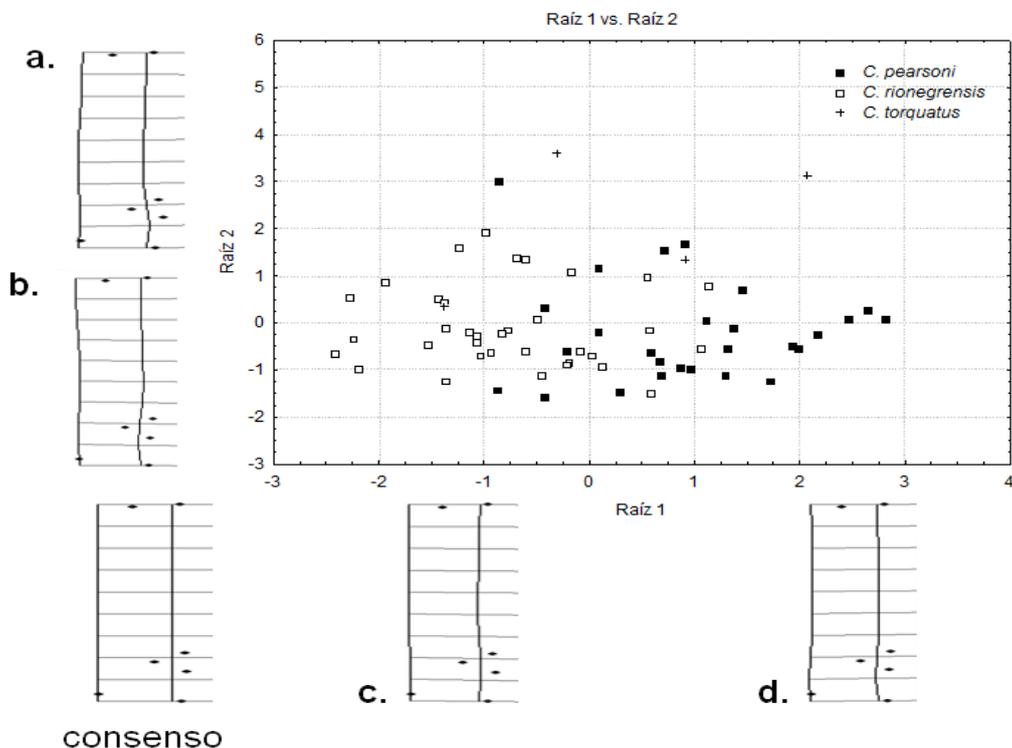


**Fig. 10.** Raíz 1 vs. Raíz 2 de función lineal discriminante realizado para matriz de deformaciones parciales entre individuos de las distintas especies para húmero. Gradillas a. y b. representan las deformaciones positivas y negativas, respectivamente, de Raíz 2. Gradillas c. y d. representan las deformaciones positivas y negativas, respectivamente, de Raíz 1. Valor estadístico de Lambda de Wilks 0,085 ( $p < 0,001$ ).

Los análisis de función discriminante para las muestras óseas de cúbito (Fig.12) no muestran una definida separación entre las especies con respecto a las Raíces, por lo que no ha sido posible identificar a qué especies pertenece cada cambio particular en la forma del hueso. Además, los cambios detectados en la forma del cúbito fueron poco perceptibles en comparación con las otras piezas óseas. A lo largo de los valores negativos de la Raíz 1 es posible observar una pequeña disminución en el ancho del proceso olecranon. Los valores positivos de este eje representan desvíos exactamente opuestos a los anteriores. Por otro lado, la Raíz 2 presenta deformaciones que resultan en modificaciones de la curvatura media del cúbito, siendo más pronunciada a lo largo

de los valores negativos de esta variable, y de forma opuesta a lo largo de los valores positivos.

Se clasificó correctamente el 78,8% de los individuos. Teniendo en cuenta el bajo número de *C. torquatus* igualmente se clasificó sólo un 50% de estos. Las distancias de Mahalanobis describen la mayor similitud en la forma para individuos *C. pearsoni* y *C. rionegrensi*, mientras que la menor similitud ocurre entre esta última y *C. torquatus*.



**Fig. 12.** Raíz 1 vs. Raíz 2 de función lineal discriminante realizado para matriz de deformaciones parciales entre individuos de las distintas especies, para cúbito. Gradillas a. y b. representan las deformaciones positivas y negativas, respectivamente, de Raíz 2. Gradillas c. y d. representan las deformaciones positivas y negativas, respectivamente, de Raíz 1. Valor estadístico de Lambda de Wilks 0,448 ( $p < 0,1$ ).

### Materiales generadores de suelos en áreas de muestreo

Los principales sedimentos generadores de suelo para las regiones a las que pertenecían las muestras de *C. pearsoni* fueron: limo-arcillosos a areno-gravillosos en Limetas (Colonia), arenas y sedimento areno-arcilloso en Solís (Maldonado). Además, ambas regiones cuentan con nula pedregosidad en la composición del suelo. Las coordenadas geográficas de estas localidades se pueden observar en la Tabla 1. Sobre las costas del Departamento de San José los principales sedimentos son limo-arcillosos hasta areno-gravillosos con nula pedregosidad.

