

# Análisis morfométrico y morfofuncional del esqueleto apendicular de *Paedotherium* (Mammalia, Notoungulata)

Andrea ELISSAMBURU<sup>1</sup>

**Abstract.** MORPHOMETRIC AND MORPHOFUNCTIONAL ANALYSIS OF THE APENDICULAR SKELETON OF *PAEDOTHERIUM* (MAMMALIA, NOTOUNGULATA). *Paedotherium* is recorded from the late Miocene to the early Pleistocene. Two Plio-Pleistocene species, *P. typicum* Ameghino and *P. bonaerense* Ameghino are recognised. *Paedotherium* is frequently registered within paleoburrows of the Chapadmalal Formation (Upper Pliocene), suggesting possible fossorial habits for these species. The fossorial habits of these species are evaluated through morphometric and biomechanical analyses. Comparison with extant caviomorph rodents and other small notoungulates are presented. Seven functional indices are calculated: humerus and ulna robustness, humerus deltoid and epicondyle development, olecranon proportion, and femur and tibia robustness. Principal component, discriminant, Pearson correlations and Mann-Whitney mean difference analyses are used to interpret data. Humerus robustness, epicondyle development, olecranon proportion and ulna robustness, are clearly correlated with limb function in living caviomorph rodents and become useful to understand limb function in *Paedotherium*. Both species are better prepared to develop force rather than speed, and a fossorial habit can be assigned to them, although *P. typicum* was probably more cursorial. The capacity of the limbs for developing force is present in different lineages of tyotherid notoungulates, as Hegetotheriidae and Interatheriidae.

**Resumen.** El género *Paedotherium* se registra desde el Mioceno Tardío al Pleistoceno Temprano. Se reconocen dos especies plio-pleistocenas: *P. typicum* Ameghino y *P. bonaerense* Ameghino. *Paedotherium* tiene registros frecuentes dentro de paleocuevas presentes en estratos de la Formación Chapadmalal (Plioceno Superior). La presencia de *Paedotherium* en las paleocuevas sugiere un posible hábito cavador para las especies de este género. En este trabajo se analiza la aptitud fosorial de las especies de *Paedotherium* teniendo en cuenta características morfométricas y biomecánicas del esqueleto apendicular. Se compara con roedores caviomorfos vivos y con otros notoungulados hegetotéridos e interatéridos. Se utilizan siete índices funcionales: robustez del húmero y de la ulna, desarrollo deltoideo y epicondilar del húmero, proporción del olécranon, y robustez del fémur y de la tibia. Se efectúan análisis de componentes principales, discriminante, correlaciones de Pearson y test no paramétrico de Mann-Whitney de diferencia de medias. La robustez del húmero, desarrollo epicondilar del húmero, proporción del olécranon y robustez de la ulna, tienen una clara asociación con la variación funcional del esqueleto apendicular en roedores caviomorfos vivos y son importantes para interpretar funcionalmente las extremidades de *Paedotherium*. Ambas especies de *Paedotherium* tienen potencialidad para generar fuerza más que velocidad y pueden asociarse con un hábito cavador, aunque *P. typicum* sería más cursorial. La potencialidad de las extremidades para generar fuerza se encuentra presente en distintos linajes de notoungulados tipoterios, como algunos hegetotéridos e interatéridos.

**Key words.** *Paedotherium*. Apendicular skeleton. Biomechanics. Muscular reconstruction. Notoungulates.

**Palabras clave.** *Paedotherium*. Esqueleto apendicular. Biomecánica. Reconstrucción muscular. Notoungulados.

## Introducción

El género *Paedotherium* Burmeister (Hegetotheriidae, Pachyrukhinae) reúne a pequeños ungulados extinguidos nativos de América del Sur pertenecientes al Orden Notoungulata (Suborden Typotheria). Entre la gran variedad de ungulados nativos, los notoungulados constituyen uno de los linajes taxonómica y numéricamente más abundantes desde el Pa-

leógeno hasta el Pleistoceno Tardío (Bond, 1986). Al igual que lo sucedido con otros grupos de ungulados nativos, la diversidad del orden comenzó a disminuir a partir del Neógeno y, hacia fines de este período, quedó representado solamente por formas especializadas y distintivas (Bond, 1986).

El género *Paedotherium* corresponde al último representante de los Hegetotheriidae (Cerdeño y Bond, 1998). Su registro se extiende desde el Mioceno Tardío al Pleistoceno Temprano (figura 1) y se considera al Piso/Edad Uquiense (Marplatense *sensu* Cione y Tonni, 1995) como último momento de abundancia del género. Han sido reconocidas dos especies plio-pleistocenas, *P. typicum* Ameghino y *P. bonaerense*

<sup>1</sup>Departamento Científico Paleontología de Vertebrados, Museo de Ciencias Naturales La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina. CONICET. [elissamburu@hotmail.com](mailto:elissamburu@hotmail.com)

Ameghino, ambas descendientes de la especie mioceña *P. minor* Cabrera (Cerdeño y Bond, 1998). *Paedotherium bonaerense* y *P. typicum* tienen un registro muy frecuente desde el Plioceno al Pleistoceno Temprano y son los mamíferos más abundantes de la provincia de Buenos Aires en los Pisos/Edades Montehermosense (5,8-4 Ma) y Chapadmalalense (4-3,2 Ma). El registro de estas especies es continuo temporalmente. Durante el Chapadmalalense Superior, *P. bonaerense*, considerada la especie más derivada, predomina sobre *P. typicum* (Bond *et al.*, 1995; Cerdeño y Bond, 1998).

Los Typotheria y en especial los Pachyrukhinae muestran marcadas adaptaciones roentiformes en el cráneo y el esqueleto postcranial, características enfatizadas desde los primeros estudios sobre el género (Ameghino, 1889). En estratos de la Formación Chapadmalal (Plioceno Superior), aflorantes en los acantilados que se extienden entre Mar del Plata y Miramar (provincia de Buenos Aires, Argentina), se encuentran paleocuevas tradicionalmente asignadas al género *Actenomys* Burmeister (Rodentia, Octodontidae) (Kraglievich, 1952). Dentro de estas paleocuevas también se han hallado restos de *Paedotherium* (Ameghino, 1908; Frenguelli, 1921; Genise, 1989; Scognamillo, 1993), siendo, después de *Actenomys*, el mamífero más estrechamente ligado a ellas (Genise, 1989). Aunque son escasos los datos para especular sobre la relación de *Paedotherium* con las cuevas (Genise, 1989; Scognamillo, 1993), este hecho podría indicar la existencia de un hábito cavador para *Paedotherium*, pero son necesarios estudios detallados de su anatomía funcional para aclarar el tema (Cerdeño y Bond, 1998).

