



Estudio del brazo de momento del músculo masetero como *proxy* dietario en ungulados

Informe de Pasantía

Licenciatura en Ciencias Biológicas

Luciano Varela

Tutor: Richard A. Fariña

Montevideo. 2014

Índice

1 – Introducción	2
2 – Materiales y Métodos	6
2.1 - <i>Obtención de los datos</i>	6
2.2 - <i>Análisis descriptivos</i>	9
2.3 - <i>Análisis estadísticos</i>	9
2.4 - <i><u>Macrauchenia patachonica</u></i>	11
3 – Resultados	12
3.1 - <i>Análisis descriptivo</i>	13
3.2 - <i>Brazo de momento, dieta y hábitat</i>	16
3.3 - <i>Índice de hipsodoncia, dieta y hábitat</i>	19
3.4 - <i>Brazo de momento, índice de hipsodoncia y % de pasto</i>	22
3.5 - <i>Brazo de momento e índice de hipsodoncia</i>	26
3.6 - <i>Aplicación en <u>Macrauchenia patachonica</u></i>	29
4 – Discusión	30
4.1 - <i>Brazo de momento del músculo masetero</i>	30
4.2 - <i>Índice de hipsodoncia</i>	31
4.3 - <i><u>Macrauchenia patachonica</u></i>	32
5 – Consideraciones finales	33
6 – Bibliografía	35

1. Introducción

Ya ha sido demostrada por varios estudios la correlación existente entre la dieta y la morfología del cráneo, mandíbula, dentición y musculatura en gran variedad de grupos (Maynard Smith y Savage, 1959; Turnbull, 1976; Greaves, 1978; Moore, 1981; Finch, 1982; Schumacher, 1985; Witmer y Rose, 1991; Smith, 1993; Gambaryan y Kielan-Jaworowska, 1995).

En el caso de los ungulados, la clasificación propuesta por Hofmann y Stewart (1972) que agrupa tanto a perisodáctilos como artiodáctilos en distintas categorías (en base a la cantidad de pasto presente en su dieta), ha sido ampliamente utilizada para intentar entender cómo estas variaciones en la dieta de las distintas especies se relacionan con la morfología craneal (Solounias y Moelleken, 1993; Solounias *et al.*, 1995; Mendoza *et al.*, 2002).

Mendoza y Palmqvist (2008), utilizando dicha clasificación y otra basada en la cobertura arbórea de los ambientes, demostraron la incidencia de la dieta y el hábitat sobre determinados parámetros craneodentales. Dichos autores concluyen que la longitud anterior de la mandíbula y el índice de hipsodoncia son mayores en animales cuyo hábitat es más abierto y su alimento se encuentra más expuesto al polvo, mientras que un hocico más ancho caracteriza a aquellos animales que consumen grandes cantidades de pasto sin ser selectivos. De igual forma, se ha demostrado que en estos grupos el músculo más importante durante la masticación es el masetero (Turnbull, 1970) y estudios recientes (Clauss *et al.*, 2008a) demuestran que en los rumiantes la masa del músculo masetero se relaciona con el porcentaje de pasto en la dieta del animal, pues las especies pastadoras tienen un músculo masetero más grande (en relación a su masa corporal) que las ramoneadoras. En este aspecto, cabe destacar que existen varios estudios que indican una mayor dureza y tenacidad del pasto en base a sus mayores proporciones de fibra y haces vasculares (Clauss *et al.*, 2008b)

Mientras que en paleontología la medición de algunos parámetros craneodentales es relativamente sencilla en fósiles lo suficientemente bien preservados (Solounias *et al.*, 1988; Wall y Hauptman, 2001; Cassini *et al.*, 2011), la determinación de la masa del músculo o su área de sección transversal fisiológica (PCSA, por su nombre en inglés "*physiological cross-sectional area*") resulta imposible. Por este motivo, la reconstrucción del músculo por medio de su línea de acción y su brazo de momento como aproximación a la fuerza efectiva del músculo resulta una herramienta útil para ser utilizada en especies fósiles.

La mandíbula puede ser considerada como una palanca de tercera clase con su fulcro en la articulación temporomandibular. La potencia es ejercida por el músculo y la resistencia se encuentra en el punto de oclusión dental. El momento del masetero dependerá entonces tanto del PCSA del músculo como de su brazo de momento. Los brazos de momento de los músculos han sido ampliamente usados para comparar la fuerza efectiva de cada músculo y la fuerza relativa de mordida entre los mamíferos (Maynard Smith y Savage, 1959; Turnbull, 1970; Finch, 1982; Smith y Redford, 1990; Vizcaíno y Bargo, 1998; De Luliis *et al.*, 2000; Bargo, 2001; Bargo y Vizcaíno, 2008; Perry *et al.*, 2010). Pese a la gran cantidad de trabajos publicados sobre el tema, la eficacia del modelo no ha sido evaluada estadísticamente con tamaños de muestra considerables.

Por otro lado, el índice de hipsodoncia (HI) ha sido utilizado ampliamente como *proxy* dietario en ungulados durante los últimos años. La hipsodoncia hace referencia a la dentición de corona alta, muy frecuente en ungulados pero también presente en varios grupos como cingulados y pilosos (Bargo *et al.*, 2006), roedores y proboscidos (von Koenigswald, 2011). El índice se obtiene a partir del cociente entre la altura de la corona y el ancho de los molares (Janis y Ehrhardt, 1988). Este tipo de dentición ha sido asociado principalmente a dietas más abrasivas, en particular a dietas ricas en pastos debido al contenido de fitolitos en éstos, aunque esto ha sido discutido en años recientes (Sanson *et al.*, 2007; Clauss *et al.*, 2008b). Por otro lado, recientemente se ha planteado que el polvo en el ambiente y, por lo tanto, en el alimento, sería el principal responsable de dicha abrasión. Esto supondría que el índice de hipsodoncia indicaría en mejor medida el ambiente en el cual los organismos vivían ya que las cantidades de polvo son mayores en los ambientes más abiertos (Janis *et al.*, 2002; Mendoza & Palmqvist, 2008).

De esta forma, las especies de ungulados pueden ser agrupadas según el uso preferencial de diferentes ambientes en relación a la abertura de éstos (Mendoza y Palmqvist, 2008). En este caso la clasificación se centra en tres grandes grupos: organismos que habitan ambientes abiertos, como sabanas y desiertos (OH), organismos que habitan ambientes cerrados, como montes (CH) y un grupo conteniendo a aquellos organismos que habitan ambientes intermedios o diversos (MF).

En este sentido, la discusión sobre el valor del uso del índice de hipsodoncia como *proxy* para la determinación de la dieta o del ambiente de las especies estudiadas se ha ampliado en los últimos años (Damuth y Janis, 2011). En particular, Fraser y Theodor (2011) realizan una comparación entre los principales *proxies* dietarios utilizados en el estudio de los ungulados.

Los autores, que utilizan el análisis discriminante como método comparativo, concluyen que los *proxies* basados en el desgaste de la dentición (*microwear* y *mesowear*) y el índice de hipsodoncia son aquellos que clasifican correctamente al mayor porcentaje de las especies estudiadas. En este caso, es importante destacar que los autores no incluyen al brazo de momento del músculo masetero como *proxy* en su estudio.

Megafauna de América del Sur

La fauna pleistocena de América del Sur se caracteriza por la presencia de especies muy particulares, pertenecientes en varios casos a grupos de presencia exclusiva en el continente como los xenartros (pilosos y cingulados) y los meridiungulados (xenungulados, astrapoteros, notoungulados, litopternos y pirotorios) (Paula Couto, 1979; Fariña *et al.*, 2013). De igual forma, luego de la formación del istmo de Panamá, llegaron al continente representantes de otros grupos como félidos, cánidos, úrsidos, équidos y camélidos. El caso de los meridiungulados es de particular interés, ya que sus relaciones de parentesco tanto entre los grupos integrantes como con otros grupos de mamíferos aún se encuentran en debate, existiendo incertidumbre sobre su carácter como grupo natural. Entre ellos existen gran cantidad de formas convergentes con mamíferos actuales, sin embargo no existen especies emparentadas en la actualidad. Estas características peculiares dificultan en gran medida su estudio, por lo cual muchas de las especies pertenecientes a estos grupos permanecen poco estudiadas.

Macrauchenia patachonica

El orden Litopterna representa un clado muy abundante y diverso que alcanzó su máxima riqueza taxonómica durante el Mioceno (Bondesio, 1986), con formas cada vez más especializadas hacia el Plioceno antes de su extinción al final del Pleistoceno (Bond *et al.*, 1995). Entre ellos, la familia Macraucheniidae se caracteriza por especies de gran tamaño con una apariencia similar a la de los camélidos actuales (Fariña *et al.*, 1998; Bond, 1999).

Macrauchenia fue descrita por primera vez por Owen (1870) en base a huesos largos y vértebras colectadas por Darwin en Puerto San Julián en Santa Cruz, Argentina, en 1834. *M. patachonica*, la primera especie nombrada y la más conocida, presenta un escaso parecido a los camélidos actuales, pero la posición retrasada de sus aberturas nasales sugiere la presencia de una trompa. Sus restos se encuentran en sedimentos que cubren una gran distribución,

desde el sur de Chile hasta el norte de Brasil y las costas de Venezuela, aunque algunos autores clasifican a esas formas tropicales como *Xenorhiotherium* (Cartelle y Lessa, 1988).

Si bien existen estudios paleoecológicos centrados en las posibles dietas en los xenartros pleistocenos sudamericanos (Vizcaíno y Fariña, 1997; Czerwonogora *et al.*, 2011), en el caso de los meridiungulados se limitan a análisis isotópicos (MacFadden y Shockey, 1997) y recientemente, a análisis de morfología craneodental (Croft y Weinstein, 2008; Cassini *et al.*, 2011). Para *M. patachonica*, esta información se reduce solamente a los estudios isotópicos mencionados.

En este trabajo se pretende realizar una evaluación del brazo de momento del músculo masetero como *proxy* dietario en ungulados. De esta forma, se espera obtener información que permita realizar dicho análisis sobre especies fósiles y estimar con cierto grado de confiabilidad sus hábitos dietarios.

En el trabajo se plantea como hipótesis principal que el brazo de momento del músculo masetero en los ungulados varía en relación positiva respecto al porcentaje de pasto en la dieta. También se analizará la relación del índice de hipsodoncia con el pasto en la dieta y particularmente con el brazo de momento del músculo masetero. De esta forma se pretende evaluar en qué medida las dos variables explican las variaciones en la dieta y en el hábitat de las especies estudiadas. Finalmente, en particular, se realizará el estudio en *Macrauchenia patachonica* para evaluar y comparar los resultados con aquellos obtenidos por otras metodologías.

2. Materiales y métodos

2.1 Obtención de los datos

Para este trabajo se analizó un total de 32 especies actuales, todas ellas pertenecientes a la clase Mammalia: 2 correspondientes al orden Perissodactyla (género *Equus*) y 30 correspondientes al orden Artiodactyla. Dentro de los artiodáctilos se estudiaron 6 géneros, siendo los géneros mayormente representados los bóvidos (18 spp.) y cérvidos (7 spp.)

Para cada especie se estimó la línea de acción del músculo masetero y se midió su brazo de momento. Todos los análisis fueron realizados a partir de imágenes de alta resolución en vista lateral.

Durante el trabajo se utilizaron como referencia cráneos alojados en las colecciones de vertebrados de Facultad de Ciencias, UdelaR; Museo de Historia Natural de Montevideo, Uruguay; Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Argentina. Las imágenes fueron obtenidas de bases de datos disponibles en sitios web (The Animal Diversity Web; UMass Mammalogy Database). Todas las mediciones se realizaron digitalmente con el software ImageJ y el paquete "ICONICO Screen Measurements".

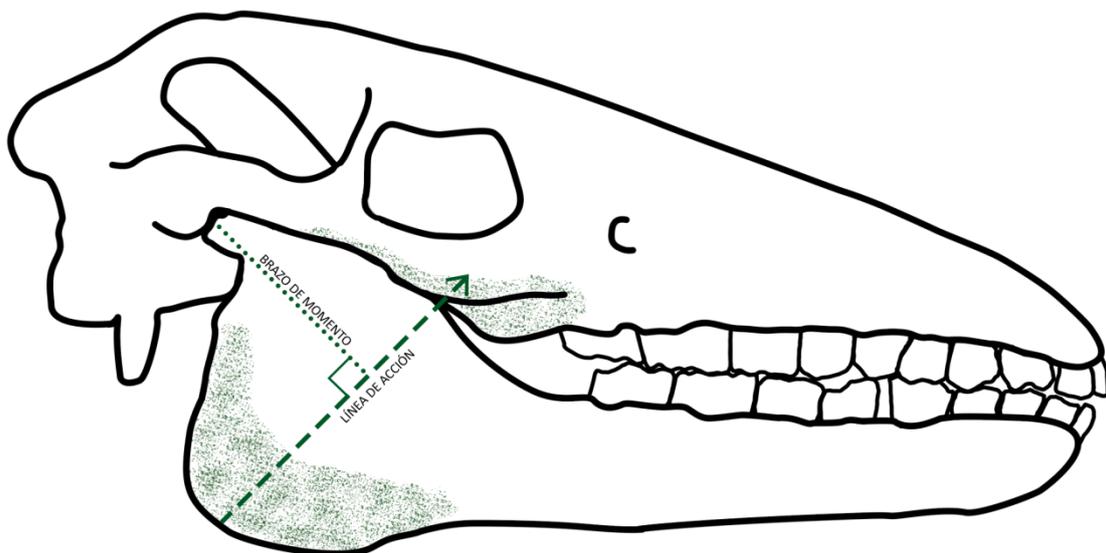


Fig. 1. Esquema del cráneo de *Macrauchenia patachonica*. Se señalan las áreas de origen e inserción del músculo masetero así como su probable línea de acción y su brazo de momento correspondiente.