De forma general, ya que no se cuenta con las coordenadas geográficas exactas para las muestras de *C. torquatus*, se señalan los materiales generadores de suelo para los Departamentos de los que provienen. Tacuarembó cuenta con suelos arenosos y limo-arcillosos en la zona centro, hacia el este el sustrato está constituido por removilizaciones de ladera (limoso a arenoso) con moderada pedregosidad. Hay ausencia de clastos en la zona sur del Departamento, ocurriendo lo contrario en la región oeste donde el sustrato basáltico y limo-arcilloso tiende a ser de moderadamente pedregoso a pedregoso. Hacia el norte, el suelo de Tacuarembó presenta sedimento arenoso y basáltico moderadamente pedregoso.

La zona centro del Departamento de Cerro Largo cuenta con sedimentos limo-arcillosos modificándose el registro hacia el este y oeste donde se señala sedimentos areno-arcillosos, y al sur basamento cristalino. En la mayor parte de su superficie la pedregosidad es nula tendiendo a moderada al centro y sureste.

Todo el territorio de Lavalleja registra presencia de basamento cristalino como uno de los principales materiales generadores de suelo y sedimentos limo-arcillosos con

presencia de sedimentos areno-gravosos hacia el sur, y removilizaciones de granitos hacia la región norte. La pedregosidad en todo el territorio fluctúa en un gradiente de ligera a moderada, excepto el suroeste del departamento que presenta suelos pedregosos.

Salto presenta basalto en toda su superficie, principalmente con recubrimiento limo-arcilloso en la región centro y sedimentos de texturas heterogéneas con niveles de cantos, sedimentos limo-arcillosos y removilizaciones con moderada pedregosidad al noroeste, volviéndose pedregoso al este. Además, sedimentos limo-arcillosos con moderada pedregosidad en el sureste, aumentando la presencia de arcilla al suroeste en regiones próximas a costas del Río Uruguay, donde el suelo carece de pedregosidad. Al oeste del Departamento se registran sedimentos limo-arcillosos y removilizaciones, donde los niveles de pedregosidad fluctúan de ligeros a moderados; hacia el norte aumenta el tamaño del grano registrándose sedimentos arcillo-arenosos y arenosos con niveles de cantos. El norte del Departamento presenta escasa a moderada pedregosidad en sedimentos limoso-arcillosos y aluviones de basalto.

La pedregosidad aumenta en el territorio que comprende el Departamento de Paysandú, llegando a altos niveles en el centro y gran porcentaje de su superficie, excepto en la región norte donde es nula. Los principales materiales generadores de suelo registrados para el este y parte del centro del departamento son sedimentos limo-arcillosos, aluviones de basalto y removilizaciones. Sin embargo, en la región centro-oeste se registran sedimentos areno-francosos y francos, aumentando presencia de arena hacia el norte del Departamento. La frontera entre los

Departamentos de Paysandú y Río Negro se caracteriza por el registro de sedimentos arcillo-arenosos a sedimentos limosos con niveles calcáreos de nula pedregosidad.

El centro del Departamento de Río Negro presenta sedimentos arenosos-francos, francos y limo-arcillosos de nula pedregosidad. El este del territorio cuenta con sedimentos limo-arcillosos a basálticos ligeramente pedregosos, esta pedregosidad aumenta hacia el sureste en sedimentos francos y areniscas. En el área que comprende las costas del Río Uruguay se registran sedimentos limo-arcillosos de nula pedregosidad. Para la región oeste del Departamento se registran sedimentos areno-arcillosos de ligera pedregosidad la cual aumenta hacia el norte en sedimentos de basalto y recubrimiento limo-arcilloso. En la región geográfica al suroeste del Departamento de Río Negro en la que habita la especie *C. rionegrensis* (coordenadas geográficas en Tabla 1) se registran como principales materiales generadores del suelo sedimentos limo-arcillosos, presentando nula pedregosidad.

Por otro lado, mediante datos más precisos obtenidos de investigadores con experiencia en coleccionar *Ctenomys* en Uruguay (Enrique Lessa pers. com.), se corrobora que los tucu-tucus ocupan sólo una mínima fracción de los suelos, típicamente arenosos, excepto algunas poblaciones de *C. pearsoni*, como por ejemplo en Limetas (Colonia).