En este trabajo se analiza la aptitud fosorial de las especies de *Paedotherium*. Se tienen en cuenta características morfológicas y biomecánicas del esqueleto apendicular y se utilizan índices funcionales que mostraron tener relevancia en la interpretación del esqueleto apendicular de roedores caviomorfos vivos (Elissamburu, 2000, 2001; Elissamburu y Vizcaíno, 2004). Los roedores caviomorfos resultan un buen grupo de comparación entre los mamíferos con representantes actuales, ya que las características generales del esqueleto apendicular y la masa corporal son similares a las de *Paedotherium* (presencia de clavícula, radio y ulna no fusionados, autopodio sin reducciones importantes y disposición de los miembros apta para cavar por rascado). También se efectúan comparaciones entre *Paedotherium* y otros Typotheria Hegetotheriidae (*Hegetotherium* Ameghino y *Pachyrukos* Ameghino) e Interatheriidae (*Protytherium* Ameghino e *Interatherium* Ameghino).

Los objetivos del trabajo son: a) evaluar la utilidad de los índices para interpretar funcionalmente el esqueleto apendicular en roedores caviomorfos vivien-

tes y su aplicación a pequeños ungulados nativos; b) analizar la aptitud fosorial de las especies plio-pleistocenas de *Paedotherium*, *P. typicum* y *P. bonaerense*, y las posibles diferencias funcionales entre ellas; y c) comparar la aptitud fosorial de las especies de *Paedotherium* con las de otros notoungulados roentiformes de similar tamaño (otros hegetotéridos e interatériidos).

## Material y métodos

En el material fósil se incluyen 34 ejemplares de *Paedotherium* (tres determinados como *P. typicum* y seis como *P. bonaerense*), seis ejemplares de *Hegetotherium*, nueve de *Pachyrukos*, dos de *Protytherium* y tres de *Interatherium* (Apéndice 1). Entre los roedores caviomorfos utilizados para la comparación, se incluyen 23 ejemplares (Apéndice 2) correspondientes a cinco géneros con representantes vivientes y distintas adaptaciones funcionales del esqueleto apendicular (tabla 1). El material se halla depositado en el Museo de Ciencias Naturales de Mar del Plata, Museo de La Plata, Museo Argentino de Ciencias Naturales (Buenos Aires) y en el American Museum of Natural History de Nueva York (EE.UU.).

### Reconstrucción del esqueleto apendicular de *Paedotherium*

La disposición de los segmentos de las extremidades y los principales músculos apendiculares de las especies de *Paedotherium* se reconstruyen teniendo en cuenta los patrones anatómicos observados en mamíferos actuales. Se consideran principalmente las disposiciones osteo-musculares de roedores (Woods, 1972; Ryan, 1989) y de mamíferos terios de pequeño tamaño (Fischer *et al.*, 2002; Witte *et al.*, 2002).

### Análisis morfológico y morfofuncional

Se tomaron 12 medidas de los huesos largos (figura 2), correspondientes a diámetros y longitudes funcionales de los huesos y a sitios de inserción muscular, y dos medidas dentarias, con calibre digital de

**Tabla 1.** Roedores caviomorfos usados en la comparación. Se indican el hábito, la masa corporal estimada (en kg), el desvío estándar (Sd) y el número de ejemplares (n) / *List of caviomorph rodents for comparison, including habits, body mass (in kg), standard deviation (Sd), and number of specimens (n).*

Especie	Hábito	Masa	Sd	n
<i>Lagostomus maximus</i>	Cavador	5,97	0,83	4
<i>Myocastor coypus</i>	Cavador ocasional	3,73	0,67	4
<i>Cavia aperea</i>	Generalista	1,67	0,97	7
<i>Dasyprocta</i> sp.	Cursorial	2,97	0,1	3
<i>Dolichotis patagonum</i>	Cursorial	9,18	1,76	5

Edad	Piso/Edad	Unidad litoestratigráfica	<i>P. minor</i>	<i>P. typicum</i>	<i>P. bonaerense</i>
Pleistoceno	Ensenadense	Fm. Ensenada			?
	Marplatense	Fm. San Andrés			
Fm. Vorohué Fm. Barranca de los Lobos					
Plioceno	Chapadmalense	Fm. Chapadmalal			
		"Limolitas claras"			
	Montehermosense	Fm. Monte Hermoso			
Mioceno	Hueyqueriense	Fm. Epecuén			
	Chasicoan	Fm. Arroyo Chasicó			

**Figura 1.** Distribución temporal de las especies de *Paedotherium* (Cerdeño y Bond, 1998) / *Temporal distribution of Paedotherium species* (Cerdeño and Bond, 1998).

precisión 0,01 mm. Se midieron la longitud del húmero (LH), el diámetro transversal del húmero (DTH), el diámetro anteroposterior del húmero (DAPH), la longitud deltoidea (LDH), el ancho epicondilar (DEH), la longitud del olécranon (LO), la longitud funcional de la ulna (LFU), el diámetro transversal de la ulna (DTU), la longitud funcional del fémur (LF), el diámetro transversal del fémur (DTF), la longitud de la tibia (LT), el diámetro transversal de la tibia (DTT), la longitud del segundo molar superior (SUML) y la longitud de los molares inferiores (LMRL).

Once de estas medidas se utilizan para calcular siete índices funcionales. Los índices incluidos, listando los de la extremidad anterior desde la porción proximal a la distal y seguidos por los de la extremidad posterior en el mismo orden, son:

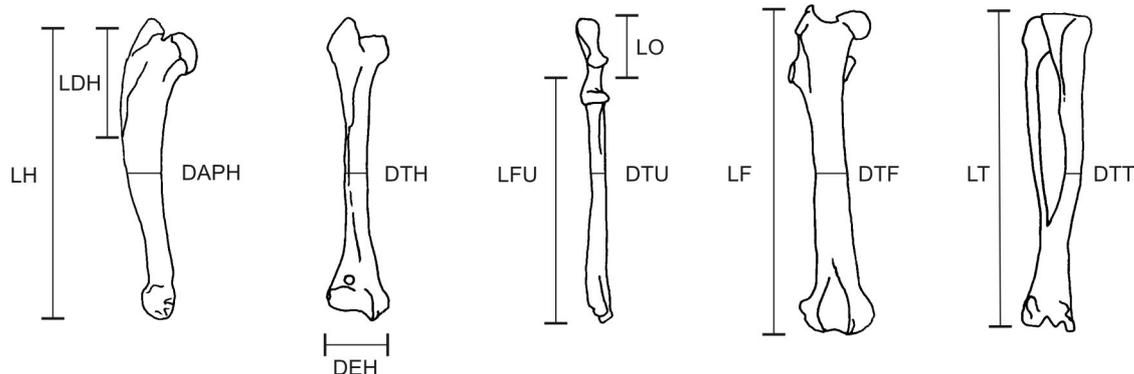
*Índice de Momento del Hombro* (SMI): es la longitud

deltoidea dividida por la longitud del húmero ( $LDH/LH \times 100$ ). Es un indicador de la ventaja mecánica de los músculos deltoideos y pectoral mayor que actúan sobre la articulación del hombro.