La estimación del área de acción del músculo masetero requirió la reconstrucción de la musculatura masticatoria (Fig. 1) en las especies estudiadas. Las áreas de origen e inserciones

de los músculos masticatorios fueron estimadas en base a características presentes en el cráneo y la mandíbula, como crestas, protuberancias y rugosidades y considerando la disposición de estos músculos en los mamíferos modernos (Sasaki, et al., 2001; Endo, et al., 2002; Wally y Farag, 2008).

El brazo de momento del músculo masetero fue estimado para las 32 especies según el modelo geométrico propuesto por Vizcaíno *et al.* (1998). Para la comparación entre las especies, se estandarizó la longitud de la mandíbula de todos los especímenes a 11 cm, permitiendo así la comparación entre especies de grandes y pequeños tamaños.

Este modelo requiere el cálculo de las medias de los brazos de momento generados a partir de las posiciones anteriores y posteriores de origen e inserción del músculo masetero, de la siguiente forma (Fig. 2):

- 1.** Una línea de acción es trazada desde la inserción más anterior de la fosa del masetero a la región más anterior del origen en el arco zigomático.
- 2.** Una segunda línea de acción es trazada entre el origen descrito en el punto 1 y la inserción más posterior, definiendo este punto como la posición más posterior del margen del proceso angular.
- 3.** El ángulo entre estas líneas es subdividido en 5 subángulos iguales, generando un total de 5 + 1 líneas de acción.
- 4.** Los brazos de momento son medidos desde la articulación temporomandibular y en ángulo recto respecto a las líneas de acción.
- 5.** La media aritmética de los brazos de momento es calculada. Este valor representa los momentos generados por el músculo masetero en la porción media de su origen en el arco zigomático.
- 6.** Se realiza la repetición de los pasos 1 a 5 para las líneas de acción generadas desde las posiciones media y más posterior de origen en el arco zigomático.

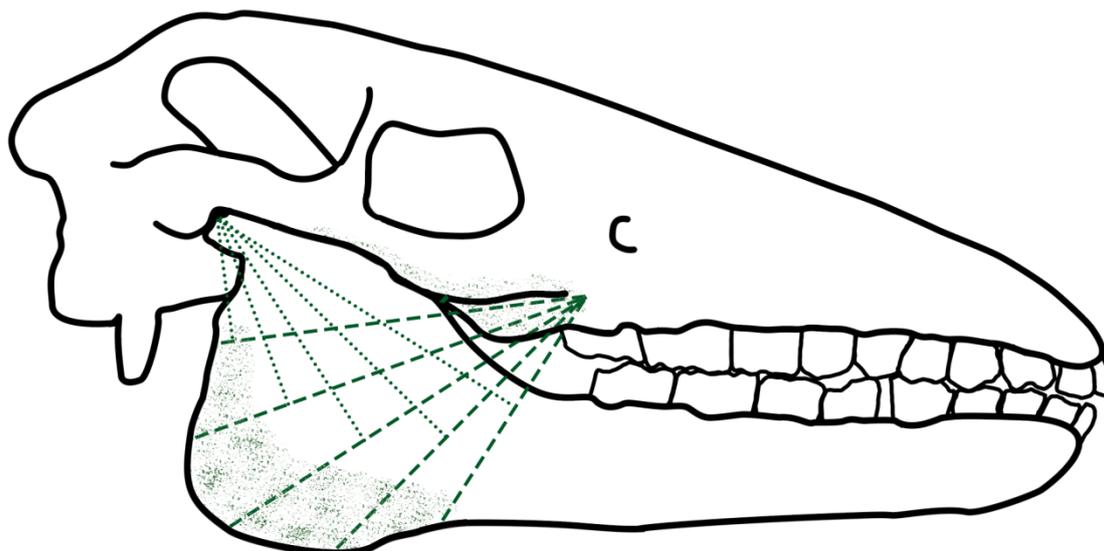


Fig. 2. Esquema del cráneo de *Macrauchenia patachonica* en el que puede observarse un diagrama del método utilizado para la estimación del brazo de momento del músculo masetero. Se muestran las 5 líneas de acción generadas para la posición más anterior del origen del músculo y sus respectivos brazos de momento.

Para la realización del análisis comparativo se agrupó a las diferentes especies en categorías según su dieta, principalmente en relación a su ingesta de pasto. Se utilizó la clasificación propuesta por Hofmann y Stewart (1972) que considera a los organismos con un consumo menor de 25% de pasto como ramoneadores (*Browsers*) y a aquellos con un consumo mayor a 75% como pastadores (*Grazers*), de esta forma todos aquellos organismos que consumen cantidades de pasto entre un 25% y 75% son considerados organismos de dieta mixta (*Mixed Feeders*). En particular, en algunos casos se realizó una división extra para diferenciar a aquellos organismos que consumen vegetación a altura y se los agrupó como ramoneadores de altura (*High Browsers*). En este caso, se espera poner a prueba la validez de esta distinción en base a la estructura del brazo de momento del músculo masetero. Los datos de índice de hipsodoncia y porcentaje de pasto en la dieta fueron obtenidos de la literatura (Mendoza y Palmqvist, 2008; Clauss *et al.*, 2008a) y se presentan en la Tabla 1. Los valores de porcentaje representan promedios de la variación de la dieta de los individuos durante las diferentes estaciones en un año.

De igual forma, los datos de hábitat fueron obtenidos de Mendoza y Palmqvist (2008); de esta forma se clasificó a las especies según sus preferencias de hábitat en relación a la abertura de éstos en: organismos de ambientes abiertos (OH), de ambientes mixtos (MH) y de ambientes cerrados (CH).

Los datos fueron analizados con el software JMP 10. Para todos los análisis se fijó un $\alpha=0,05$.

2.2 Análisis descriptivo

En primera instancia se analizó la distribución de los datos para evaluar si éstos presentaban distribución normal, cumpliendo así con el supuesto de la estadística paramétrica y siendo, por lo tanto, aptos para este tipo de estudios. En el caso de los porcentajes de pasto en la dieta, se aplicó una transformación angular a los datos previos al test de normalidad para cumplir con los supuestos. Por otro lado, a los datos de índice de hipsodoncia se les aplicó una transformación logarítmica para normalizarlos. Para probar normalidad en las variables se utilizó el test W Shapiro-Wilk (Shapiro y Wilk, 1965). De igual forma, en todos los análisis posteriores se probó la normalidad de los residuos por medio del mismo método. También se realizó un test de Levene (Levene, 1960) para probar homogeneidad de varianzas entre los grupos estudiados.

Luego, se realizó un análisis descriptivo de los datos para observar de qué manera se comportan, esto es: la obtención de la media, la varianza, el desvío estándar y el coeficiente de variación. Esto permite también comparar el grado de variabilidad de los datos.

También se llevó a cabo un análisis exploratorio de los datos, mediante la construcción de Boxplots (Tukey, 1977). Éstos permiten una rápida visualización y comparación de las distintas muestras, proveen información acerca de la simetría en la distribución de los datos y acerca de la existencia de valores atípicos (*outliers*) (Daniel, 2005; Hammer y Harper, 2006).

Los datos fueron comparados, en primera instancia, tomando divisiones mayores o más inclusivas, es decir, ramoneadores, mixtos y pastadores, para observar el comportamiento a gran escala. Luego, en el caso de los ramoneadores, el grupo fue subdividido agregando la categoría ramoneadores de altura, que agrupa a aquellos ramoneadores que obtienen su alimento a alturas mayores. De esta manera se pudo observar mejor cómo se comporta cada uno de éstos y si existen diferencias significativas entre ellos.

2.3 Análisis estadísticos

En primera instancia, se realizó un ANOVA según las categorías utilizadas en los Boxplots realizados. En segunda instancia, se realizó un análisis que permite profundizar sobre las diferencias existentes entre los grupos. En este caso, la realización del test de Tukey (Tukey, 1953), un análisis a posteriori centrado en la evaluación de las diferencias entre los pares, permite observar entre qué pares se encuentran las diferencias significativas luego de obtener los resultados del ANOVA.

Por otro lado, en los casos posibles, se estudió el comportamiento de las variables continuas por medio de modelos de regresión lineal. Dado que para este trabajo se tomaron datos de porcentaje de pasto en la dieta y de la longitud del brazo de momento del masetero de un solo individuo por especie, ambas variables están sujetas a error, es decir, existe una variación natural en los diferentes individuos pertenecientes a cada especie. Es por eso que se utilizó el modelo de eje mayor reducido, ya que este modelo contempla los errores en x e y . Aunque no permite estimar la variable y , sí es posible encontrar la relación funcional entre las dos variables (Sokal y Rohlf, 1981; Daniel, 2005; Warton *et al.*, 2006).

Para llevar a cabo las regresiones, el porcentaje de pasto en la dieta se tomó como la variable independiente (x), mientras que la longitud del brazo de momento del masetero y el índice de hipsodoncia se consideraron como variables dependientes (y). En el caso del análisis entre brazo de momento e índice de hipsodoncia se tomó al índice de hipsodoncia como la variable independiente.

2.4 *Macrauchenia patachonica*

LITOPTERNA

MACRAUCHENIIDAE

Macrauchenia patachonica

Ejemplar: MLP 12-1424, esqueleto completo. Fue esquematizado por Sefve (1923). Se encuentra montado en exhibición en la Sala VI del Museo de La Plata.

Localidad: Arrecifes, Buenos Aires, Argentina.

Estratigrafía: Pampeano (Lujanense).

Para el estudio de *Macrauchenia patachonica* se utilizó como referencia un único cráneo. Éste se encuentra completo y presenta un buen estado de preservación. Nuevamente las mediciones se realizaron digitalmente en fotografías laterales de alta resolución. De igual forma, para la obtención de los datos se aplicó el método utilizado para las especies actuales.

3. Resultados

Tabla 1. Especies analizadas, así como su familia, dieta, hábitat, brazo de momento del músculo masetero (**X**), índice de hipsodancia (**HI**) y su transformación logarítmica correspondiente (**Ln(HI)**), porcentaje de pasto en la dieta (**%G**) y su transformación angular correspondiente (**%G(T)**). Los datos de porcentaje de pasto en la dieta fueron obtenidos de Clauss *et al.* (2008) y Müller *et al.* (2011). Los datos de clasificación por hábitat fueron obtenidos de Mendoza y Palmqvist (2008). Los colores señalan los diferentes grupos dietarios y los diferentes marcadores, las familias.

Espece	Familia	Dieta	Hab.	X	HI	Ln(HI)	%G	%G(T)
□ <i>Litocranius walleri</i>	Bovidae	Br/HBr	OH	18,20	1,32	0,28	0	0,00
○ <i>Alces alces</i>	Cervidae	Br/HBr	CH	20,58	1,34	0,29	2	0,14
● <i>Giraffa camelopardalis</i>	Giraffidae	Br/HBr	OH	19,06	1,20	0,18	0	0,00
+ <i>Antilocapra americana</i>	Antilocapridae	Br	OH	21,93	4,61	1,74	15	0,40
■ <i>Cephalophus maxwelli</i>	Bovidae	Br	CH	22,04	1,90	0,64	1	0,10
■ <i>Madoqua kirkii</i>	Bovidae	Br	OH	21,84	2,63	0,97	12	0,35
■ <i>Tragelaphus strepsiceros</i>	Bovidae	Br	MH	23,59	2,29	0,83	5	0,23
○ <i>Capreolus capreolus</i>	Cervidae	Br	CH	23,45	1,49	0,4	9	0,31
○ <i>Hydropotes inermis</i>	Cervidae	Br	OH	21,66	1,84	0,61	8	0,29
○ <i>Odocoileus hemionus</i>	Cervidae	Br	MH	23,11	1,59	0,46	11	0,34
○ <i>Odocoileus virginianus</i>	Cervidae	Br	MH	21,75	1,23	0,21	9	0,31
× <i>Tragulus napu</i>	Tragulidae	Br	CH	22,05	1,67	0,51	0	0,00
■ <i>Aepyceros melampus</i>	Bovidae	MF	OH	25,05	4,89	1,49	77	1,07
■ <i>Ammotragus lervia</i>	Bovidae	MF	OH	27,88	4,45	1,53	43	0,72
■ <i>Boselaphus tragocamelus</i>	Bovidae	MF	MH	24,69	3,03	1,11	66	0,95
■ <i>Gazella dorcas</i>	Bovidae	MF	OH	24,72	3,62	1,29	33	0,61
■ <i>Gazella leptoceros</i>	Bovidae	MF	OH	24,76	-	-	50	0,79
■ <i>Gazella subgutturosa</i>	Bovidae	MF	OH	25,51	3,69	1,31	50	0,79
■ <i>Nanger dama</i>	Bovidae	MF	OH	24,83	-	-	47	0,76
■ <i>Nanger granti</i>	Bovidae	MF	OH	25,89	3,45	1,24	50	0,79
■ <i>Oreamnos americanus</i>	Bovidae	MF	OH	26,91	2,76	1,02	80	1,11
■ <i>Oryx dammah</i>	Bovidae	MF	OH	27,70	3,37	1,21	75	1,05
■ <i>Ovis aries</i>	Bovidae	MF	OH	26,93	4,00	1,47	69	0,98
▲ <i>Lama guanicoe</i>	Camelidae	MF	OH	24,91	3,46	1,59	60	0,89
▲ <i>Vicugna vicugna</i>	Camelidae	MF	OH	28,37	4,33	1,24	65	0,94
○ <i>Axis axis</i>	Cervidae	MF	OH	25,71	2,81	1,39	70	0,99
○ <i>Cervus nippon</i>	Cervidae	MF	MH	25,10	2,79	1,03	50	0,79
■ <i>Bison bison</i>	Bovidae	Gr	OH	29,89	4,87	1,56	90	1,25
■ <i>Bos taurus</i>	Bovidae	Gr	OH	31,18	4,43	2,17	85	1,17
■ <i>Damaliscus pygargus</i>	Bovidae	Gr	OH	30,83	4,76	1,03	100	1,57
◇ <i>Equus asinus</i>	Equidae	Gr	OH	29,58	8,73	1,58	95	1,35
◇ <i>Equus caballus</i>	Equidae	Gr	OH	30,97	5,70	1,49	95	1,35