## Discusión

La descripción geométrica de la forma mediante deformaciones parciales y análisis de variables canónicas ha demostrado que cada hueso muestra variabilidad morfológica entre las especies analizadas permitiendo identificar los cambios de forma en cada una de ellas. Los principales cambios observados para *C. torquatus* han sido el alargamiento anterior del hueso escamoso sobre frontales y la disminución de tamaño de la fosa supraespinosa de la escápula. Las variaciones más importantes para *C. rionegrensis* incluyen el alargamiento del hueso escamoso hacia el arco zigomático. La sutura entre maxilar y yugal presenta un aumento de longitud, prolongándose ventralmente el maxilar sobre el yugal, y dorsalmente el yugal sobre el maxilar. Además, la escápula de *C. rionegrensis* presenta una disminución en el tamaño de la fosa infraespinosa. *C. pearsoni* presenta mayores diferencias en la forma de los huesos analizados. La bulla timpánica se desplaza posteriormente junto con la unión de las crestas parietales y occipitales; el ancho del hueso yugal presenta una pequeña disminución anteriormente, además se observa un importante aumento de la región masetérica en la mandíbula. El húmero en *C. pearsoni* muestra un importante aumento en el tamaño de la cresta deltopectoral.

## Cráneo

Las tres vistas del cráneo proveen claras perspectivas de la variación en la forma craneal y su organización entre las distintas especies de *Ctenomys* analizadas. La vista dorsal describe la variación morfológica con respecto a distintas formas del hueso

escamoso. Este hueso sirve como punto de origen para el músculo temporal, puede ser relativamente grande en este género extendiéndose sobre huesos adyacentes (Stein, 2000). En *C. torquatus* el hueso escamoso se extiende anteriormente sobre frontales, y en *C. rionegrensis* lo hace lateralmente hacia el arco zigomático, por lo que puede inferirse una reformación ósea que permite ampliar el área de origen del músculo temporal. El cierre de la mandíbula es producido primariamente por el músculo masetero y secundariamente por el músculo temporal (Verzi & Olivares, 2006), por lo que se puede inferir que en ambas especies se ha aumentado la eficiencia biomecánica del músculo que posiciona la mandíbula. Esta modificación puede asociarse a una mejor fijación de la mandíbula cuando los incisivos son enterrados en el sustrato, al realizar movimientos de subida y bajada de la cabeza para disgregar porciones de suelo. Por otra parte, podría asociarse con el aumento en la eficiencia de la línea de acción de los molares durante la molienda de alimentos.

La vista lateral del cráneo muestra una serie de caracteres óseos particulares en *C. pearsoni* entre los que se encuentra el desvío posterior de bula timpánica y unión de crestas occipitales y parietales. Este cambio tan preciso de la forma requeriría análisis morfológicos y funcionales detallados de regiones media y posterior del cráneo ya que la mecánica mandibular restringe el tamaño y forma de la bula timpánica (Verzi & Olivares, 2006). Cuando el cóndilo articula está limitado por el contacto entre la vaina alveolar de incisivos inferiores y la porción anterior de la bula (Verzi & Olivares, 2006), razón por la que en *C. pearsoni* pudiera ocurrir una modificación articular de mandíbula que resultara en la deformación de la región de bula timpánica y región posterior del cráneo. Además, la inclinación postero-dorsal de las crestas occipitales comprende el refuerzo de inserciones de músculos robustos del cuello, lo cual refleja

un importante rol de la musculatura de movimientos de la cabeza y estabilización del cuello. Esta característica podría estar impuesta por la historia filogenética de la especie y por funciones como locomoción o hábitos de forraje. Esta especie habita en suelos arenosos, característica que presupone llevar a cabo un modo de excavación con los miembros anteriores (Lessa & Thaeler, 1989; Bacigalupe et al., 2002), de lo que se podría deducir que en ciertas ocasiones hace uso de los incisivos para excavar.

En roedores, la porción anterior del arco zigomático está formada por el hueso maxilar. En *Ctenomys rionegrensis* la sutura entre maxilar y yugal se prolonga alargando el arco zigomático; esto permite incrementar el tamaño y superficie de inserción del músculo masetero (Mora et al., 2003). El aumento de tamaño de la musculatura masetérica genera cambios en el brazo de palanca lo cual se asocia al aumento en el rendimiento mecánico del músculo en el cierre mandibular.

### Mandíbula

La mandíbula de los roedores subterráneos es un excelente modelo para estudios de patrones y procesos de evolución morfológica debido a las demandas funcionales de alimentación y excavación a las que está sometida (Álvarez et al., 2010). En el presente análisis no se ha determinado variación morfológica inter-específica para la vista lateral de la mandíbula. En cambio, la vista dorsal presenta una definida separación de las especies de acuerdo a la variabilidad morfológica. *C. pearsoni* presenta gran desarrollo de la cresta masetérica dado por un aumento en el ancho mandibular. Esto se traduce en el incremento del área de inserción del músculo masetero implicado en el cierre mandibular (Vassallo, 1998; Stein, 2000; Olivares et al., 2004; Verzi & Olivares,

2006), o sea, en los poderosos golpes de masticación y mordida de los incisivos (Cardini & Tongiorgi, 2003). La hipertrofia del *m. masetero lateralis* se asocia con la producción de mayores fuerzas en la extremidad de los incisivos (Olivares et al., 2004). Es necesario tener en cuenta que la especialización de los músculos mandibulares para la excavación se ve influenciada por otra función importante que estos llevan a cabo, la masticación (Lessa & Thaeler, 1989; Olivares et al., 2004). Por lo que el aumento en la eficiencia mecánica de los incisivos podría deberse a una diferencia en la alimentación de *C. pearsoni* ya que habita en suelos arenosos, y como se ha mencionado se caracterizaría por escavar preferentemente con los miembros anteriores, haciendo uso de incisivos con una frecuencia menor.