*Índice de Robustez del Húmero* (HRI): es el diámetro transversal del húmero dividido por la longitud funcional del húmero ( $DTH / LH \times 100$ ). Es un indicador de la robustez del brazo.

*Índice Epicondilar* (EI): es el ancho epicondilar del húmero dividido por la longitud funcional del húmero [ $DEH/LH \times 100$ ]. Es un indicador de la superficie relativa disponible para el origen de músculos flexores, pronadores y supinadores del antebrazo.

*Índice de Habilidad Fosorial* (IFA): es la longitud del olécranon dividida por la longitud funcional de la ulna ( $LO/LFU \times 100$ ). Es un indicador de la ventaja mecánica de los músculos tríceps y dorsoepitrocleares en la extensión del codo.



**Figura 2.** Medidas de los huesos largos. LH, longitud del húmero; LDH, longitud deltoidea; DTH, diámetro transversal del húmero; DAPH, diámetro anteroposterior del húmero; DEH, ancho epicondilar; LO, longitud del olécranon; LFU, longitud funcional de la ulna; DTU, diámetro transversal de la ulna; LF, longitud funcional del fémur; DTF, diámetro transversal del fémur; LT, longitud de la tibia; DTT, diámetro transversal de la tibia / *Measurements of the long bones. LH, functional humerus length; LDH, deltoideid length of the humerus; DTH, transverse diameter of the humerus; DAPH, anteroposterior diameter of the humerus; DEH, diameter of the epicondyles; LO, olecranon length; LFU, functional ulna length; DTU, transverse diameter of the ulna; LF, functional femur length; DTF, transverse diameter of the femur; LT, tibia length; DTT, transverse diameter of the tibia.*

**Índice de Robustez de la Ulna (URI):** es el diámetro transversal de la ulna dividido por la longitud funcional de la ulna ( $DTU/LFU \times 100$ ). Es un indicador de la robustez del antebrazo y del ancho relativo disponible para la inserción de los músculos relacionados con la pronación y supinación del antebrazo y flexión de la mano y dígitos.

**Índice de Robustez del Fémur (FRI):** es el diámetro transversal del fémur dividido por la longitud funcional del fémur ( $DTF/LF \times 100$ ). Es un indicador de la robustez de la porción proximal del miembro posterior.

**Índice de Robustez de la Tibia (TRI):** es el diámetro transversal de la tibia dividido por la longitud de la tibia ( $DTT/LT \times 100$ ). Es un indicador de la robustez de la tibia y del ancho relativo disponible para la inserción de los músculos que actúan a través del tobillo.

La masa corporal de *Paedotherium* es estimada mediante ecuaciones alométricas construidas sobre la base de medidas dentarias (LMRL, SUML; Janis, 1990) y medidas de los huesos largos de ungulados actuales (LH, DTH, LF y DTF; Scott, 1990) y de roedores caviomorfos (DAPH, DTF; Biknevičius, 1999, Biknevičius *et al.*, 1993). La estimación de masas para las especies del género *Paedotherium* se obtiene al promediar las estimaciones para cada ecuación, seguida del promedio dentro de cada grupo de ecuaciones (ecuaciones dentarias, ecuaciones de huesos largos de ungulados y ecuaciones de huesos largos de roedores) y, finalmente, promediando las estimaciones obtenidas de cada grupo. La estimación de masa obtenida se compara con la estimación promedio dada por cada ecuación y las ecuaciones que generan las estimaciones más próximas al promedio final se seleccionan para estimar la masa de cada ejemplar fósil de *Paedotherium* y de los restantes hegetotéridos e interatéridos, incluida en los posteriores análisis. La masa de los ejemplares de roedores caviomorfos se estima con las ecuaciones citadas de Biknevičius (1999) y Biknevičius *et al.* (1993).

Los índices se correlacionan entre sí y con la masa corporal (coeficiente de Pearson) en el género *Paedotherium* y en el grupo de roedores caviomorfos para evaluar la similitud de asociación entre las variables en ambos grupos. Se construye un Análisis de Componentes Principales (PCA) en el grupo de roedores caviomorfos para analizar la relación entre los índices y la función de las extremidades. Los índices que muestran una clara relación con la función de las extremidades en los roedores caviomorfos y presentan correlaciones similares entre sí tanto en el grupo de roedores como en *Paedotherium*, son seleccionados para construir un Análisis Discriminante (DA) entre los grupos de roedores caviomorfos. Los valores promedio para los ejemplares de *P. typicum*, *P. bonaerense* y *Paedotherium* spp. son incorporados al DA con el

fin de analizar las adaptaciones funcionales del esqueleto apendicular en base a la asignación de dichos taxa a alguna de las categorías funcionales reconocidas entre los roedores caviomorfos. Los promedios del resto de los representantes fósiles (*Pachyrukhos*, *Hegetotherium*, *Protypotherium* e *Interatherium*) también son incorporados al DA para evaluar su asignación a alguna de las categorías. Las diferencias entre las especies de *Paedotherium* se analizan por medio del test no paramétrico de Mann-Whitney de diferencia de medias (Zar, 1984). En este último caso, se trabaja sólo con los índices del húmero y del fémur por tratarse del material más representativo entre los ejemplares fósiles. Se construyen un PCA y un análisis de correlaciones de Pearson con los valores promedio de los índices para cada género fósil con el fin de explorar las variaciones principales del esqueleto apendicular entre los notoungulados.