3.1 Análisis descriptivo

En total se estudiaron 32 especies de diferentes familias de ungulados (Tabla 1). En la tabla se incluyen los datos de clasificación dietaria, clasificación por ambientes, índice de hipsodoncia, porcentaje de pasto en la dieta y brazo de momento del músculo masetero (X). La representación de los diferentes grupos dietarios estudiados fue: HBr 3 spp., Br 9 spp., MF 15 spp., Gr 5 spp.; mientras que en los grupos por hábitat fue: CH 4 spp., MH 5 spp., OH 23 spp.. Los resultados del análisis de distribución de los datos así como los test de normalidad y los estadísticos básicos pueden verse en la Fig. 3. Los datos de porcentaje de pasto transformados pueden ser considerados como normales con un resultado de $W=0,95$ y $p=0,18$. De igual forma, la variable brazo de momento del masetero también puede considerarse de distribución normal con resultados de $W=0,97$ y $p=0,54$. Por último, los datos de índice de hipsodoncia transformados logarítmicamente también pueden ser considerados normales con valores de $W=0,95$ y $p=0,19$.

Por otro lado, los coeficientes de variación para el brazo de momento, el porcentaje de pasto y el índice de hipsodoncia fueron de $CV=13,55$, $CV=63,49$ y $CV= 48,84$, respectivamente.

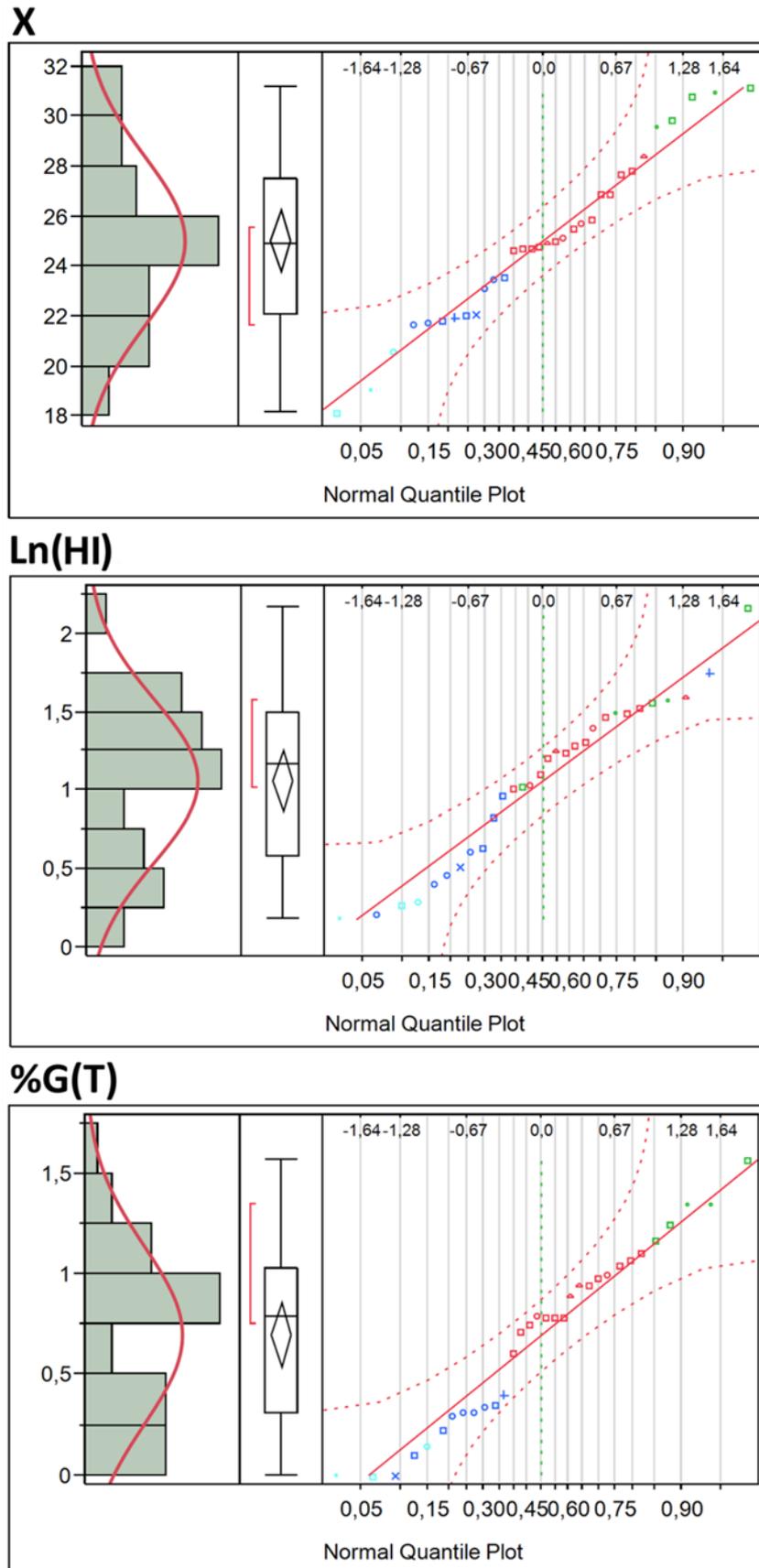


Fig. 2. Histogramas correspondientes a los datos de las variables brazo de momento del músculo masetero (**X**), logaritmo del índice de hipsodoncia (**Ln(HI)**) y porcentaje de pasto en la dieta transformado (**%G(T)**). también se muestran sus estadísticos básicos y los análisis de normalidad realizados.

Tabla 2. Estadísticos descriptivos y principales resultados de los análisis estadísticos univariados y tests de múltiples comparaciones (Tukey) para las variables brazo de momento del musculo masetero (X) e índice de hipsodoncia (HI). Los resultados resaltados representan valores significativos.

Variable	Grupo	Media	SD	Test de Levene	ANOVA	Comparación	Test de Tukey			
X	s/HBr	Br	21,61	1,63	P=0,42	P<0,0001	Br-Gr	P<0,0001		
		Gr	30,49	0,71			Gr-MF	P<0,0001		
		MF	25,93	1,29			Br-MF	P<0,0001		
	c/HBr	HBr	19,28	1,21	P=0,16	P<0,0001	HBr-Br	P=0,0010		
							HBr-Gr	P<0,0001		
							HBr-MF	P<0,0001		
		Br	22,38	0,77			Br-Gr	P<0,0001		
		Gr	30,49	0,71			Gr-MF	P<0,0001		
		MF	25,93	1,29			Br-MF	P<0,0001		
		CH	22,03	1,17			P=0,06	P=0,0670	CH-OH	P=0,0878
		OH	25,84	3,60					OH-MH	P=0,3589
		MH	23,65	1,33					CH-MH	P=0,7330
	HI	s/HBr	Br	0,59	0,44	P=0,26	P<0,0001	Br-Gr	P<0,0001	
			Gr	1,57	0,41			Gr-MF	P=0,3209	
			MF	1,3	0,18			Br-MF	P<0,0001	
c/HBr		HBr	0,25	0,06	P=0,19	P<0,0001	HBr-Br	P=0,1681		
							HBr-Gr	P<0,0001		
							HBr-MF	P<0,0001		
		Br	0,71	0,45			Br-Gr	P=0,0003		
		Gr	1,57	0,41			Gr-MF	P=0,4159		
		MF	1,3	0,19			Br-MF	P=0,0013		
		CH	0,46	0,15			P=0,35	P=0,0025	CH-OH	P=0,0059
		OH	1,26	0,47					OH-MH	P=0,0513
		MH	0,73	0,38					CH-MH	P=0,6277

3.2 Brazo de momento del músculo masetero

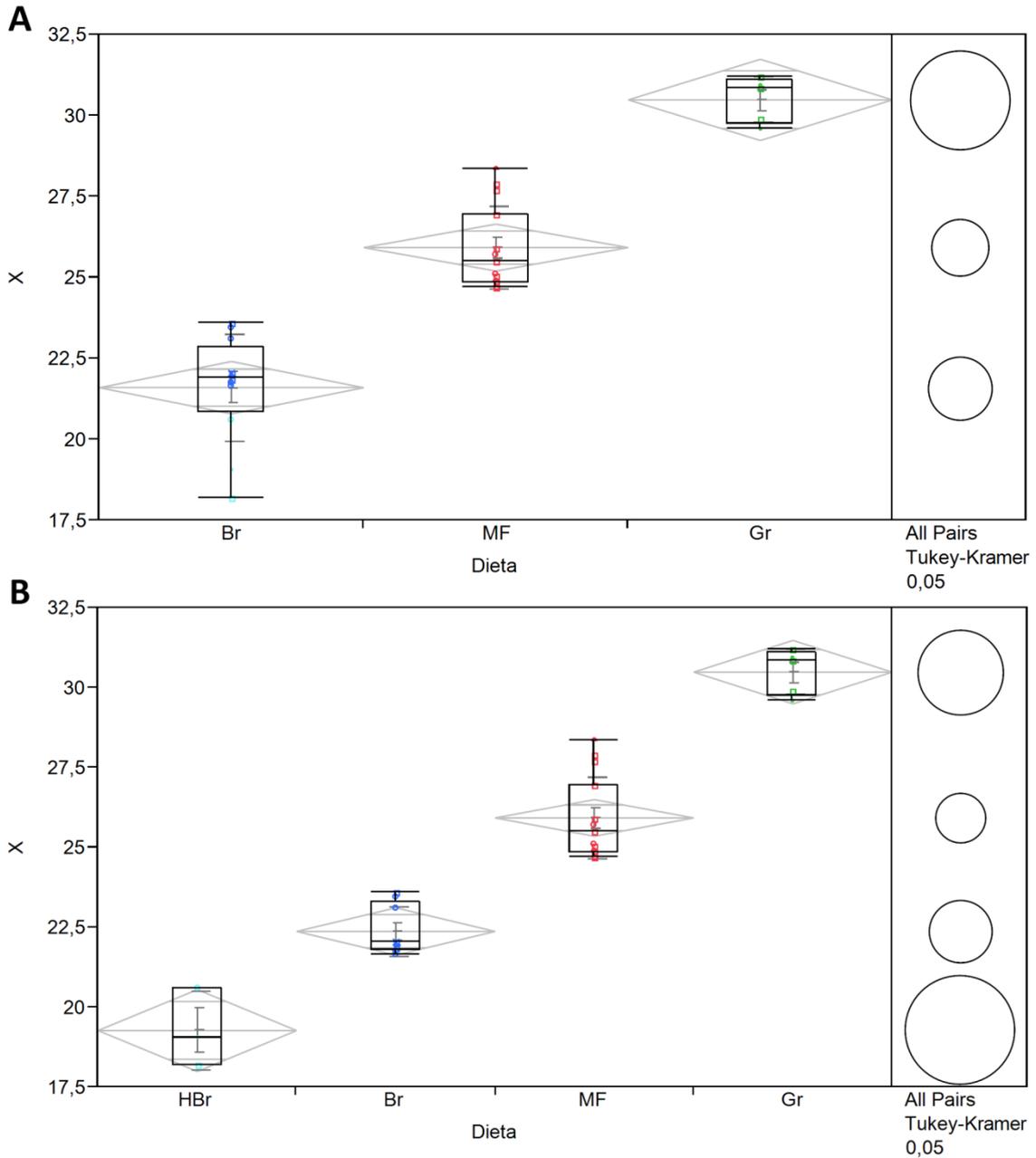


Fig. 3. Distribución de los datos de brazo de momento del músculo masetero (X) en relación a los diferentes grupos dietarios. En **A** se muestra la clasificación dietaria en ramoneadores (Br), mixtos (MF) y pastadores (Gr), en **B** se diferencia a los organismos ramoneadores de altura (HBr). Las cajas muestran la mediana, primer y tercer cuartil; los bigotes muestran los límites máximos y mínimos. Los diamantes representan la media y los intervalos de confianza, mientras que las barras representan la desviación estándar y el error estándar. A la derecha se muestra gráficamente los resultados del test de comparaciones múltiples (test de Tukey) realizado a posteriori.