#### Huesos post-craneales

La morfología escapular responde a la combinación de la influencia filogenética y factores funcionales (Morgan, 2008). Los requerimientos funcionales en este caso particular incluyen la estabilidad de los hombros y el movimiento de la escápula al momento de escavar. La escápula puede ser un retransmisor de los músculos torácicos particularmente en los movimientos de excavación, en los que éstas regiones trabajan sinérgicamente (Ventura & Gotzens, 2005). Las diferencias en la forma de la cara dorsal de la escápula en *C. rionegrensis* y *C. torquatus* refleja diferentes posiciones musculares, así como de la magnitud y dirección de fuerzas que estos ejercen (Hildebrand, 1985; Morgan, 2008). Los diferentes tamaños en las fosas infraespinosa y supraespinosa proveen cambios en las inserciones de los músculos involucrados en rotación y traslación de la escápula. Este hueso se encuentra sujeto a altos niveles de

estrés mecánico (Ventura & Gotzens, 2005) lo que conlleva a distintas disposiciones en los músculos escapulares (Stein, 2000). La disminución de la fosa infraespinosa en *C. rionegrensis* indica un menor desarrollo del músculo infraespinoso, rotador externo y estabilizador del húmero. Por otro lado, la disminución de la fosa supraespinosa en *C. torquatus* se asocia a un menor desarrollo del músculo supraespinoso, el cual ayuda a estabilizar la articulación del hombro, manteniendo la cabeza del húmero presionada firmemente contra la cavidad glenoidea de la escápula. Estas relaciones entre las distintas estructuras de las fosas escapulares y los músculos que las ocupan no indican el incremento de ventajas biomecánicas en fuerzas y movimientos seleccionados durante la excavación. De esta manera, es posible inferir que en ambas especies no se han desarrollado patrones mio-esqueléticos relacionados directamente con un modo primario de excavación con miembros anteriores.

Los miembros anteriores de los organismos especializados en excavar con ellos constituyen un sistema mecánico mio-esquelético adaptado para producir grandes fuerzas de extensión en articulaciones de hombros y codos (Steiner-Souza et al., 2010). Particularmente el húmero provee información precisa sobre adaptaciones funcionales ya que proporciona resistencia a las cargas impuestas por el suelo, por ejemplo el proceso deltoideo más distal ofrece mayor ventaja mecánica para los músculos del miembro anterior (Morgan & Verzi, 2006). El desarrollo de tuberosidades en el húmero responden a fuertes inserciones musculares y a la palanca ejercida a lo largo de la línea de acción de los músculos principales del miembro anterior que reflejan su participación en la excavación (Milne et al., 2008; Stein 2000). Uno de los pasos adaptativos más importantes en la forma del húmero de mejor ajuste para la excavación es el desarrollo de la cresta deltopectoral en la parte media del húmero

para la fijación de pectoral y deltoides, importantes músculos estabilizadores (Vizcaíno, 2004), extensores (Steiner-Souza et al., 2010) y flexores del brazo (Elissamburu & Vizcaíno, 2004; Lessa et al., 2008). Steiner-Souza et al. (2010) describe siete músculos en la región media de este hueso (incluyendo músculos con más de un origen de inserción): tres forman parte del grupo de los hombros y pectorales, y cuatro pertenecen al grupo del codo y brazo. Particularmente, en el primer grupo se ubican las inserciones del músculo flexor *M. pectoralis major* y parte del complejo *M. cutáneos maximus*, ambos involucrados en la retracción del brazo. Una parte del *M. brachialis* se origina en el extremo de la cresta deltopectoral, el cual es parte del grupo flexor del codo. Stein (2000) justifica el aumento de tamaño en la cresta deltopectoral con el reforzamiento de inserciones del músculo deltoides, el cual tiene varias funciones relacionadas con el hombro: flexión-extensión, abducción-aducción y rotación interna y externa. *C. pearsoni* presenta un gran desarrollo de la cresta deltopectoral lo cual se corroboraría con una marcada especialización para escavar con miembros anteriores.