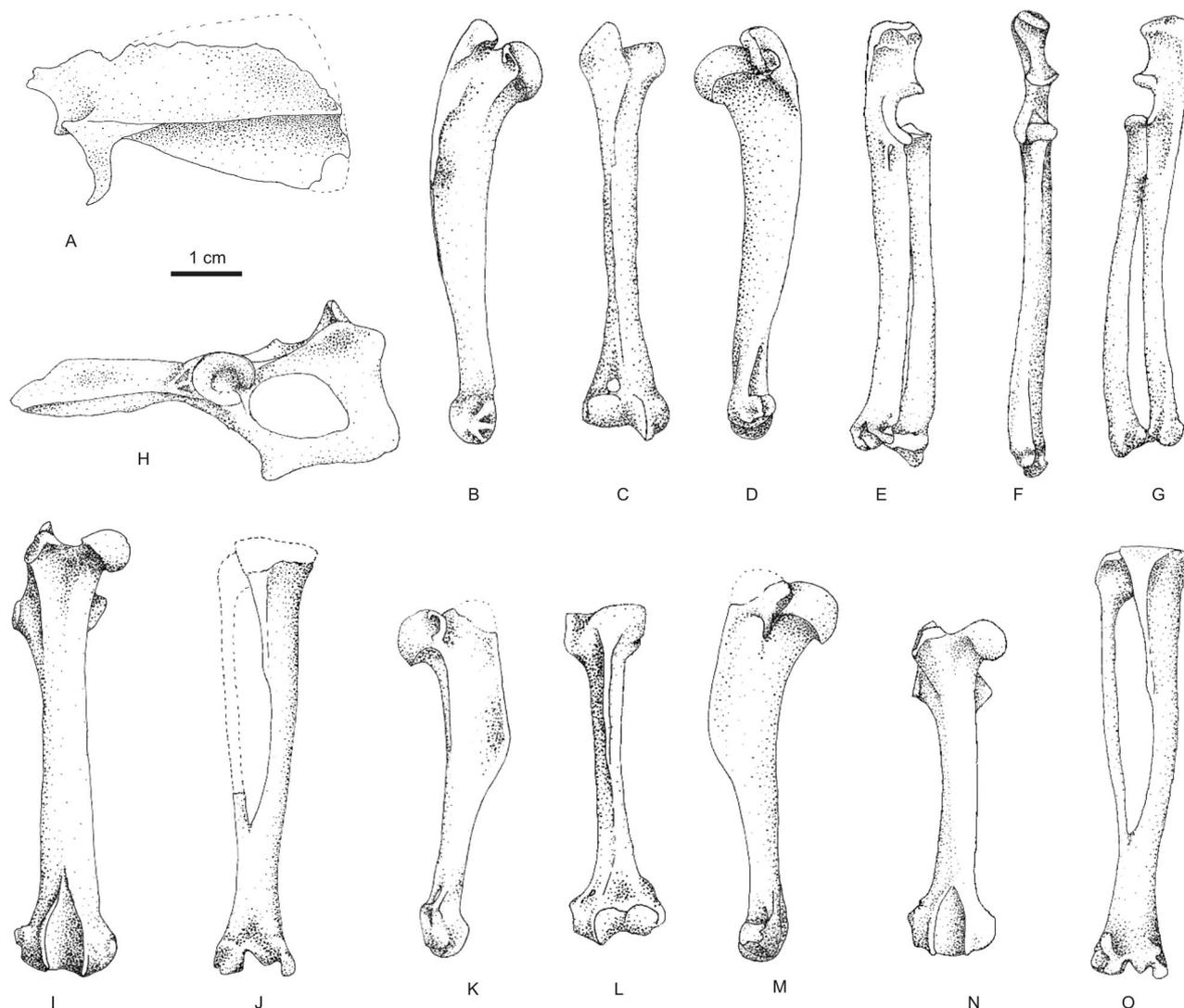
## Resultados

### Descripción osteológica y reconstrucción muscular

Se detallan los caracteres anatómicos más relevantes, así como las diferencias entre las especies *P. typicum* y *P. bonaerense*. En cada descripción se especifican los ejemplares evaluados (figura 3). En la figura 4 se detallan las inserciones musculares y en la figura 5 se reconstruyen las extremidades de *Paedotherium* con los principales músculos apendiculares.

**Escápula.** Especímen: 1008-M (*P. typicum*). El material no se encuentra completo, falta la porción posterior de la región supra y subescapular, así como el extremo anterior de la espina escapular. Las proporciones de las porciones supra y subescapular son semejantes, correspondiéndose con un desarrollo similar de los músculos supra e infraespinoso (Smith y Savage, 1955). El acromion es prominente, por lo que el músculo acromiodeltoideo habría sido importante. El proceso coracoides es poco conspicuo, se corresponde con el sitio de inserción de los músculos coracobrachial y porción corta del bíceps.

**Estilopodio: Húmero.** Especímenes: 607-M, 723-S, 158-S, 361-S, 710-S (*P. bonaerense*); 226-S, 698-S, 1008-M (*P. typicum*); 462-S (sin determinar, S/D). El cuerpo del húmero es sigmoideo en vista lateral. La tuberosidad mayor y menor son prominentes. La tuberosidad mayor es más conspicua en *P. typicum* que en *P. bonaerense* y con un mayor distanciamiento de la cabeza articular. Sobre ésta se insertarían los músculos infraespinoso y *teres minor*. La tuberosidad menor, asociada con la inserción del músculo subescapular, tiene una superficie plana en su cara lateral, estriada en *P. typicum*. La cresta deltoidea es continua con la tuberosidad mayor, similar a lo observado en *Cavia* Pallas, *Dasyprocta* Illiger y *Dolichotis* Desmarest, y se extiende hasta aproximadamente la mitad de la diáfisis. En *P. bonaerense* la cresta alcanza un desarrollo anteroposterior mayor que en *P. typicum*. Sobre ésta se insertan los músculos del complejo deltoideo. *Paedotherium typicum* presenta una espina angosta, continua con la cresta deltoidea, que se prolonga hasta el cuarto distal del húmero y posiblemente se relaciona con la inserción del músculo pectoral mayor. Sobre la cara medial de la diáfisis, próxima al extremo distal de la cresta deltoidea, se distingue una superficie de inserción muscular posiblemente asociada a los músculos *latissimus dorsi* y *teres major*. En la epífisis distal, el epicóndilo medial predomina sobre el lateral. Sobre éstos se insertan los músculos pronadores, flexores y supinadores del autopodio. En *P. bonaerense* el desarrollo de los epicóndilos es más conspicuo que en *P. typicum* y similar al observado en *Myocastor* Kerr,