En la Fig. 3 se muestran los Boxplots correspondientes a la variable brazo de momento en relación a las categorías dietarias. Como se mencionó anteriormente, este análisis se realizó en primer lugar con una agrupación más general de las especies en tres grupos dietarios (Fig. 3 A). Luego, se separaron aquellos organismos ramoneadores de altura en un grupo particular para analizar la existencia de diferencias significativas al realizar dicha clasificación (Fig. 3 B). En ambos casos se ve una clara tendencia al aumento de X con el aumento de la cantidad de pasto en la dieta. Por otro lado, en ninguno de los casos se observan *outliers*.

Antes de realizar los análisis estadísticos de comparación de medias entre los grupos dietarios, se evaluó la homogeneidad de varianzas entre los grupos. El test de Levene correspondiente arrojó un valor de $p=0,42$ para el primer agrupamiento y $p=0,16$ para el segundo, por lo cual estas categorías pueden considerarse homogéneas en su varianza y pueden ser contrastadas en base a su media.

En la Tabla 2 es posible observar los resultados correspondientes al análisis de la varianza (ANOVA) en el brazo de momento del músculo masetero (X) respecto a los diferentes grupos dietarios.

En el primer caso, el análisis realizado solo con tres categorías, el ANOVA arrojó un valor de significancia $p<0,0001$. El análisis de Tukey realizado a posteriori mostró diferencias significativas con valores de $p<0,0001$ entre todos los pares analizados.

Por otro lado, la inclusión de una categoría extra (HBr) que separa a los ramoneadores en dos grupos, se evaluó en un segundo análisis de ANOVA para el cual también se obtuvo un valor de significancia $p<0,0001$. En este caso, el análisis de Tukey a posteriori arrojó diferencias significativas de $p<0,0001$ entre todos los pares menos HBr-Br, para el cual se obtuvo un valor de $p=0,0010$. En este caso cabe mencionar que el grupo HBr solo cuenta con un $N=3$ por lo que dichos resultados deben tomarse con cautela.

En la Fig. 4 se observa el comportamiento de los datos de brazo de momento en relación a los agrupamientos según los ambientes.

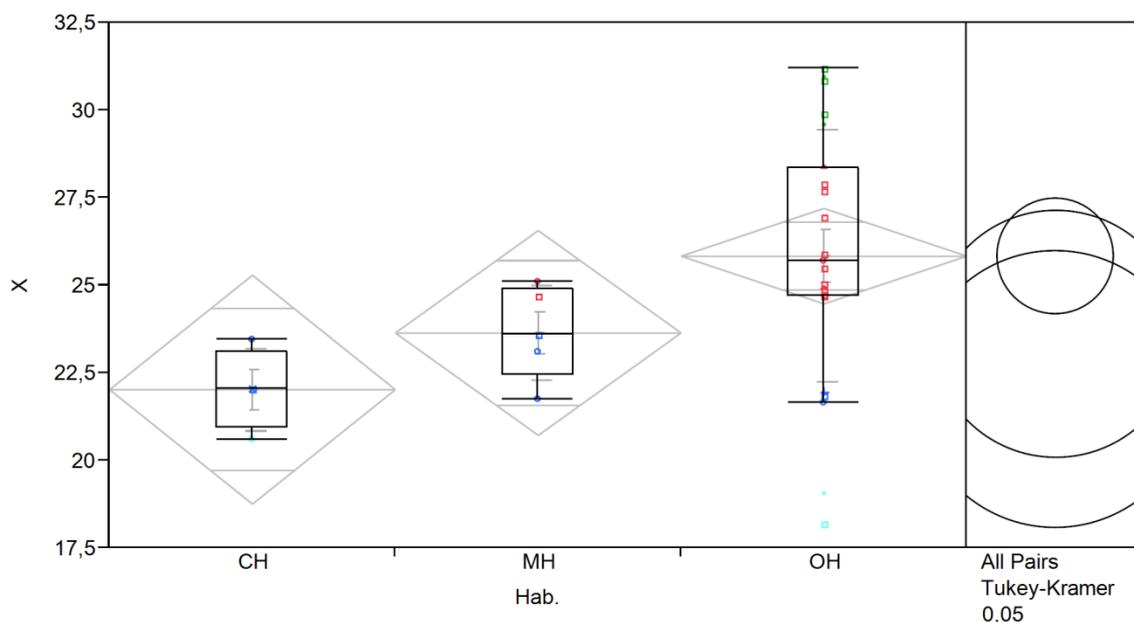


Fig. 4. Distribución de los datos de brazo de momento del músculo masetero (**X**) en relación a los diferentes grupos de hábitats. Las cajas muestran la mediana, primer y tercer cuartil; los bigotes muestran los límites máximos y mínimos. Los diamantes representan la media y los intervalos de confianza, mientras que las barras representan la desviación estándar y el error estándar. A la derecha se muestra gráficamente los resultados del test de comparaciones múltiples (test de Tukey) realizado a posteriori.

En este caso, si bien los valores son un poco más elevados en el grupo OH, no se observa una clara tendencia en los valores de brazo de momento entre las diferentes categorías como en el caso de la clasificación por grupos dietarios. En el caso del grupo OH (organismos de hábitats abiertos), que representa a la mayoría de los organismos estudiados, se observa una gran dispersión de los datos, con dos *outliers* correspondientes a las especies *Litocranius walleri* y *Giraffa camelopardalis*, ambas braquiodontas ramoneadoras de altura que habitan ambientes abiertos.

El test de Levene correspondiente, que puede observarse en la Tabla 2, arrojó un valor de $p=0,06$ para los diferentes grupos, por lo cual estas categorías pueden considerarse homogéneas en su varianza y pueden ser contrastadas en base a su media.

EL ANOVA correspondiente (Tabla 2) no mostró diferencias significativas en los datos, con un valor de $p=0,0670$, mayor a α . Si bien el ANOVA no mostró diferencias significativas, teniendo en cuenta el valor de p cercano a α , se realizó un test de Tukey para ver el comportamiento de los diferentes pares. En este caso, como era esperado, ningún par mostró diferencias significativas, aunque el par OH-CH mostró un valor de $p=0,0878$, que fue el único con cifras dentro de los centesimales y relativamente cercano al valor de α .

3.3 Índice de hipsodancia

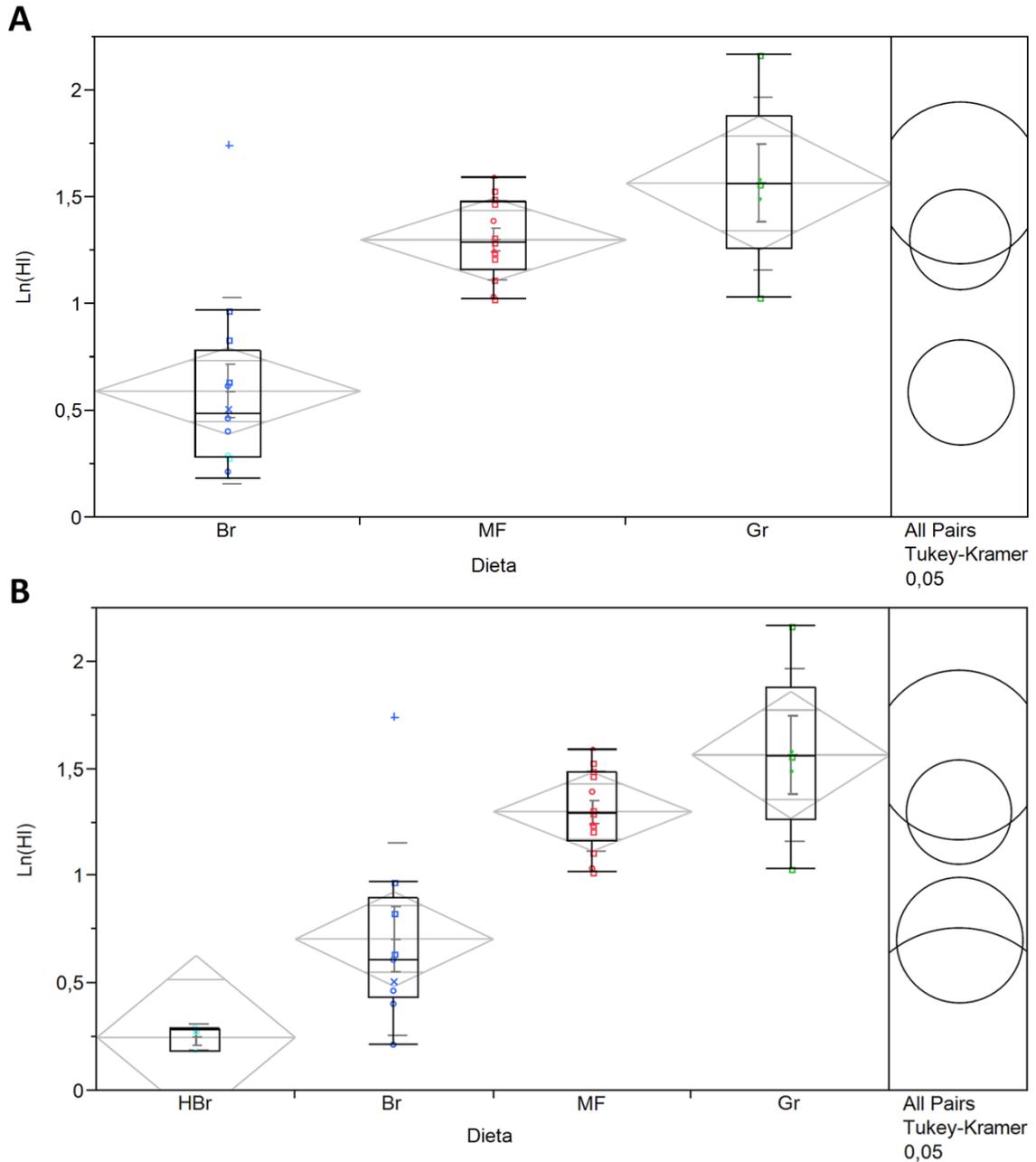


Fig. 5. Distribución de los datos de índice de hipsodancia transformados (**Ln(HI)**) en relación a los diferentes grupos dietarios. En **A** se muestra la clasificación dietaria en ramoneadores (Br), mixtos (MF) y pastadores (Gr), en **B** se diferencia a los organismos ramoneadores de altura (HBr). Las cajas muestran la mediana, primer y tercer cuartil; los bigotes muestran los límites máximos y mínimos. Los valores atípicos (*outliers*) son señalados con puntos. Los diamantes representan la media y los intervalos de confianza, mientras que las barras representan la desviación estándar y el error estándar. A la derecha se muestra gráficamente los resultados del test de comparaciones múltiples (test de Tukey) realizado a posteriori.

En la Fig. 5 se muestra el Boxplot correspondiente a los datos de índice de hipsodoncia en relación a las categorías dietarias. Al igual que en el caso del brazo de momento, el análisis se realizó en principio con tres categorías dietarias para luego separar a los ramoneadores de altura del resto de los ramoneadores. Como puede verse en los gráficos, existe, al igual que en los valores de brazo de momento del músculo masetero, una tendencia al aumento del índice de hipsodoncia en relación al aumento de la abertura en el hábitat de preferencia, así como una clara diferencia entre los valores de los ramoneadores respecto a los mixtos y pastadores. En este caso, como puede observarse en la figura, las medias de los grupos MF y Gr no difieren en gran medida. Por otro lado, en comparación a X, los valores de HI presentan una dispersión mayor. En este caso, existe un único *outlier* perteneciente al antílope americano *Antilocapra americana*, una especie ramoneadora con un elevado índice de hipsodoncia, HI=4,61.

El test de Levene para ambos agrupamientos permitió confirmar la homogeneidad de varianzas con valores de $p=0,26$ para la clasificación en tres grupos y $p=0,19$ para la clasificación en cuatro grupos.

En el primer análisis con tres grupos dietarios, el ANOVA mostró la existencia de diferencias significativas con un valor de $p<0,0001$. A posteriori, el test de Tukey permitió observar la existencia de dichas diferencias en dos de los pares posibles, Br-MF y Br-Gr ambos con valores de $p<0,0001$, mientras que para el par MF-Gr no existió una diferencia significativa con un $p=0,3209$.

En el análisis realizado con la incorporación de la clasificación HBr, si bien el ANOVA mostró la existencia de diferencias significativas con un valor de $p<0,0001$, el test de Tukey permitió observar que dichas diferencias existían solo entre los pares Br-MF; Br-Gr; HBr-MF y HBr-Gr, pero no en los pares HBr-Br y MF-Gr que arrojaron un valor de $p=0,1681$ y $p=0,4159$, ambos muy por encima de α y por lo tanto, no significativos.

El comportamiento de los valores de HI en relación a las diferentes categorías de apertura del ambiente puede observarse en la Fig. 6.