Por otro lado las características del cúbito indican que las adaptaciones para excavar parecen ser bastante simples en este hueso ya que no presentan cambios tan evidentes de la forma como en las otras piezas óseas. En el proceso olecranon se insertan los músculos dorsoepitrocLEARIS y tríceps (Elissamburu & Vizcaíno, 2004; Milne et al., 2008), más precisamente las cabezas larga y lateral de este último complejo muscular (Stein, 2000). El grupo *tríceps branchii* forma parte del sistema extensor del codo (Steiner-Souza et al., 2010) junto con el músculo dorsoepitrocLEARIS (Elissamburu & Vizcaíno, 2004), involucrados en la disociación de partículas de suelo durante la excavación (Steiner-Souza et al., 2010). Las proporciones del olecranon se asocian con

el desarrollo de fuerzas para escavar más que con la velocidad en la locomoción (Elissamburu & Vizcaíno, 2004). Algunos estudios han comprobado que el área de inserción de estos músculos está dada por la longitud del olecranon (Stein, 2000; Milne et al., 2008) y por el ancho relativo del cúbito (Elissamburu & Vizcaíno, 2004). De esta manera la pequeña disminución en el ancho del proceso olecranon indicaría una sutil diferencia de fuerzas que algunos animales ejercen contra el suelo. Ya que no es posible visualizar la separación de las especies para este hueso, se infiere que el cúbito está sometido a niveles similares de estrés mecánico en cada una de ellas y que la pequeña disminución en el área de inserción muscular es parte de la variabilidad inter e intra específica de las especies.

#### Influencia de propiedades edafológicas

Como se ha mencionado anteriormente, los patrones comportamentales de excavación en cada especie se relacionan generalmente en forma directa con las características y morfología del sustrato en el que habita. El tamaño de las partículas de los sedimentos influye en varias propiedades del suelo incluyendo su densidad y su compactación (Jackson et al., 2007).

Los análisis de variación estructural en especies del género *Ctenomys* en Uruguay muestran dos ejes de adaptaciones en su aparato excavador. Por un lado, de forma claramente definida *C. pearsoni* muestra adaptaciones para excavar preferentemente con sus miembros anteriores en suelo no compactado como lo es la arena. Además, presenta modificaciones en la musculatura mandibular masetérica lo cual podría relacionarse a la dentoexcavación o con patrones comportamentales de forrajeo.

En el caso contrario, *C. torquatus* se encuentran en suelos de mayor dureza y compactibilidad y presencia de pedregosidad. Esta especie junto a *C. rionegrensis*, presentan modificaciones craneales que podrían estar asociadas a la remoción de sustrato con los dientes. Al mismo tiempo, las formas escapulares no indican demandas funcionales que resulten en cambios de la arquitectura musculo-esquelética para excavar con los miembros anteriores. Estas características permiten inferir que ambas especies llevarían a cabo la combinación de incisivos y miembros delanteros durante la excavación.

## Conclusiones y perspectivas

La técnica Morfometría Geométrica aplicada en el análisis cuantitativo de la morfología del género *Ctenomys* en Uruguay ha proporcionado la sensibilidad suficiente para detectar la variación inter-específica de las estructuras óseas. Además, los análisis de funciones discriminantes provistos por deformaciones parciales y análisis de variables canónicas, han sido descriptores geométricos muy precisos. De esta manera, la utilización de Morfometría Geométrica en investigaciones biológicas en esta línea puede seguir siendo explorada combinando métodos geométricos y de estadística multivariada.

Las características ecológicas dadas por las propiedades de los sedimentos en que habita cada una de las especie son datos útiles al momento de describir las adaptaciones en el aparato excavador de estos organismos. De igual manera, la determinación precisa del grado de dureza del suelo estaría dada por condiciones

ambientales locales además de las características de los sedimentos generadores. En próximos estudios sería necesario ampliar el conocimiento sobre el suelo de cada lugar de muestreo conociendo los puntos de colecta y llevar a cabo un análisis detallado de las condiciones de humedad y cobertura vegetal que podrían influir en la compactación y dureza del sustrato.

Por último, las tres especies de *Ctenomys* en Uruguay muestran adaptaciones morfológicas en su aparato excavador para desarrollar una combinación de modos de excavación.

## Bibliografía

Adams, D.C. & Rosenberg, B., 1998. Partial Warps, Phylogeny, and Ontogeny: A Comment on Fink and Zelditch (1995). *Syst. Biol.* 47 (1):168-173.

Altuna, C.A., 1991. Microclima de cuevas y comportamientos de homeostasis en una población del grupo *Ctenomys pearsoni* del Uruguay (Rodentia, Octodontidae). *Bol. Soc. Zool Uruguay*. 2º época. 6:35-46.

Altuna, C.A., Izquierdo, G. & Tassino, B., 1993. Análisis del comportamiento de excavación en dos poblaciones del complejo *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Octodontidae). *Bol. Soc. Zool Uruguay*. 2º época. 8:275-282.

Altuna, C.A., Francescoli, G., Tassino, B. & Izquierdo, G., 1999. Ecoetología y conservación de mamíferos subterráneos de distribución restringida: el caso de *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Octodontidae) en el Uruguay. *Etología*. 7:47-54.

Altuna C.A. y Lessa E.P. 1985. Penial morphology in Uruguayan species of *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae). *Journal of Mammalogy*. 66:483-488.

Álvarez, A., Pérez, S.I. & Verzi, D.H., 2011. Ecological and phylogenetic influence on mandible shape variation of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricomorpha). *Biological Journal of the Linnean Society*. 102: 828-837.