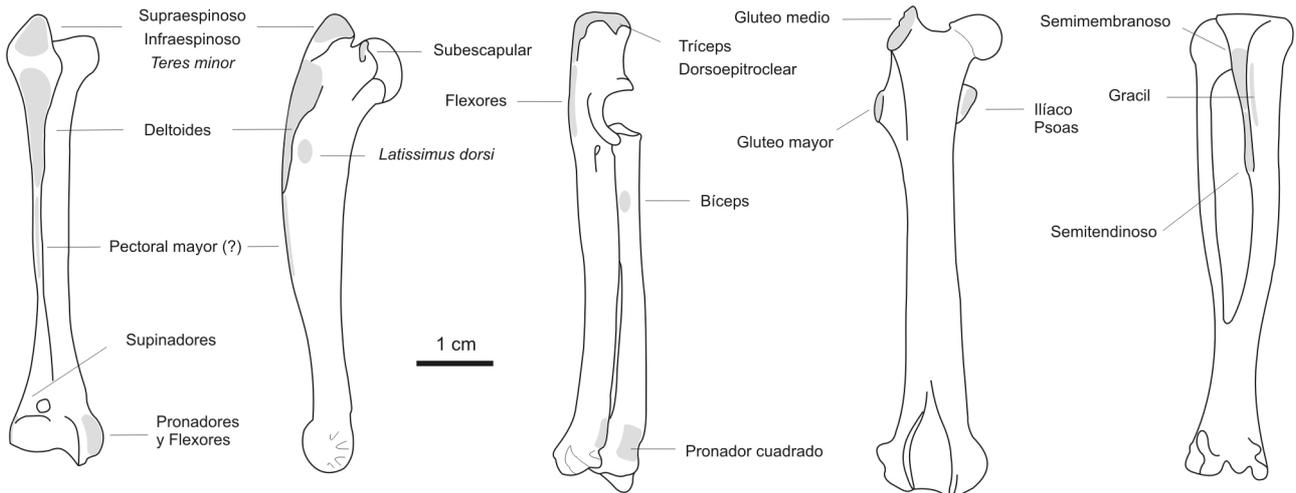
**Figura 3.** Elementos óseos de las extremidades de *Paedotherium*. **A-J**, *P. typicum*: **a**, escápula (MMdP1008-M); **B-D**, húmero (MMdP226-S); **E-G**, radio y ulna (MMdP1008-M); **H**, cintura pélvica (MMdP226-S); **I**, fémur (MMdP226-S); **J**, tibia (MMdP226-S); **K-O**, *P. bonaerense* (MMdP710-S): **K-M**, húmero; **N**, fémur; **O**, tibia / *Skeletal limbs bones of Paedotherium*. **A-J**, *P. typicum*: **A**, scapula (MMdP1008-M); **B-D**, humerus (MMdP226-S); **E-G**, radio and ulna (MMdP1008-M); **H**, pelvic girdle (MMdP226-S); **I**, femur (MMdP226-S); **J**, tibia (MMdP226-S); **K-O**, *P. bonaerense* (MMdP710-S): **K-M**, humerus; **N**, femur; **O**, tibia.

*Lagostomus* Brookes e *Hydrochaeris*. En la tróclea, el margen interno se proyecta distalmente y conforma una superficie articular más angosta y vertical en *P. typicum*. La fosa olecraneana es profunda y se encuentra perforada en los especímenes 723-S (*P. bonaerense*) y 226-S, 698-S y 1008-M (*P. typicum*); suele ser profunda y perforada en *Cavia* y *Dasyprocta*.

**Zeugopodio o propodio: ulna y radio.** *Ulna*: Especímenes: 361-S, 723-S (*P. bonaerense*); 698-S, 1008-M (*P. typicum*). *Radio*: Especímenes: 361-S, 723-S (*P. bonaerense*); 1008-M (*P. typicum*); 500-S, 1719-M (S/D). El cuerpo de la ulna y radio es curvo, con las caras de articulación proximal y distal entre ambos reducidas. En la ulna, la superficie de articulación proximal se ubica anteriormente, es lisa y levemente cóncava, por lo que sería posible el libre movimiento del radio, al igual de lo que sucede en la mayoría de los roedores caviomorfos. El olécranon tiene crestas pronunciadas en el extremo terminal y en su borde medial, asociadas con la inserción de los músculos tríceps y dorsoepitrocLEAR, en la parte terminal, y con los principales músculos flexores del autopodio, en la porción medial. Sobre la superficie medial de la porción proximal de la diáfisis, se desarrolla una cresta ósea asociada posiblemente

a la inserción del músculo braquial anterior. Distalmente, el borde frontal se ensancha hacia el lado interno y serviría de inserción al músculo pronador cuadrado. En el radio, en el extremo proximal de la diáfisis, se distingue la tuberosidad bicipital, asociada con la inserción del músculo bíceps.

**Cintura pélvica.** Especímen: 226-S (*P. typicum*). Las longitudes de las porciones ilíaca e isquiopúbica son semejantes, al igual que lo observado en los roedores caviomorfos. La superficie lateral externa del íleon, donde se insertan los músculos glúteo menor y glúteo medio, es cóncava. La espina posterior del íleon es prominente, en relación con el sitio de inserción del músculo glúteo máximo. Sobre la cara interna del íleon, se distingue la zona de articulación con las vértebras sacras y, en la porción anterior a ésta, la superficie de origen del músculo ilíaco, flexor del fémur. En la porción media del íleon, continua al acetábulo, se encuentran una corta espina y dos fosas profundas, una superior y otra inferior a la espina, sobre las que se inserta el músculo recto femoral, extensor de la extremidad. En el isquion, la espina isquial y el tubérculo inferior se encuentran bien desarrollados. La espina y la superficie próxima a ésta se corresponde con el sitio de inserción de los mús-



**Figura 4.** Inserciones de los principales músculos apendiculares de *Paedotherium* / Principal muscular insertions of appendicular skeleton of *Paedotherium*.

culos gemelos superior e inferior, abductores y obturadores del fémur. Sobre el tubérculo inferior se inserta el músculo bíceps femoral, principal flexor de la tibia. La porción posterior a la espina se correspondería con los sitios de inserción de los músculos semitendinoso y semimembranoso, flexores de la tibia. Las características son similares entre *P. typicum* y *P. bonaerense*.