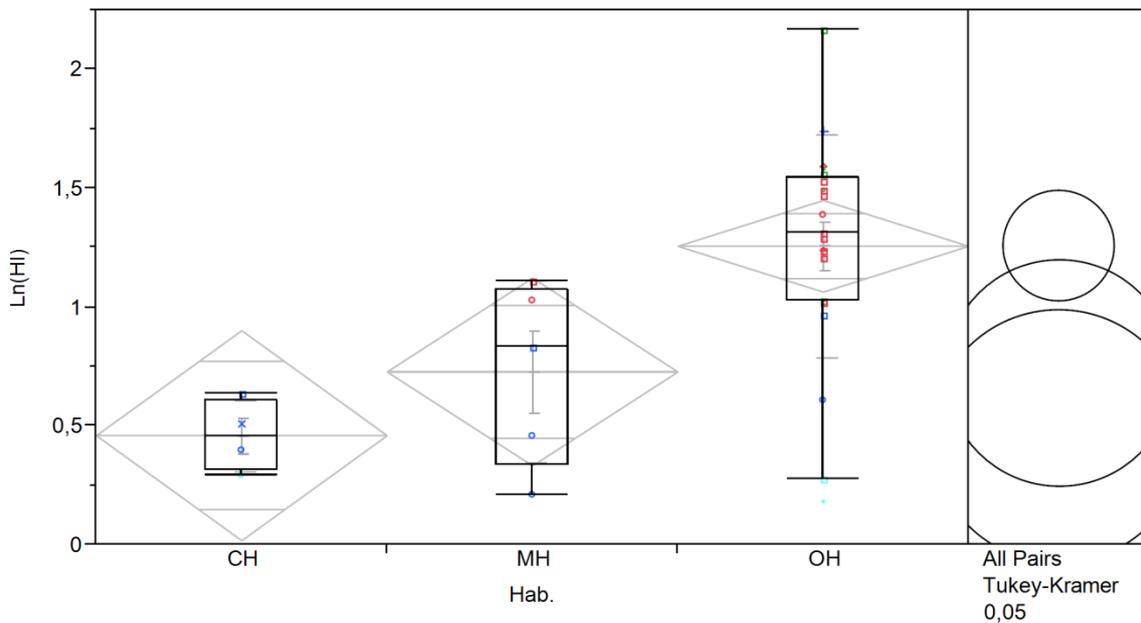


Fig. 6. Distribución de los datos de índice de hipsodonia transformados ($\text{Ln}(\text{HI})$) en relación a los diferentes grupos de hábitats. Las cajas muestran la mediana, primer y tercer cuartil; los bigotes muestran los límites máximos y mínimos. Los diamantes representan la media y los intervalos de confianza, mientras que las barras representan la desviación estándar y el error estándar. A la derecha se muestra gráficamente los resultados del test de comparaciones múltiples (test de Tukey) realizado a posteriori.

En este caso, se observa un aumento conforme a la apertura del hábitat, aunque en el caso de los organismos de hábitats mixtos y abiertos se observa una mayor amplitud de los valores, pues se encuentran valores similares a los otros encontrados en los organismos de hábitats cerrados. También en el grupo OH, al igual que en el análisis de X vs. Hábitat, se observa un *outlier* correspondiente nuevamente a la especie *Giraffa camelopardalis*.

El test de Levene, en este caso, confirmó la homogeneidad de las varianzas con un valor de $p=0,35$.

La realización del ANOVA mostró la existencia de diferencias significativas entre los grupos arrojando un valor de significancia de $p=0,0025$. A posteriori, el test de Tukey permitió ver que dichas diferencias solo eran significativas en el caso del par CH-OH con un valor de $p=0,0059$, mientras que los pares OH-MH y CH-MH no mostraron valores de diferencia significativa con $p=0,0513$ y $p=0,6277$ respectivamente. Cabe destacar que el valor para el par OH-MH se encuentra muy cercano a α , por lo cual, dicha diferencia aunque estrictamente no significativa, debe tenerse en cuenta al menos cualitativamente.

3.4 Brazo de momento, índice de hipsodoncia y porcentaje de pasto

Tabla 3. Principales resultados de los análisis de regresión realizados entre las variables brazo de momento del músculo masetero (**X**), índice de hipsodoncia (**Ln(HI)**), porcentaje de pasto en la dieta (**%G(T)**) y los residuos (**Res. X** y **Res. Ln (HI)**). Los resultados resaltados representan valores significativos.

Variables	Ecuación	R ² aj.	Parametros		Normalidad Residuos
			a	b	
X vs. %G (T)	$X=20,12+7,02*\%G(T)$	0,8359	P<0,0001	P<0,0001	W=0,974 ; P=0,6113
Ln (HI) vs. %G (T)	$Ln(HI)=0,48+0,84*\%G(T)$	0,5390	P<0,0001	P=0,0004	W=0,972 ; P=0,5956
X vs. Ln (HI)	$X=19,69+5,03*Ln(HI)$	0,5396	P<0,0001	P<0,0001	W=0,968 ; P=0,4806
Res.X vs. Res.Ln (HI)	$Res.X=0,04+0,92*Res.Ln(HI)$	0,0195	P=0,2198	P=0,8464	W=0,970 ; P=0,5383

La realización de análisis bivariados entre las variables brazo de momento del músculo masetero (**X**) e índice de hipsodoncia (**HI**) en relación al porcentaje de pasto en la dieta (una variable continua) permitió observar las posibles relaciones entre las variables. A su vez, permitió la realización de modelos de regresión lineales para dilucidar la importancia de cada variable y la significancia de dichas relaciones.

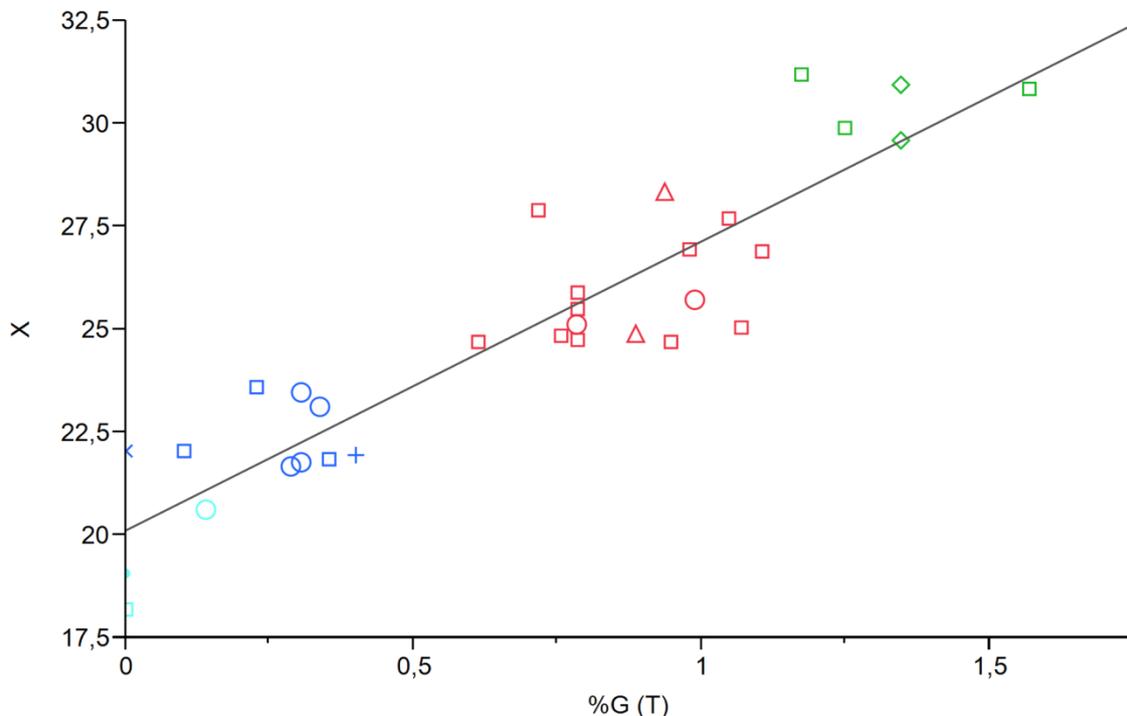


Fig. 7A. Distribución de los valores de brazo de momento del músculo masetero (**X**) respecto al porcentaje de pasto en la dieta (**%G(T)**). La línea representa el resultado del análisis de regresión lineal.

En primer lugar, en la Fig. 7A se puede observar la distribución de los datos de brazo de momento respecto al porcentaje de pasto en la dieta. En este aspecto, teniendo en cuenta los dos grupos filogenéticos mejor representados en el análisis (bóvidos [□] y cérvidos [○]), se puede observar que no existe una restricción de dichos grupos a alguna categoría dietaria, ya que ambos se encuentran representados casi en todo el espectro de variación en cuanto al porcentaje de pasto en su dieta.

Asimismo, el análisis de regresión lineal demostró una relación positiva y significativa entre las variables, como se puede observar en los datos resumidos en la Tabla 3.

El coeficiente de correlación ajustado para la regresión realizada fue de $r^2=0,84$. Se puede observar que, si bien existe cierta dispersión de los puntos, el porcentaje de pasto en la dieta explica de forma muy aceptable la variación en el brazo de momento del músculo masetero de los ungulados. De igual forma, se obtuvieron valores de significancia positivos para los parámetros a y b del modelo, con valores de $p<0,0001$ para ambos parámetros.

Por último, en este caso, se analizaron los residuos para corroborar la validez del resultado evaluando la normalidad y la homocedasticidad de los datos Fig. 7B. Los resultados obtenidos corroboraron esto con un valor de significancia para el test de normalidad de $W=0,974$ y $p=0,6113$.

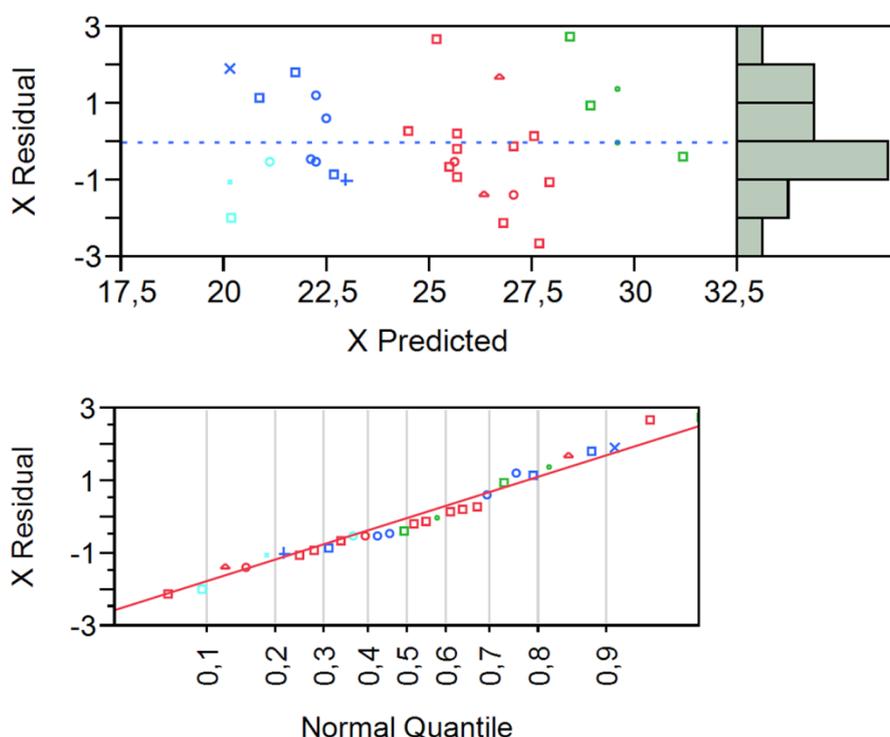


Fig. 7B. Gráficos diagnósticos de los residuos obtenidos de la regresión lineal 7A. Se aprecia la normalidad de los datos y la ausencia de heterocedasticidad.

En segundo lugar, en la Fig. 8A puede observarse la distribución de los datos de índice de hipsodoncia en relación al porcentaje de pasto en la dieta. En este caso, nuevamente se observa que no existe una clara restricción de los dos grupos mejor representados. De todas formas, en la gráfica se puede observar que los datos de índice de hipsodoncia poseen mayor dispersión en comparación a los de brazo de momento.