Anderson, S., Yates, T. L. & Cook, J. A., 1987. Notes on Bolivian mammals, 4: the genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae) in the eastern lowlands. *Am. Mus. Novit.* 2891: 1–19.

Bacigalupe. L.D., Iriarte-Díaz, J. & Bozinovic, F., 2002. Functional Morphology and Geographic Variation in the digging apparatus of cururos (Octodontidae: *Spalacopus cyanus*). *Journal of Mammalogy*. 83(1):145-152.

Biknevicius, A.R., 1993. Biomechanical scaling of limb bones and differential limb use in caviomorph rodents. *Journal of Mammalogy*. 74: 95-107.

Bookstein, F.L., 1989. Size and shape: a comment on semantics. *Syst. Zool.* 38: 173-180

Bookstein, F.L., 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. Pp. 435.

Bonferroni, C.E., 1936. *Teoria statistica delle classi e calcolo delle probabilidad*. Pubblicazioni del R Istituto Superiore de Scienze Economiche e Commerciali de Firenze. 8: 3-62.

Buffenstein R., 2000. Ecophysiological Responses of Subterranean Rodents. En Life underground: the biology of subterranean rodents (Lacey, E.A, Patton, J.L. & Cameron, G.N., eds). The University of Chicago Press, Chicago y Londres. Pag. 62-110.

Burda, H., Sumner, R. & Begall, S., 2007. Microclimate in Burrows of Subterranean Rodents-Revisited. En Subterranean Rodents: News from Underground (Begall, S., Burda, H. & Schleich, C.E., eds.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Pag. 21-34.

Bush, C., Antinuchi, C.D., del Valle, J.C., Kittlein, M.J., Malizia, A.I., Vassallo, A.I. & Zenuto, R.R., 2000. Population Ecology of Subterranean Rodents. En Life underground: the biology of subterranean rodents (Lacey, E.A, Patton, J.L. & Cameron, G.N., eds). The University of Chicago Press, Chicago y Londres. Pag. 183-226.

Cameron, G.N., 2000. Community Ecology of Subterranean Rodents. En Life underground: the biology of subterranean rodents (Lacey, E.A, Patton, J.L. & Cameron, G.N., eds). The University of Chicago Press, Chicago y Londres. Pag. 227-254.

Califra, A., Petraglia, C., Perdomo, J., de los Heros, M. & Molfino, J.M., 1994. Compendio Actualizado de Información de Suelos de Uruguay. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, Dirección de Recursos Renovables Naturales, División Suelos y Agua. Carta en versión digitalizada.

Cardini A. & Tongiorgi, P., 2002. Yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*) "in the shape space" (Rodentia, Sciuridae): sexual dimorphism, growth and allometry of the mandible. *Zoomorphology* (2003) 122:11-23.

Contreras, L.C., 1990. Thermoregulation and Energetics in Subterranean Mammals. En Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular Levels (Nevo, E. & Reig, O.A., eds). Wiley-Liss, Nueva York. Pag. 231-250.

Cook JA, Anderson S & TL Yates. 1990. Notes on Bolivian mammals. 6. The genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae) in the eastern highlands. American Museum Novitate, 2980:1-27.

D'Anatro, A. y Lessa, E.P, 2006. Geometric morphometric analysis of geographic variation in the Río Negro tuco-tuco, *Ctenomys rionegrensis* (Rodentia: Ctenomyidae). Mammalian Biology. 71, 288-298.

D'Anatro, A. & D'Elía, G., 2011. Incongruent patterns of morphological, molecular, and karyotypic variation among populations of *Ctenomys pearsoni* Lessa and Langguth, 1983 (Rodentia, Ctenomyidae). Mammalian Biology 76:36-40.

D'Elía, G., Lessa, E. P. & Cook, J. A., 1998. Geographic structure, gene flow and maintenance of melanism in *Ctenomys rionegrensis* (Rodentia: Octodontidae). Z. Säugetierkunde. 63: 285-296.

D'Elía, G., Lessa, E. P. & Cook, J. A. 1999. Molecular Phylogeny of Tuco-Tucos, Genus *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae): Evaluation of the mendocinus Species Group and the Evolution of Asymmetric Sperm. Journal of Mammalian Evolution. Vol. 6 (1).

Dos Reis, S.F., Pessôa, L.M. & Strauss, R.E., 1990. Application of Size-free Canonical Discriminant Analysis to Studies of Geographic Differentiation. Rev. Brasil. Genet. 13 (3): 509-520.

Dos Reis, S.F., Duarte, L.C., Monteiro, L.R. & Von Zuben, F.J., 2002. Geographic Variation Cranial Morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). I. Geometric Descriptors and Patterns of Variation in Shape. *Journal of Mammalogy*, 83(2):333-344.

Dryden, I.L. & Mardia, K.V., 1998. Análisis estadístico de forma. Wiley.

Francescoli, G., 2000. Sensory Capabilities and communication in subterranean Rodents. En *Life underground: the biology of subterranean rodents* (Lacey, E.A, Patton, J.L. & Cameron, G.N., eds). The University of Chicago Press, Chicago y Londres. Pag. 111-144.