**Estilopodio: fémur.** Especímenes: 361-S, 723-S, 710-S (*P. bonaerense*); 226-S (*P. typicum*); 158-S, 195-S, 1719-M, 724-S (S/D). El cuerpo principal del fémur es aplanado antero-posteriormente. El eje es recto en *P. typicum* y curvado distalmente hacia el margen lateral en *P. bonaerense*. La cabeza articular proximal es semiesférica y con la *fovea capitis* de posición casi ecuatorial. El trocánter mayor, el trocánter menor y el tercer trocánter tienen un amplio desarrollo. El trocánter mayor es más conspicuo en *P. typicum* que en *P. bonaerense* y sobrepasa la cabeza articular del fémur. En el trocánter mayor de *P. typicum* se distingue, además, una cara antero lateral plana que estaría asociada con el sitio de inserción del músculo glúteo medio; en *P. bonaerense*, esta misma superficie es cóncava. El desarrollo del trocánter mayor en las especies de *Paedotherium* es comparable al de *Cavia*. El trocánter menor se prolonga hacia la parte posterior del fémur y presenta un borde superior irregular que aumentaría la superficie de inserción de los músculos iliaco y psoas mayor. El tercer trocánter, sitio de inserción del glúteo mayor, es de posición más distal en *P. typicum*. La presencia del tercer trocánter, ausente en la gran mayoría de los roedores caviomorfos, es comparable, aunque con menor desarrollo proporcional, al de los ungulados perisodáctilos actuales. Éste es un carácter compartido por todos los notoungulados tipotéridos. La fosa intertrocanterica es pronunciada; en ella se insertan los principales músculos aductores y obturadores del fémur: músculos gemelos, femoral cuadrado y obturadores.

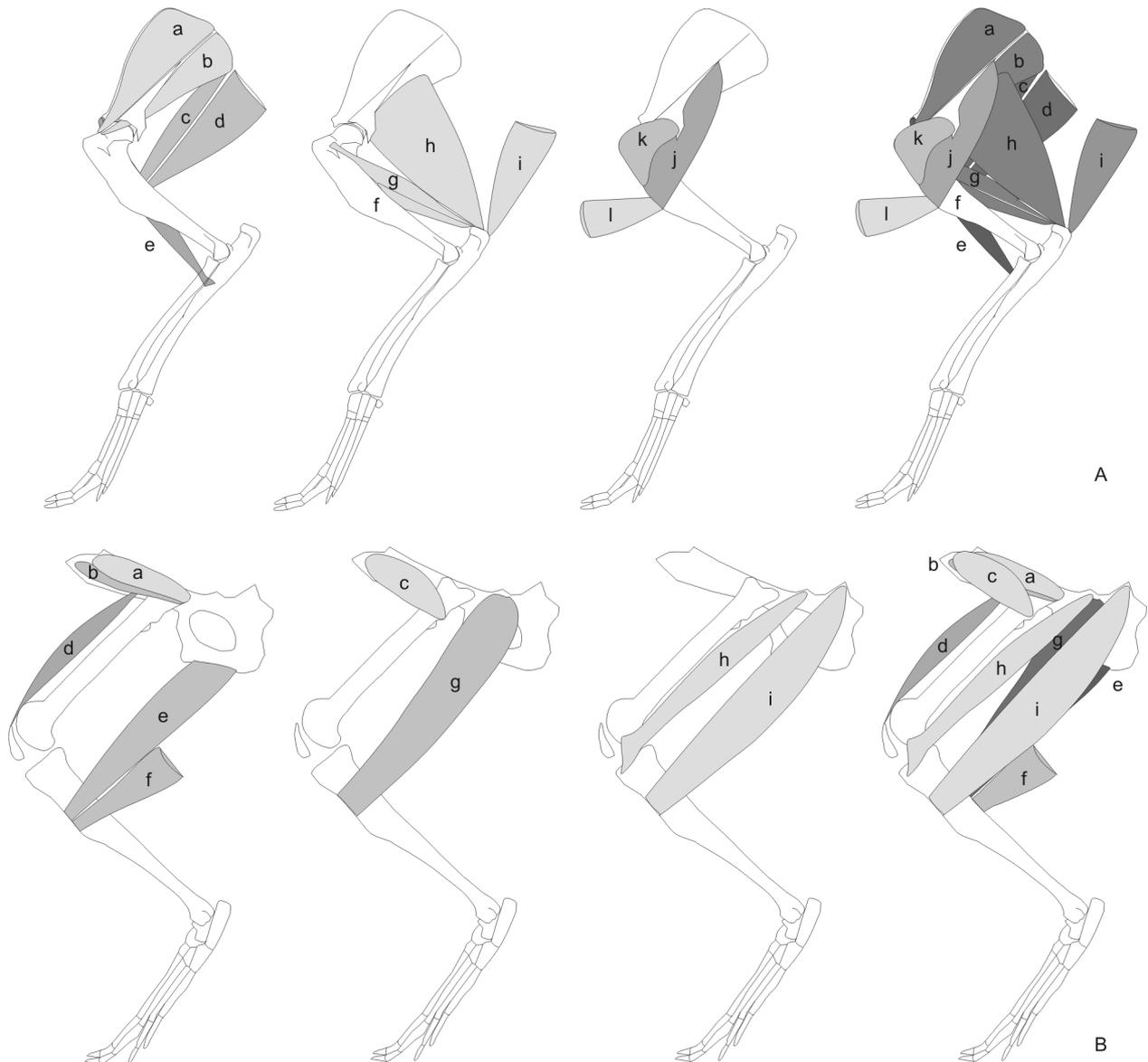
**Zeugopodio: tibio-fíbula.** Especímenes: 361-S, 710-S (*P. bonaerense*); 226-S (*P. typicum*); 98-S, 158-S, 500-S, 1648-M (S/D). La tibia y la fíbula se encuentran fusionadas en sus extremos proximal y distal y constituyen un único cuerpo óseo en el tercio distal del hueso. Continúa con la tuberosidad tibial, sitio de inserción del tendón patelar, se extiende la espina anterior de la tibia hasta aproximadamente un tercio del hueso. La espina es más conspicua en *P. bonaerense* que en *P. typicum*, con una mayor extensión distal y la cara interna más cóncava. Sobre la zona interna de la espina se insertan los músculos flexores del autopodio y sobre el filo anterior de la misma los músculos grácil (aductor), semitendinoso y semimembranoso. La fíbula es reducida en grosor y aplanada transversalmente. Los maleolos medial y lateral se encuentran igualmente desarrollados y conforman una superficie articular para el astrágalo con pronunciadas crestas y hendiduras que limitan el movimiento del autopodio a un plano antero posterior.