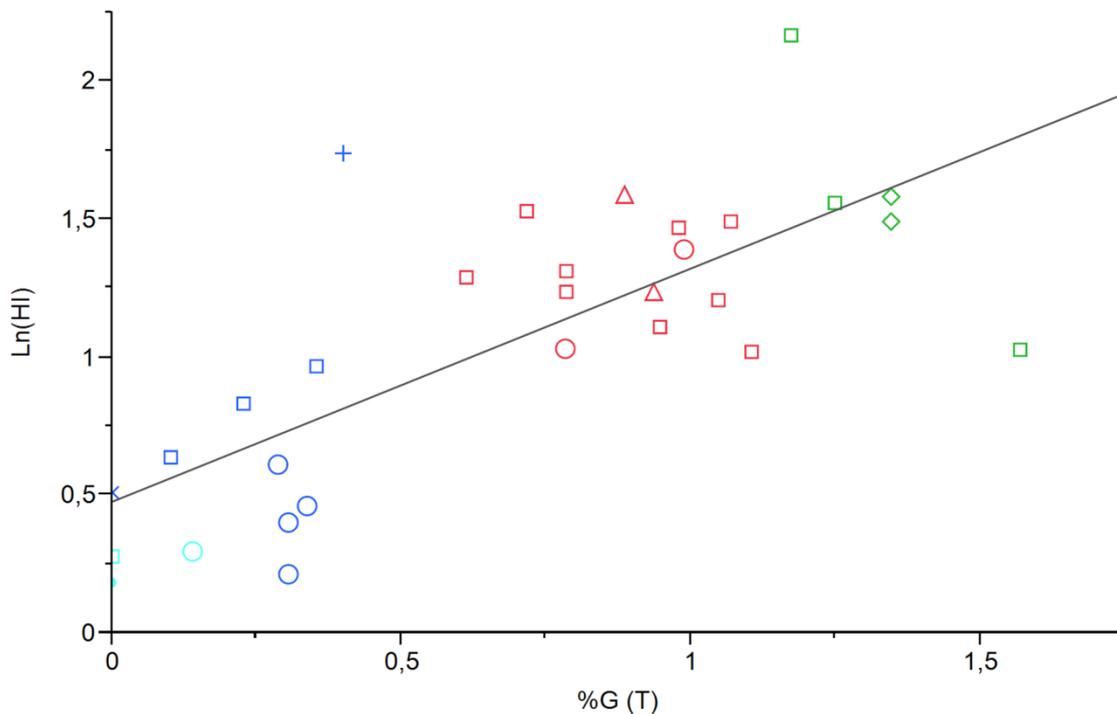


Fig. 8A. Distribución de los valores de índice de hipsodoncia (**Ln(HI)**) respecto al porcentaje de pasto en la dieta (**%G(T)**). La línea representa el resultado del análisis de regresión lineal.

El análisis de regresión lineal mostró nuevamente una relación positiva entre las variables, como puede observarse en la Tabla 3.

El modelo mostró una relación positiva y significativa con un coeficiente de correlación ajustado de $r^2=0,539$ y valores de significancia para los parámetros a y b de $p<0,0001$ y $p=0,0004$ respectivamente. En este caso cabe resaltar que los puntos presentan mayor dispersión respecto al modelo anterior, mostrando que los datos de HI no son explicados en tan buena medida por el porcentaje de pasto en la dieta. En este punto, se puede destacar la posición de tres especies; dos que presentan valores muy por encima de lo predicho por el modelo (el antílope americano, *Antilocapra americana*, y el ganado doméstico, *Bos taurus*) y otra que presenta un valor muy por debajo (el bontebok, *Damaliscus pygargus*).

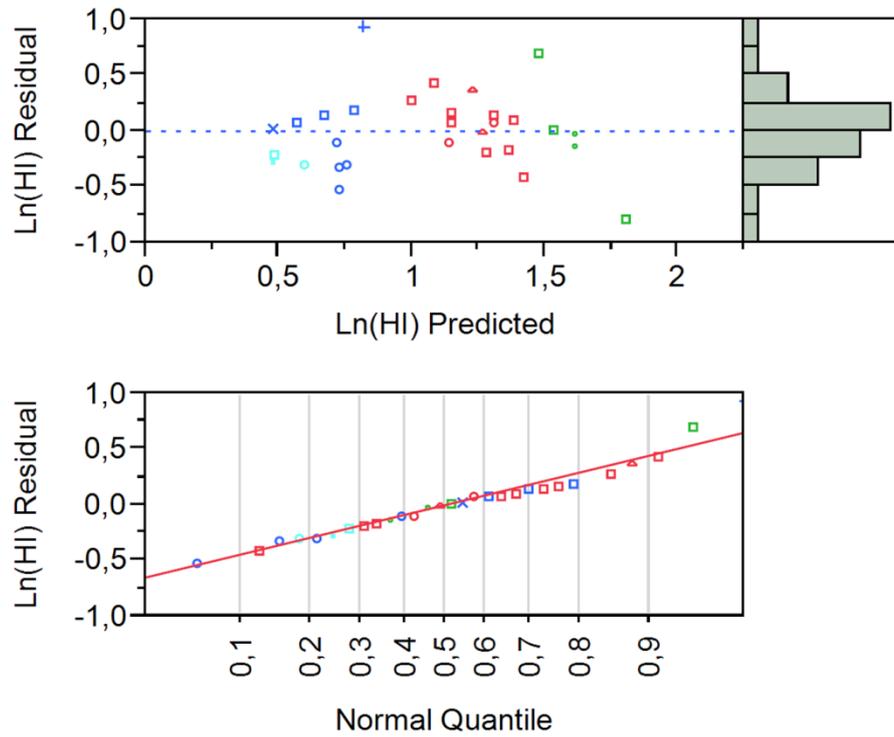


Fig. 8B. Gráficos diagnósticos de los residuos obtenidos de la regresión lineal **8A**. Se aprecia la normalidad de los datos y la ausencia de heterocedasticidad.

Finalmente, en el análisis de los residuos mostrado en la Fig. 8B puede observarse la homocedasticidad y la normalidad de los residuos con valores de $W=0,972$ y $p=0,5956$.

3.5 Brazo de momento e Índice de hipsodondia

En último lugar, se realizó un análisis bivariado entre las dos variables anteriormente consideradas dependientes (X e IH). En principio, se puede observar en la distribución de los datos (Fig. 9 A) una relación positiva que muestra un aumento del brazo de momento respecto a un aumento en el índice de hipsodondia, aunque se aprecia también una gran dispersión de los datos.

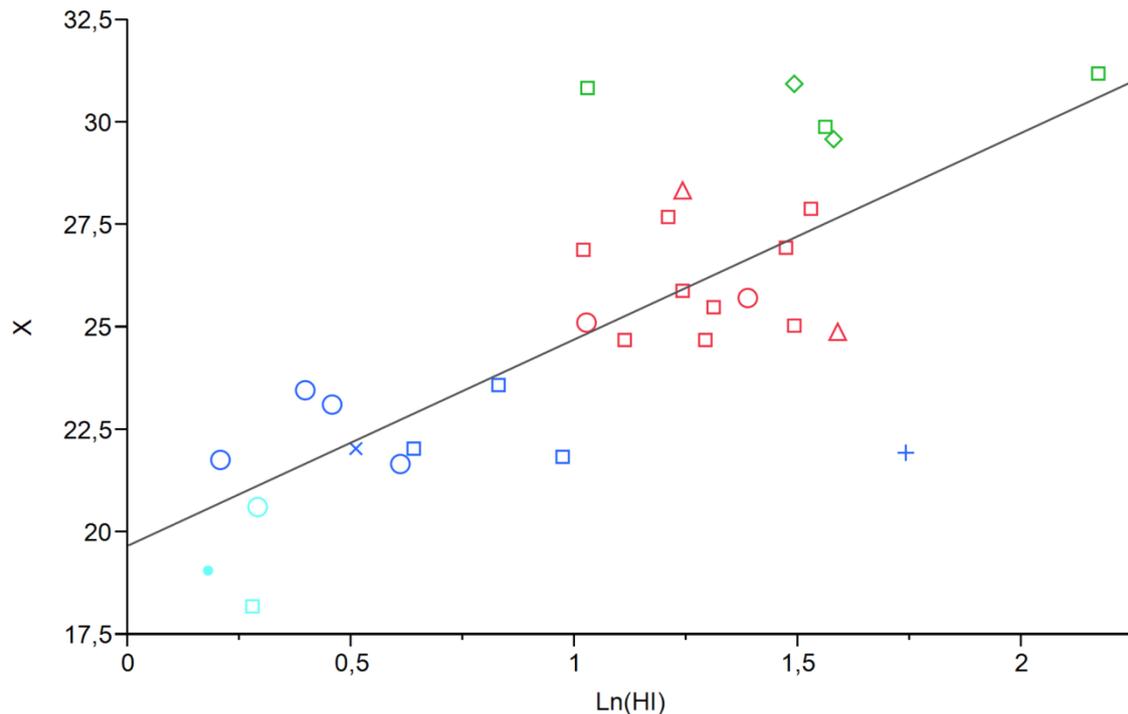


Fig. 9A. Relación entre los valores de brazo de momento del músculo masetero (X) e índice de hipsodondia ($\text{Ln}(IH)$). La línea representa el resultado del análisis de regresión lineal.

Un análisis de regresión lineal realizado posteriormente demostró la significancia de dicha relación (Tabla 3). Los parámetros a y b resultaron significativos con valores de $p < 0,0001$ para ambos casos. Asimismo, la regresión mostró un coeficiente de correlación ajustado de $r^2 = 0,54$, evidenciando la dispersión importante de los datos. Por último, los residuos de dicha regresión se comprobaron normales con valores de $W = 0,968$ y $p = 0,4806$ y mostraron la homocedasticidad de los datos (Fig. 9B).

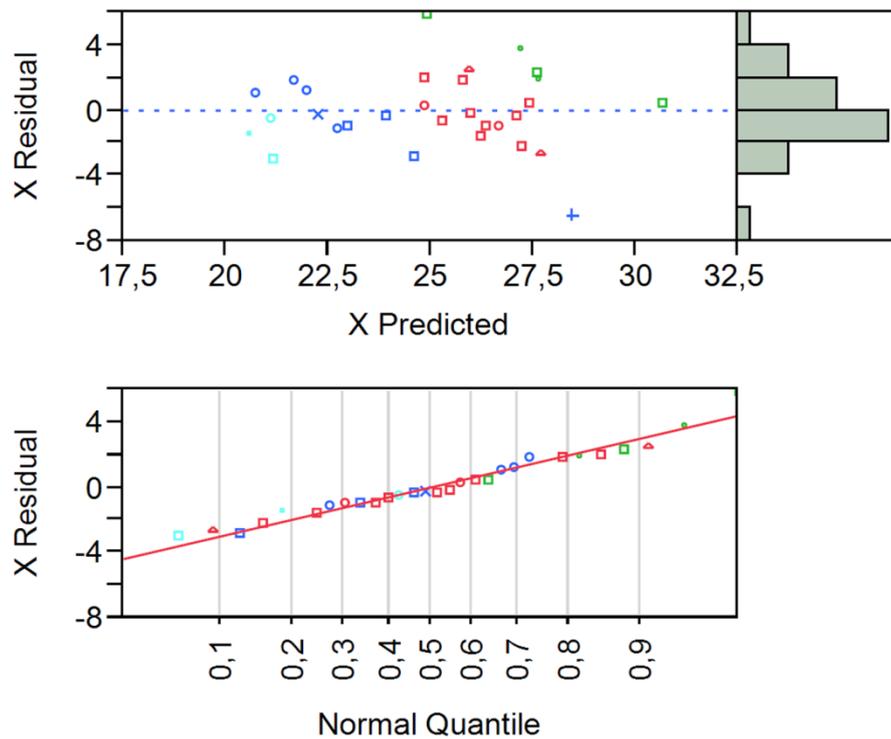


Fig. 9B. Gráficos diagnósticos de los residuos obtenidos de la regresión lineal **9A**. Se aprecia la normalidad de los datos y la ausencia de heterocedasticidad.

En base a estos resultados, y teniendo en cuenta la correlación de ambas variables respecto al porcentaje de pasto en la dieta, se realizó un análisis de residuos para comprobar que la relación observada entre X y HI no fuese producto de su correlación con %G.

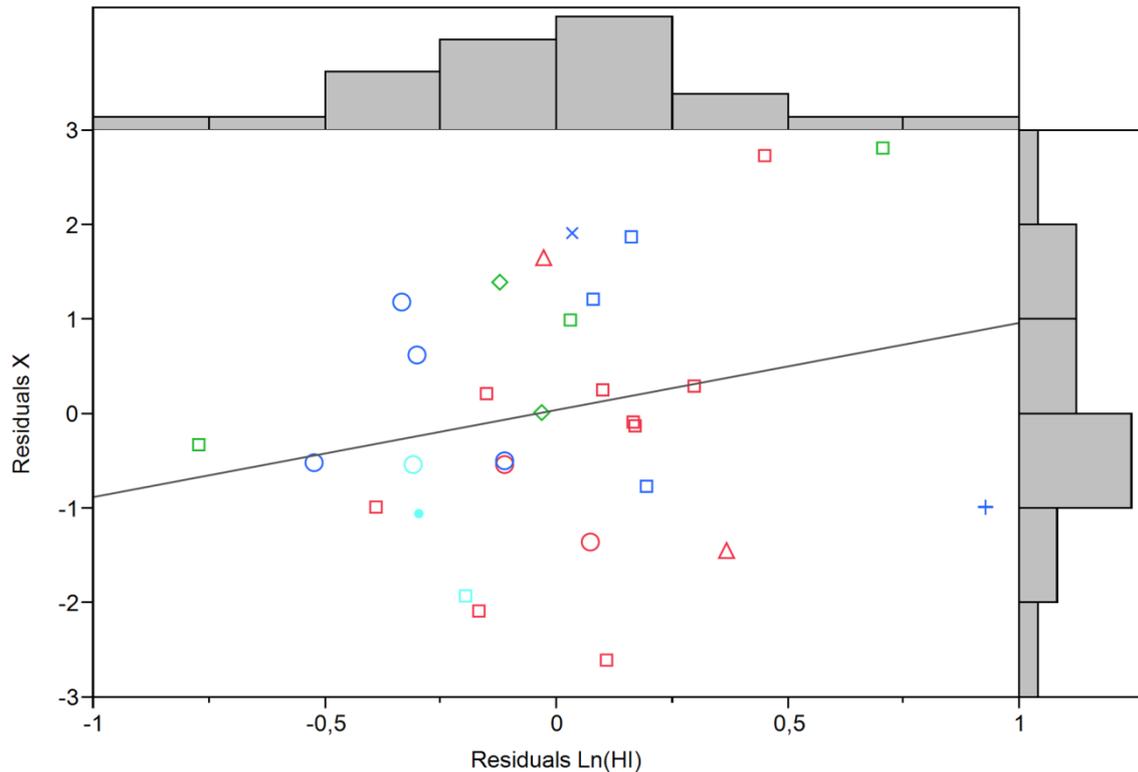


Fig. 10. Análisis de residuos realizado entre los residuos de X y los residuos de Ln(HI). Ambos residuos fueron obtenidos de los análisis de regresión lineal realizados para cada una de las variables en relación al porcentaje de pasto en la dieta.