Elissamburu, A. & Vizcaíno, S.F., 2004. Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodents: Caviomorpha). *J. Zool., Lond.* 262: 145-159.

Endler J.A., 1986. *Natural Selection in the wild*. Princeton: Princeton University Press.

García Esponda, C.M., Moreira, G.J., Justo, E.R. & De Santis, L.J.M., 2009. Análisis de la variabilidad craneométrica en *Ctenomys talarum* (Rodentia, Ctenomyidae).

Mastozoología Neotropical, Mendoza, Argentina. Sarem.

González López-Valcárcel, B., 1991. Análisis multivariante. Aplicaciones en el ámbito sanitario. Editorial SG. Barcelona. 247 páginas.

González, E.M., 2001. Guía de campo de los mamíferos del Uruguay. Introducción al estudio de los mamíferos. Vida Silvestre. Montevideo. 339 páginas.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T., and P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)

Hildebrand M., 1985. Digging of quadrupeds. En Hildebrand M., Bramble D.M., Liem K.F., Wake D.B. editores, *Functional vertebrate morphology*. Harvard University Press, Massachusetts, pp. 89-109.

Jackson, C.R., Lubbe, N.R. Robertson, M.P., Setsaas, T.H., van der Waals, J. & Bennett, N.C., 2007. Soil properties and the distribution of the endangered Juliana's golden mole. *Journal of Zoology*. 274: 13-17.

Lacey E.A, Patton J.L and Cameron G.N., Editors, 2000. *Life underground: the biology of subterranean rodents*. The University of Chicago Press, Chicago y Londres. 449 páginas.

Lacey E.A, 2000. Spatial and Social Systems of Subterranean Rodents. En *Life underground: the biology of subterranean rodents* (Lacey, E.A, Patton, J.L. & Cameron, G.N., eds). The University of Chicago Press, Chicago y Londres. Pag. 257-296.

Lessa, E.P., 1990. Morphological evolution of subterranean mammals: integrating, structural, functional, and ecological perspectives. En *Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular Levels* (Nevo, E. & Reig, O.A., eds). Pag. 211-230.

Lessa, E.P. y Patton, J.L. 1988. Structural constraints, recurrent shapes, and allometry in pocket gophers (genus *Thomomys*). *Biological Journal of The Linnean Society of London*. 36:349-363.

Lessa, E.P. & Thaeler, C.S, JR, 1989. A reassessment of morphological specializations for diggin in pocket gophers. *Journal of Mammalogy*. 70 (4): 689-700.

Lessa, E.P., Vassallo, A.I., Verzi D.H. & Mora , M. S., 2008. Evolution of morphological adaptations for digging in living and extinct ctenomyid and octodontid rodents. *Biological Journal of The Linnean Society of London*. 95: 267-283.

McNeill, A., 1982. *Optima for Animal*. Princeton University Press ed. 1996.

Milne, N., Vizcaíno, S.F. & Fernicola, J.C., 2008. A 3D geometric morphometric analysis of digging ability in the extant and fossil cingulate humerus. *Journal of Zoology*, 2009. Pint ISSN 0952-8369.

Mora, M., Olivares, A.I. & Vassallo, A.I, 2003. Size, shape and structural versatility of the skull of the subterranean rodents *Ctenomys* (Rodentia, Caviomorpha): functional and morphological analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*. 78: 85-96.

Morgan, C.C., 2008. Geometric morphometrics of the scapula of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricognathi): Form, function and phylogeny. *Mammalian Biology*. 6: 497-506.

Morgan, C.C., & Verzi, D.H., 2006. Morhological diversity of the humerus of the South American subterranean rodent *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae). *Journal of Mammalogy*, 87(6):1252-1260.

Monteiro, L.R., & dos Reis, F.S., 1999. *Principios de Morfometria Geometrica*. Ribeirao Preto: Holos. 188 páginas.

Nevo E. 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Ann Rev Ecol Syst.* 10: 269- 308.

Nevo, E. & Reig, O.A., eds, 1990. Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular Levels. Progress in clinical and biological research. Vol. 335. Printed in United States of America.

Olivares, A.I, Verzi, D.H. & Vassallo, A.I., 2004. Masticatory morphological diversity and chewing modes in South American caviomorph rodents (family Octodontidae). *J. Zool., Lond.* 263: 167-177.

Reig, O.A, Busch, C., Ortells, M.O. & Contreras J.R., 1990. An overview of evolution, systematics, population biology, cytogenetics, molecular biology and speciation in *Ctenomys*. En Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular Levels (Nevo, E. & Reig, O.A., eds). Wiley-Liss, Nueva York. Pag. 71-96.

Reig, O.A. & Quintana, C.A., 1992. Fossil ctenomyine rodents of the genus *Eucelophorus* (Caviomorpha: Octodontidae) from the Pliocene and Early Pleistocene of Argentina. *Ameghiniana.* 29: 363-380.