### Análisis morfométrico y morfofuncional

**Estimación de la masa corporal.** Las ecuaciones alométricas basadas en medidas de huesos largos y medidas dentarias de ungulados y medidas de huesos largos de roedores caviomorfos dieron valores de masa corporal para el género *Paedotherium* que variaron entre 0,96 y 3,6 kg (tabla 2), correspondiéndole al grupo de ecuaciones basadas en medidas dentarias el valor promedio más bajo de estimación (0,98). La masa calculada sobre los promedios de los grupos de ecuaciones, considerada como una aproximación a la masa promedio del género *Paedotherium*, fue de 1,86 kg y se encuentra dentro del rango de masa de los roedores caviomorfos considerados para la comparación (tabla 1).

Dada la variación entre los valores de masa estimados por cada ecuación alométrica y debido a que no todas las medidas están disponibles para cada uno de los ejemplares, para calcular la masa individual de los ejemplares de *Paedotherium*, *Pachyrukos*, *Hegetotherium*, *Interatherium* y *Protypotherium* utilizadas en los análisis posteriores (Apéndice 3), se seleccionaron las ecuaciones que dieron valores de estimación similares y más próximos al valor de masa promedio calculado para *Paedotherium*. Estas ecuaciones corresponden a las de Scott (1990) basadas en medidas del húmero, LH y DTH, y a la de Biknevicius (1999) basada en el diámetro transversal del fémur (DTF).

**Correlaciones entre los índices y con la masa corporal.** En la tabla 3 se dan los promedios de los índices obtenidos para cada taxón considerado. En los roedores caviomorfos, en general, los valores de los índices son mayores en *Lagostomus* y menores en *Dolichotis*. El índice TRI presenta muy poca variación. Para las especies de *Paedotherium*, los valores quedan comprendidos entre los observados para *Cavia*, *Myo-*



**Figura 5.** Reconstrucción muscular del esqueleto apendicular de *Paedotherium*. **A**, extremidad anterior: **a**, supraespinoso; **b**, infraespinoso; **c**, teres mayor; **d**, latissimus dorsi; **e**, bíceps braquial; **f-g-h**, tríceps; **i**, dorsoepitrocLEAR; **j-k**, deltoides (espinodeltoideus, acromiodeltoideus); **l**, pectoral mayor. **B**, extremidad posterior: **a**, glúteo medio; **b**, glúteo menor; **c**, glúteo mayor; **d**, recto femoral; **e**, grácil; **f**, semitendinoso; **g**, semimembranoso; **h**, caudofemoral; **i**, bíceps femoral / Muscular reconstruction of appendicular skeleton of *Paedotherium*. **A**, fore limb: **a**, supraspinatus; **b**, infraspinatus; **c**, teres major; **d**, latissimus dorsi; **e**, biceps brachii; **f-g-h**, triceps; **i**, dorsoepitrocLEAR; **j-k**, deltoideus (spinodeltoideus, acromiodeltoideus); **l**, pectoralis major. **B**, hind limb: **a**, gluteus medius; **b**, gluteus minimus (*g. profundus*); **c**, gluteus maximus (*g. superficialis*); **d**, rectus femoris; **e**, gracilis; **f**, semitendinosus; **g**, semimembranosus; **h**, caudofemoris; **i**, biceps femoris.

*castor* y *Lagostomus*, salvo para el FRI y TRI. *Paedotherium bonaerense* tiene valores de los índices mayores que los de *P. typicum*, excepto para el FRI. En los demás notoungulados, los índices quedan comprendidos dentro del rango de las especies de *Paedotherium* o son más elevados, salvo para el HRI y FRI en *Pachyruhos*, HRI en *Hegetotherium* e IFA en *Protypotherium* que tienen valores menores. El valor de los índices para cada ejemplar fósil se detalla en el Apéndice 4.

En las tablas 4, 5 y 6, se muestran las correlaciones de los índices entre sí y con la masa corporal en el

grupo de roedores caviomorfos, dentro del género *Paedotherium* y en el grupo de notoungulados, respectivamente. Tanto los roedores caviomorfos como el género *Paedotherium* presentan correlaciones positivas entre los pares HRI-EI, HRI-URI, HRI-IFA, IFA-EI e IFA-URI ( $r > 0,5$ ,  $p < 0,05$ ); los valores de correlación son mayores en el género *Paedotherium*, salvo para el par HRI-EI.

Los roedores y las especies de *Paedotherium* difieren respecto a la correlación entre algunos de los caracteres apendiculares. En los roedores caviomorfos se correlacionan positivamente los pares EI-URI, FRI-

TRI e IFA-FRI ( $r > 0,5$ ;  $p < 0,05$ ). Por otro lado, en *Paedotherium* existe una correlación positiva entre los pares SMI-EI y HRI-FRI ( $r > 0,5$ ;  $p < 0,05$ ). Las restantes correlaciones tienen valores menores a 0,5. En los notoungulados, solamente se correlacionan el par HRI-URI (al igual que sucede en roedores y *Paedotherium*) y el par HRI-FRI (como sucede en *Paedotherium*).

La masa corporal, en los roedores, no presenta valores de correlación elevados con ninguno de los índices. Existe baja correlación negativa con el FRI ( $r: -0,48$ ;  $p < 0,05$ ) y el IFA ( $r: -0,42$ ;  $p < 0,05$ ) y positiva con el SMI ( $r: 0,44$ ;  $p < 0,05$ ). Dentro del género *Paedotherium*, la masa corporal no se correlaciona con ninguno de los índices. Entre los notoungulados, la masa se correlaciona positivamente con el TRI ( $r: 0,82$ ;  $p < 0,05$ ).

**Análisis de Componentes Principales.** En el grupo de roedores caviomorfos, el PCA se construye con las variables SMI, HRI, EI, IFA, URI, FRI, TRI y la masa corporal. Los dos primeros componentes (tabla 7) tienen autovalores mayores a 1 y se corresponden con porcentajes de varianza mayores a los predichos por el modelo de *broken stick* ( $\lambda_1: 37,04$ ;  $\lambda_2: 22,76$ ;  $p = 7$ ), por lo que se consideran relevantes para la interpretación de los datos (Legendre y Legendre, 1998).