En la Fig. 10 se pueden observar los resultados del análisis de los residuos de X vs los residuos de HI. En primera instancia, se puede observar que no existe ninguna tendencia en la distribución de los datos, pues éstos se encuentran aleatoriamente distribuidos y sin mostrar ningún orden respecto a los grupos dietarios o filogenéticos. De igual forma, se puede observar que el análisis de regresión lineal no muestra una correlación significativa, con valores para los parámetros a y b de $p=0,2198$ y $p=0,8464$, respectivamente, y un coeficiente de correlación ajustado muy bajo de $r^2=0,019$.

Estos resultados muestran la inexistencia de una relación directa entre el brazo de momento y el índice de hipsodoncia en los datos utilizados. El análisis de residuos permitió observar que la relación obtenida en el análisis de regresión anterior estaba dada exclusivamente por la relación de cada una de las variables con el porcentaje de pasto en la dieta y no por la existencia de una relación entre ambas.

3.6 *Macrauchenia patachonica*

El cráneo de *Macrauchenia patachonica* presenta una elongación anteroposterior general, marcada claramente en el aumento de la longitud de la parte anterior de la mandíbula. El cráneo presenta una región mandibular anterior de gran longitud y un hocico angosto. Por otro lado, presenta un HI muy bajo de 0,80 según MacFadden y Shockey (1997).

Para la reconstrucción de la línea de acción del músculo masetero y de su brazo de momento, se observó la existencia de una protuberancia de inserción del masetero reducida y un ángulo mandibular con proyección posterior marcada. La estructura general del cráneo, con una tendencia hacia una estructura grácil, presume un desarrollo limitado del músculo masetero como en especies de características similares (por ejemplo, el alce, *Alces alces*). De igual forma, tanto la protuberancia de inserción del masetero como el área de inserción en el ángulo mandibular posicionadas bastante posteriormente y en relativa cercanía de la articulación temporomandibular, suponen una línea de acción bastante posterior en la longitud de la mandíbula y por lo tanto, un brazo de momento muy reducido.

El valor de brazo de momento obtenido para *M. patachonica* fue de $X=21,13$. Este valor se ubica dentro de la categoría dietaria Br en los análisis iniciales. Por otro lado, en el análisis realizado con la incorporación de la categoría HBr, el valor de X de *M. patachonica* queda ubicado entre los grupos HBr y Br.

4. Discusión

4.1 Brazo de momento del músculo masetero

Los resultados obtenidos en los análisis univariados de la variable brazo de momento del músculo masetero, respecto a los diferentes grupos dietarios y a los diferentes hábitats, indicaron un mayor cambio de dicha variable respecto a los cambios en la dieta. La media del brazo de momento fue significativamente mayor en los grupos dietarios que representan organismos con mayor ingesta de pasto, mientras que en el caso de la diferenciación por abertura de los hábitats, no se observó ninguna diferencia significativa entre las medias de los grupos. Estos resultados concuerdan y apoyan el uso que ha tenido el brazo de momento del músculo masetero como *proxy* dietario en estudios en especies fósiles (De Iuliis *et al.*, 2000; Bargo y Vizcaíno, 2008). Por otro lado, el análisis bivariado entre el brazo de momento y el porcentaje de pasto en la dieta también fue significativo, demostrando la relación existente entre las dos variables. Este resultado coincide con el obtenido por Clauss *et al.* (2008a) que demuestra que aquellas especies con mayor consumo de pasto presentan una mayor masa del músculo masetero (y, por lo tanto, una mayor área de sección). De esta forma se puede observar que existe un cambio morfológico que involucra no solo un desarrollo mayor de la musculatura, sino también un cambio en la disposición de ésta. Esto, genera una mayor ventaja mecánica y permite así la realización de esfuerzos mayores que acompañarían los requerimientos de masticación de una dieta alta en pasto, y por lo tanto, de mayor dureza y tenacidad.

La distinción planteada entre los organismos ramoneadores y ramoneadores de altura fue afianzada estadísticamente, aunque estos resultados deben ser tomados cuidadosamente, ya que solo se analizaron 3 especies ramoneadoras de altura. De todas formas, en este sentido, se podría pensar que en el caso de las especies ramoneadoras de altura es necesaria una reducción del peso de la cabeza y esto se vería reflejado, en parte, en el tamaño del músculo masetero y en su posición. Estas modificaciones priorizarían la ingesta de alimentos poco tenaces sin la realización de mucho esfuerzo.

De forma interesante, en el análisis bivariado entre X y HI se observó una relación positiva de forma similar a la observada en el análisis bivariado entre HI y %G. Si bien esta relación era esperable ya que ambas variables se correlacionan positivamente con el porcentaje de pasto en la dieta, un estudio más detallado que involucró el análisis de los residuos de las

regresiones lineales realizadas demostró que la relación entre X y HI se debe exclusivamente a su relación con %G y no existe una relación real entre ambas variables. Estos resultados en el contexto de lo propuesto por Mendoza y Palmqvist (2008) son importantes ya que marcan una diferencia en la señal obtenida por medio del brazo de momento respecto a la obtenida por el índice de hipsodoncia. De esta forma, los resultados obtenidos a partir del uso del brazo de momento del músculo masetero como *proxy* dietario no estarían influenciados por la cantidad de polvo presente en el alimento y por lo tanto, tampoco por la abertura del hábitat.

Si bien estos resultados muestran en buena medida la utilidad del estudio del brazo de momento del músculo masetero como *proxy* dietario, y como se mencionó anteriormente, existen trabajos que lo han utilizado en especies fósiles, su uso no se encuentra muy extendido. De hecho, el brazo de momento del músculo masetero no es considerado en el análisis estadístico realizado por Fraser y Theodor (2011) donde se evalúan por métodos multivariados las efectividades de los diferentes *proxies* dietarios.

4.2 Índice de hipsodoncia

En los análisis univariados del índice de hipsodoncia en relación a los diferentes grupos dietarios y a los diferentes hábitats, los resultados indicaron la existencia de tendencias en ambos casos. En el caso de los grupos dietarios, estas diferencias fueron claras y significativas en la comparación de los grupos MF y Gr respecto a los grupos HBr y Br. Por otro lado, en el caso de los grupos por apertura del hábitat, las diferencias significativas se encontraron entre los grupos de hábitats más cerrados (CH y MH) respecto a los organismos de hábitats abiertos (OH). Estos resultados muestran las diferentes interpretaciones que pueden realizarse a partir del índice de hipsodoncia y ejemplifican un tema que se encuentra en plena discusión en los últimos años (Damuth y Janis, 2011). La idea de la incidencia del polvo de los ambientes sobre la señal obtenida del uso del índice de hipsodoncia como *proxy* dietario fue planteada inicialmente por Janis *et al.* (2002). Recientemente, como fue mencionado anteriormente, Mendoza y Palmqvist (2008) reinterpretan al índice de hipsodoncia como un *proxy* de hábitat, planteando que su relación con la cantidad de pasto en la dieta se debe principalmente a la interferencia producto de la correspondencia existente entre el pastoreo y el ocupar hábitats abiertos, siendo de esta forma, el polvo en los ambientes el principal causante del desarrollo de la hipsodoncia.

Por otro lado, en relación a la efectividad de su uso como *proxy* dietario, Fraser y Theodor (2011) lo identifican como uno de los *proxies* más efectivos junto con los basados en el

desgaste de los molares (*mesowear* y *microwear*). En base a los estudios de Mendoza y Palmqvist (2008), y a los resultados obtenidos en este trabajo, es esperable que la información obtenida por el uso del índice de hipsodoncia como *proxy* dietario se encuentre sesgada por la interferencia producida por la apertura del ambiente, y por ende, la cantidad de polvo presente en el alimento.

4.3 *Macrauchenia patachonica*

Los resultados obtenidos para *Macrauchenia patachonica* fueron en parte congruentes con los obtenidos en otros estudios (Webb 1978; MacFadden y Shockey, 1997; Domingo *et al.*, 2012). Por otro lado, Guérin y Faure (2004) discuten otras posibilidades planteadas por otros autores y asignan a la especie un ambiente predominantemente acuático. Según los datos obtenidos para el brazo de momento del musculo masetero, *M. patachonica* presentaría una dieta principalmente ramoneadora, ubicándose entre los organismos de menor consumo de pasto en su dieta e incluso teniendo valores comparables a aquellos descritos para los ramoneadores de altura. Los datos isotópicos obtenidos por MacFadden y Shockey (1997) marcan una dieta mixta compuesta por plantas C3, C4 e incluso posiblemente CAM para *M. patachonica*. Si bien los autores proponen una clasificación de *Mixed Feeder*, estos datos, combinados con los molares brachiodontos y con los valores de brazo de momento obtenidos, permiten considerar a *M. patachonica* como un ramoneador con una dieta compuesta en gran medida por plantas “carnosas” y con bajos niveles de polvo. Por otro lado, distintos autores han sugerido un ambiente mayormente abierto para *Macrauchenia*. Sefve (1923) propuso, hace ya casi 90 años, un ambiente abierto para esta especie y estudios recientes lo confirman (Domingo *et al.*, 2012) e incluso sugieren un comportamiento compatible con estas suposiciones, existiendo en la especie una capacidad de alcanzar altas velocidades y de realizar agudas maniobras (Fariña *et al.*, 2005).

5. Consideraciones finales

Los resultados obtenidos en este trabajo concuerdan con la hipótesis planteada. De esta forma, se observó un aumento en el brazo de momento en relación a un aumento en la cantidad de pasto en la dieta de los ungulados. Esto es congruente con los estudios realizados en otros grupos y principalmente, es compatible con los resultados obtenidos por Claus *et al.* (2008a). En este aspecto, se observa un cambio general en el desarrollo del músculo masetero que involucra no solo un aumento de su masa (y, por lo tanto, de su área de sección) sino también un cambio en su posición, permitiendo así una mayor ventaja mecánica, y por lo tanto, la capacidad de realizar más fuerza.

Por otro lado, los resultados obtenidos en este trabajo son compatibles con los estudios estadísticos realizados por Mendoza y Palmqvist (2008) y su reevaluación del índice de hipsodoncia como *proxy* de ambiente. Como se pudo observar, la variable HI, a diferencia de X , se relaciona en gran medida con la cantidad de polvo del ambiente. Por este motivo, teniendo en cuenta que la abertura del ambiente se relaciona con la cantidad de polvo en él y también con la dieta de los animales que lo habitan (mayor proporción de especies pastadoras en ambientes abiertos), es razonable suponer que como sugieren los autores, los resultados obtenidos en este estudio muestran al índice de hipsodoncia como un *proxy* de ambiente.

En este aspecto, este trabajo puede aportar información clara sobre cambios estructurales en el principal músculo involucrado en la masticación de los ungulados. Estos cambios aportan evidencias de la importancia de la dieta en la forma y el funcionamiento de la mandíbula de los ungulados, mostrando cambios sustanciales en esta estructura en relación a la composición del alimento y particularmente, a la cantidad de pasto presente en ésta. Al mismo tiempo, no existe una clara relación entre los diferentes tipos de ambientes y el brazo de momento, lo que indicaría una independencia entre el polvo del ambiente y el brazo de momento. De esta forma, teniendo presente que las variables X y HI no responden necesariamente a las mismas presiones, el hecho de que exista tal tendencia en X obliga a considerar seriamente la importancia del pasto en la estructura de la mandíbula y el cráneo.

Por último, cabe destacar la utilidad del brazo de momento del músculo masetero como *proxy* dietario en este grupo. Tanto perisodáctilos como artiodáctilos representan grupos muy diversos con amplias distribuciones e historias evolutivas muy diversas. Por este motivo, el conocimiento de sus preferencias dietarias y de hábitat resulta importante y ha sido fundamental en su uso en la reconstrucción de ambientes y ecosistemas pasados (Janis, 1984;

Kappelman *et al.*, 1997; Strömberg, 2002). Si bien el número de especies analizadas no se acerca a los niveles de diversidad del grupo, este sondeo, que incorporó especies de varias familias, permite observar un comportamiento claramente marcado en esta estructura. Esto hace alentador su estudio detallado con tamaños muestrales mayores y en otros grupos ya estudiados en casos particulares pero nunca analizados estadísticamente. En este sentido, el estudio de los ungulados sudamericanos a partir de esta metodología, permitiría ampliar el conocimiento sobre estas especies y su hábitat teniendo como punto de partida la notoria convergencia evolutiva existente entre estos grupos y los ungulados.