Rohlf, F.J., 1990. Morphometrics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 299-316

Rohlf, F.J. & Marcus, L.F, 1993. A Revolution in Morphometrics. Reprinted from Trends in Ecology and Evolution. 8 (4):129-132

Sedláček, F., 2007. Adaptive Physiological Mechanisms in the Underground Dwellers. En Subterranean Rodents: News from Underground (Begall, S., Burda, H. & Schleich, C.E., eds.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2007. Pag. 13-20.

- Stein B.R., 2000. Morphology of Subterranean Rodents. En Life underground: the biology of subterranean rodents (Lacey, E.A, Patton, J.L. & Cameron, G.N., eds). The University of Chicago Press, Chicago y Londres. Pag. 19-61.
- Steiner-Souza, F., De Freitas T.R.O. & Cordeiro-Estrela, P., 2010. Inferring adaptation within shape diversity of the humerus of subterranean rodent *Ctenomys*. Biological Journal of the Linnean society. 100, 353-367.
- Tassino, B., 2006. Estructura poblacional y biología reproductiva del tucu-tucu de Río Negro (*Ctenomys rionegrensis*): relaciones entre el comportamiento y los procesos evolutivos. Tesis de Doctorado. PEDECIBA. 138 páginas.
- Tomasco, I. H. & Lessa, E.P., 2007. Phylogeography of the tuco-tuco: mtDNA variation and its implication for chromosomal differentiation. En The quintessential naturalist: honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson (Kelt, D. A., Lessa, E. P., Salazar-Bravo, J. A. & Patton, J. L. eds.). University of California Publications in Zoology. Pag. 859-882.
- Vassallo, A.I., 1998. Functional morphology, comparative behavior, and adaptation in two sympatric subterranean rodents genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Octodontidae). J. Zool., Lond. 244: 415-427.
- Ventura, J. & Gotzens, V., 2005. Prevalence of anomalies in the appendicular skeleton of a fossorial rodent population. Journal of Wildlife Diseases. 41 (4):728-734.
- Verzi, D.H. & Olivares, A.I., 2006. Craniomandibular joint in South American burrowing rodents (Ctenomiydae): adaptations and constraints related to a specialized mandibular position in digging. Journal of Zoology. 207: 488-501.

Zelditch, M.L, Swiderski, D.L. Sheets, H.D. & Fink, W.L., 2004. Geometric Morphometric for Biologist. Primera edición. Nueva York, NY: Elsevier Academic Press.

**Apéndice.** Especímenes de *C. pearsoni*, *C. rionegrensis* y *C. torquatus* analizados. Los ejemplares pertenecen a las colecciones del Museo de Historia Natural de Montevideo, Sección Zoología de Vertebrados y Sección Sistemática y Evolución de Facultad de Ciencias (UdelaR).

Solís: 192 CA, 198 CA, 200 CA, 201 CA, 202 CA, 219 CA, 220 CA, 226 CA, 227 CA, 229 CA, 231 CA, 242 CA, 243 CA, 245 CA, 247 CA, 263CA, 264 CA, 265 CA, 267 CA, 268 CA, 270 CA, 272 CA, 279 CA, 285 CA, 287 CA, 305 CA, 347CA, 349 CA, 360 CA, 365 CA, 367 CA, 714 ZVC. Limetas: Ev 1452, Ev 1457. San José: Ev 1649, Ev 1650, Ev 1654, Ev 1655, Ev 1656, Ev 1657.

Arrayanes: 132 CA. Las Cañas: 384 CA, 399 CA, 501 CA. La Tabaré: 752 ZVC, 755 ZVC, 760 ZVC, 761 ZVC, 762 ZVC, 763 ZVC, Ev. 1129, Ev. 1130, Ev 1132, Ev 1140, Ev 1142, Ev 1143, Ev 1146, Ev 1148, Ev 1149, Ev 1151, Ev 1156, Ev 1161, Ev 1166, Ev 1195, Ev 1203, Ev 1213, Ev 1224, Ev 1225, Ev 1256, Ev 1258, Ev 1260, Ev 1273. Est. El Javalí: Ev. 1079, Ev. 1123. Est. El Rincón: Ev 1786, Ev 1788, Ev 1987. Nuevo Berlín: Ev. 1114.

Tacuarembó: 65 CA, 66 CA, 743 CA. Río Negro: 656 CA, 653 CA, 418 GG, 447 GG, 190 JCG, 191 JCG, 434 JCG, 441 JCG, 478 JCG, 484 JCG, 462 JCG, 476 JCG, 513 JCG, 514 JCG, Ev 1779, Ev 1780. Salto: 1872, 1874, 1873, 443 GG, 452 GG, 453 GG, 454 GG, 23 JCG, 454 JCG, 459 JCG, 481 JCG, 482 JCG, 2265. Paysandú: 456 JCG, 458 JCG, 460 JCG, 474 JCG, 446 GG, 474 GG, 476 GG, 477 GG, 475 JCG, 480 JCG. Cerro Largo: 168 JCG, 549 JCG, 563 JCG. Lavalleja: 680, 734, 167 JCG, 1369.