6. Bibliografía

- Baker, C., Donnelly, B., Nunes, S. 2009. UMass Mammalogy Database (Online at <http://informatics.bio.umass.edu/instruction/biol548/mammfrnt.phtml>).
- Bargo, M.S. 2001. The ground sloth *Megatherium americanum*: skull shape, bite forces, and diet. *Acta Paleontologica Polonica* 46: 41-60.
- Bargo, M.S., De Iuliis, G., Vizcaíno, S.F. 2006. Hypsodonty in Pleistocene ground sloths. *Acta Palaeontologica Polonica* 51: 53-61.
- Bargo, M. S. y Vizcaíno S. F. 2008. Paleobiology of Pleistocene ground sloths (*Xenarthra*, *Tardigrada*): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana* 45: 175-196.
- Bond, M. 1999. Quaternary native ungulates of Southern South America. A synthesis. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 177-205.
- Bond, M., Cerdeño, E. P., Lopez, G. 1995. Los ungulados nativos de América del Sur. En: Alberdi, M. T., Leone, G., Tonni, E. P. (Eds.), *Evolución climática y biológica de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Monografías del Museo de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid 12: 259-275.
- Bondesio, P. 1986. Lista sistemática de los vertebrados terrestres del cenozoico de Argentina. 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), *Actas* 2: 187-190.
- Cartelle, C. y Lessa, G. 1988. Descrição de um novo gênero e espécie de *Macrauchenidae* (Mammalia, Litopterna) do Pleistoceno do Brasil. *Paulacoutiana*, 3: 3-26.
- Cassini G.H., Mendoza M., Vizcaíno S.F., Bargo, M.S. 2011. Inferring habitat and feeding behaviour of early Miocene notoungulates from Patagonia. *Lethaia* 44: 153-165.
- Clauss, M., Hofmann, R.R., Streich, J., Fickel, J., Hummel, J. 2008(a). Higher masseter muscle mass in grazing than in browsing ruminants. *Oecologia* 157: 377-385.
- Clauss, M., Kaiser, T., Hummel, J. 2008(b). The morphophysiological adaptations of browsing and grazing mammals. En: Gordon, I.J. y Prins, H.H.T. (Eds.), *The ecology of browsing and grazing*. Springer, Heidelberg, pp. 47-88.

- Croft, D.A. y Weinstein, D. 2008. The first application of the mesowear method to endemic South American ungulates (Notoungulata). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 269: 103-114.
- Czerwonogora, A., Fariña, R. A., Tonni, E.P. 2011. Diet and isotopes of Late Pleistocene ground sloths: first results for *Lestodon* and *Glossotherium* (Xenarthra, Tardigrada). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie e Abhandlungen* 262(3): 257-266.
- Daniel, W.D. 2005. *Biostatistics. A foundation for analysis in the health sciences*. Eighth edition. USA, Wiley & Sons.
- Damuth, J. y Janis, C.M. 2011. On the relationship between hypsodonty and feeding ecology in ungulate mammals, and its utility in palaeoecology. *Biological Reviews* 86: 733-758.
- De Iuliis, G., Bargo, M. S., Vizcaíno S. F. 2000. Variation in skull morphology and mastication in the fossil giant armadillos *Pampatherium* spp. and allied genera (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae), with comments on their systematics and distribution. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 743-754.
- Domingo, L., Prado, J. L., Alberdi, M. T. 2012. The effect of paleoecology and paleobiogeography on stable isotopes of Quaternary mammals from South America. *Quaternary Science Reviews* 55: 103-113.
- Endo, H. Kimura, J., Sasaki, M., Matsuzaki, M., Matsubayashi, H., Tanaka, K., Fukuta, K. 2002. Functional morphology of the mastication muscles in the lesser and greater mouse deer. *Journal of Veterinary Medical Science* 64: 901-905.
- Fariña, R. A., Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S. 1998. Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene-early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoologia Neotropical* 5: 87-108.
- Fariña, R. A., Blanco, R. E., Christiansen, P. 2005. Swerving as the escape strategy of *Macrauchenia patachonica* Owen (Mammalia; Litopterna). *Ameghiniana* 42: 751-760.
- Fariña, R. A., Vizcaíno, S. F., De Iuliis, G. 2013. *Megafauna: Giant Beasts of Pleistocene South America*. Indiana University Press.
- Finch, A. E. 1982. The discovery and interpretation of *Thylacoleocarnifex* (Thylacoleonidae, Marsupalia); En: Archer, M. (Ed.), *Carnivorous Marsupials*. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney, pp. 537-551.

- Fraser, D. y Theodor, J. M. 2011. Comparing Ungulate Dietary Proxies Using Discriminant Function Analysis. *Journal of Morphology* 272(12): 1513-26.
- Gambaryan, P.P. y Kielan-Jaworowska, Z. 1995. Masticatory musculature of Asian taeniolabidoid multituberculate mammals. *Acta Palaeontologica Polonica* 40: 45-108.
- Guérin, C. y Faure, M. 2004. *Macrauchenia patachonica* Owen (Mammalia, Litopterna) de la région de São Raimundo Nonato (Piauí, Nordeste brésilien) et la diversité del Macraucheidaepléistocènes. *Geobios* 37: 516-535.
- Greaves, W. S. 1978. The jaw lever system in ungulates: A new model. *Journal of Zoology* 184: 271-285.
- Hammer, Ø. y Harper, D.A.T. 2006. *Paleontological Data Analysis*. Blackwell.
- Hofmann, R.R. y Stewart, D.R.M. 1972. Grazer or browser: a classification based on the stomach-structure and feeding habitats of East African ruminants. *Mammalia* 36: 226-240.
- Janis, C.M., 1984. The use of fossil ungulate communities as indicators of climate and environment. Brenchley, P. (Ed.), *Fossils and Climates*. John Wiley and Sons, New York, pp. 85-104.
- Janis, C.M., y Ehrhardt, D. 1988. Correlation of the relative muzzle width and relative incisor width with dietary preferences in ungulates. *Zoological Journal of the Linnean Society* 92: 267-284.
- Janis, C.M., Damuth, J., Theodor, J.M. 2002. The origins and evolution of the North American grassland biome: the story from the hoofed mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 177: 183-198.
- Kappelman, J., Plummer, T., Bishop, L., Duncan, A., Appleton, S. 1997. Bovids as indicators of Plio-Pleistocene paleoenvironments in East Africa. *Journal of Human Evolution* 32: 229-256.
- Levene, H. 1960. *Contributions to Probability and Statistics: Essays in Honor of Harold Hotelling*. En: Olkin, I., Hotelling, H. *et al.* (Eds.) Stanford University Press, pp. 278-292.
- MacFadden, B.J. y Shockey, B.J. 1997. Ancient feeding ecology and niche differentiation of Pleistocene Mammalian herbivores from Tarija, Bolivia: morphological and isotopic evidence. *Paleobiology*, 23(1): 77-100.

- Maynard Smith, J. y Savage, R. J. G. 1959. The mechanics of mammalian jaws. *School Sciences Review* 141: 289-301.
- Mendoza, M., Janis, C.M., Palmqvist, P. 2002. Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: a multivariate approach. *Journal of Zoology* 258: 223-246.
- Mendoza, M. y Palmqvist, P. 2008. Hypsodonty in ungulates: an adaptation for grass consumption or for foraging in open habitat? *Journal of Zoology* 274: 134-142.
- Moore, W. J. 1981. *The Mammalian Skull*. Cambridge University Press, London.
- Müller D.W.H., Bingaman Lackey L., Streich W.J., Fickel J., Hatt J.-M., Clauss M. 2011. Mating system, feeding type and ex situ conservation effort determine life expectancy in captive ruminants. *Proceedings of the Royal Society B* 278: 2076-2080.
- Myers, P., Espinosa, R., Parr, C. S., Jones, T., Hammond, G. S., Dewey, T. A. 2008. The Animal Diversity Web (online at <http://animaldiversity.org>).
- Owen, F.R.S. 1870. On the Molar Teeth, Lower Jaw, of *Macrauchenia patachonica*, Ow. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 160: 79-81.
- Paula Couto, C. de. 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciências, Río de Janeiro.
- Perry, J.M.G., Kay, R.F., Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S. 2010. Tooth Root Size, Chewing Muscle Leverage, and the Biology of *Homunculus patagonicus* (Primates) from the late early Miocene of Patagonia. *Ameghiniana* 47 (3): 355-371.
- Sanson, G.D., Kerr, S.A., Gross, K.A. 2007. Do silica phytoliths really wear mammalian teeth? *Journal of Archaeological Science* 34: 526-531.
- Sasaki, M., Endo, H., Kogiku, H., Kitamura, N., Yamada, J., Yamamoto, M., Arishima, K., Hayashi, Y. 2001. The structure of the masseter muscle in the giraffe (*Giraffa camelopardalis*). *Anatomia, histologia, embryologia* 30: 313-319.
- Schumacher, G. H. 1985. Comparative functional anatomy of jaw muscles in reptiles and mammals. En: Duncker, H.-R. y Fleischer, G. (Eds.), *Vertebrate Morphology*. *Fortschritte der Zoologie* 30. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 203-212.

- Sefve, I. 1923. *Macrauchenia patagonica*. Bulletin of the Geological Institution of the University of Upsala 19, 1-21.
- Shapiro, S. S. y Wilk, M. B. 1965. "An analysis of variance test for normality (complete samples)". *Biometrika* 52(3-4): 591-611.
- Smith, K. K. 1993. The form of the feeding apparatus in terrestrial vertebrates: studies of adaptation and constraint. En: Hanken, J. y Hall, B.K. (Eds.), *The Skull, Vol. 3. Functional and Evolutionary Mechanisms*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 150-196.
- Smith, K. K. y Redford, K. H. 1990. The anatomy and function of the feeding apparatus in two armadillos (*Dasypoda*): anatomy is not destiny. *Journal of Zoology* 222: 27-47.
- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. 1981. *Biometry: The Principles and Practises of Statistics in Biological Research*, 2nd. Ed., San Francisco: W.H. Freeman and Co.
- Solounias, N. y Moelleken, S. M. C. 1993. Dietary adaptation of some extinct ruminants determined by premaxillary shape. *Journal of Mammalogy* 74: 1059-1071.
- Solounias, N., Teaford, M., Walker, A. 1988. Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology* 14: 287-300.
- Solounias, N., Moelleken, S. M. C., Plavcan, J. M. 1995. Predicting the diet of extinct bovids using masseteric morphology. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 795-805.
- Strömberg, C.A.E. 2002. The origin and spread of grass-dominated ecosystems in the Late Tertiary of North America: Preliminary results concerning the evolution of hypsodonty. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 177(1-2): 59-75.
- Tukey, J. 1953. Multiple comparisons. *Journal of the American Statistical Association* 48: 624-625.
- Tukey, J. 1977. *Exploratory Data Analysis*. Addison-Wesley.
- Turnbull, W.D. 1970. Mammalian masticatory apparatus. *Fieldiana: Geology* 18: 149-356.
- Turnbull, W.D. 1976. Restoration of masticatory musculature of *Thylacosmylus*; pp. 169–185 in C.S. Churcher (ed.), *Athlon: Essays on Palaeontology in Honour of Loris Shano Russel*. Royal Ontario Museum Life Sciences Miscellaneous Publication.

- Vizcaíno, S. F. y Fariña, R. A. 1997. Diet and locomotion of the armadillo *Peltephilus*: a new view. *Lethaia* 30: 79-86.
- Vizcaíno, S. F. y Bargo, M. S. 1998. The masticatory apparatus of the armadillo *Eutatus* (Mammalia, Cingulata) and some other allied genera: paleobiology and evolution. *Paleobiology* 24: 371-383.
- Vizcaíno, S. F., De Iuliis, G., Bargo, M. S. 1998. Skull shape, masticatory, apparatus, and diet of *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pamphathiidae). When anatomy constrains destiny. *Journal of Mammalian Evolution* 5: 291-322.
- von Koenigswald, W. 2011. Diversity of hypsodont teeth in mammalian dentitions- construction and classification. *Palaeontographica. Abteilung A: Paläozoologie-stratigraphie* 294: 63-94.
- Wall, W.P. y Hauptman, J.A. 2001. A craniodental interpretation of the dietary habits of *Poebrotherium wilsoni* (Camelidae) from the Oligocene of Badlands National Park, South Dakota. *Proceedings of the 6th Fossil Resource Conference*: 76–82.
- Wally, Y. R. y Farag F. M. 2008. The Lamination and Arterial Blood Supply of the Masseter Muscle in the Donkey. *Journal of Veterinary Anatomy* 1(1): 38-47.
- Warton, D.I., Wright, I.J., Falster, S., Westoby, M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews* 81(2): 259-291.
- Webb, S. D. 1978. A history of savanna vertebrates in the New World, Part II, South America and the Great Interchange. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9: 393-426.
- Witmer, L. M., y Rose, K. D. 1991. Biomechanics of the jaw apparatus of the gigantic Eocene bird *Diatryma*: implications for diet and mode of life. *Paleobiology* 17: 95-120.