El PC 1 separa los taxa de roedores según los tipos funcionales entre cavadores y cursoriales (figura 6). El componente tiene un elevado factor de carga de las variables HRI, EI, IFA y URI. Las variables FRI y TRI tienen un factor de carga moderado. La masa corporal no influye sobre la variación de los datos en el componente. *Dolichotis* presenta los valores menores, seguidos por los de *Dasyprocta*, y *Lagostomus* los mayores. *Myocastor* y *Cavia* tienen valores intermedios, superpuestos con los menores valores de *Lagostomus*. Las formas cavadoras quedan caracterizadas principalmente por una mayor robustez de la porción proximal y distal de la extremidad anterior, mayor desarrollo del olécranon y mayor desarrollo muscular del antebrazo que las formas cursoriales. Poseen, además, el fémur y la tibia más robustos. El PC 2 separa a los generalistas, con los menores valores sobre el componente, de los restantes taxa. Sobre este componente, las variables SMI y la masa corporal tienen la mayor carga, mientras que las variables EI y FRI tienen carga moderada.

A diferencia de lo que sucede con los índices vinculados al PC1, los índices que explican la variación sobre el PC2 no presentan correlaciones similares entre los roedores y el género *Paedotherium*. La variación sobre el segundo componente responde a características particulares del grupo de roedores y, por lo tanto, no se considera relevante para interpretar funcionalmente las extremidades de las especies de *Paedotherium*. La interpretación del esqueleto apendicular de *Paedotherium* se analiza teniendo en cuenta los

índices que tuvieron importancia sobre el primer componente.

En el grupo de notoungulados, el PCA se construyó con las variables HRI, EI, URI, IFA, FRI. Se excluyeron el SMI y TRI por no tener datos para todos los géneros considerados. Se obtuvieron dos componentes con autovalores mayores a 1 (tabla 8) y con porcentajes de la varianza total significativos de acuerdo con el modelo de *broken stick* ( $p = 5$ ;  $\lambda_1, \lambda_2: 71,3$ ). La variación sobre el PC1 se asocia con el incremento de las variables HRI, EI, IFA, URI y FRI. Sobre este componente, *Pachyrukos* tiene el menor valor e *Interatherium* el mayor (figura 7). Entre ellos se ubican *P. typicum* seguido de *P. bonaerense* junto con *Hegetotherium* y *Protypotherium*. En el segundo componente, el HRI tiene carga moderada positiva y el IFA carga moderada negativa. Sobre este componente *Hegetotherium* tiene el menor valor y *Protypotherium* el mayor. Entre ellos se ubican *Pachyrukos* y *P. bonaerense* seguidos por *Interatherium* y *P. typicum*.

**Análisis Discriminante.** El análisis discriminante entre los grupos de roedores caviomorfos se construye con las variables HRI, EI, IFA y URI. Estas variables mostraron estar altamente relacionadas con la función de las extremidades en los roedores caviomorfos (ver PCA) y presentaron correlaciones similares en roedores caviomorfos y *Paedotherium*. La función discriminante es altamente significativa (Wilks' Lambda: 0,02247, F (12,47)=12,770;  $p < 0,001$ ). Los ejemplares de roedores de los grupos cursoriales, generalistas, cavadores ocasionales y cavadores son reasignados correctamente en el 100% de los casos.

El promedio de los índices entre las especies de *Paedotherium* así como el promedio para los ejemplares de *P. bonaerense* son asignados por la función discriminante al grupo de los cavadores ocasionales. El promedio para los ejemplares de *P. typicum* es asignado al grupo de los generalistas. Entre los restantes notoungulados comparados, el promedio para *Pachyrukos* y para *Protypotherium* se asigna al grupo cavador ocasional, mientras que el promedio para *Hegetotherium* y para *Interatherium* se asigna al grupo de los cavadores.

**Diferencia de medias entre las especies de *Paedotherium*.** Las diferencias de medias para los índices del húmero (SMI, HRI e EI) y del fémur (FRI) entre las especies de *Paedotherium* (tabla 3), fueron significativas sólo para el EI ( $Z = 1,936$ ,  $p = 0,05$ ), con valores de 29,4 para *P. bonaerense* ( $SD = 1,23$ ,  $n = 5$ ) y 24,2 para *P. typicum* ( $SD = 1,71$ ,  $n = 2$ ). Los valores que adquiere este índice entre el material no determinado de *Paedotherium* (8 ejemplares) son claramente próximos al rango de variación para una u otra especie, salvo un caso con valores intermedios (Apéndice 4). El análisis morfométrico del esqueleto apendicular de

*Paedotherium* sugiere que ambas especies son claramente diferenciadas sobre la base de caracteres del húmero (Elissamburu y Vizcaíno, 2003).

## Discusión

### Caracterización de las especies de *Paedotherium*

**Extremidad anterior.** El desarrollo similar de las porciones supra y subescapular de la escápula se corresponde con lo observado en mamíferos con locomoción generalizada (Smith y Savage, 1955). Asimismo, el acromion prominente, si bien es un carácter variable en relación a los diferentes modos de locomoción, suele ser conspicuo en formas generalizadas y entre las adaptadas a generar fuerzas (Smith y Savage, 1955). No se dispuso de material para la especie *P. bonaerense*.

Aunque existen algunas diferencias entre las especies de *Paedotherium*, el húmero se caracteriza por el desarrollo prominente de las tuberosidades mayor y menor, la cresta deltoidea continua con la tuberosidad mayor que se extiende hasta aproximadamente la mitad de la diáfisis, el epicóndilo medial más desarrollado que el lateral y una fosa olecraneana profunda y perforada en algunos casos. Entre los roedores caviomorfos, el desarrollo proximal de la cresta se ha atribuido a una mayor importancia para el desarrollo de los músculos que se insertan proximalmente sobre ésta (músculos del complejo deltoideo), o al acercamiento de las inserciones musculares hacia la región articular, ambos relacionados con el hábito corredor (Horovitz, 1991). En *P. typicum* la tuberosidad mayor es más conspicua y la superficie lateral de la tuberosidad menor es estriada, lo que se puede asociar con una musculatura proximal más promi-

nente. Esta especie presenta además una espina, continua con la cresta deltoidea, que se relaciona con la posible inserción del músculo pectoral mayor. El desarrollo de la cresta deltoidea hacia la región proximal, así como el distanciamiento de la inserción del músculo pectoral mayor, podrían representar una modificación para el desarrollo de movimientos veloces (Woods, 1972). En *P. bonaerense*, la cresta deltoidea es más extensa anteroposteriormente y el desarrollo de los epicóndilos es mayor que en *P. typicum*. El desarrollo de los epicóndilos se diferencia significativamente entre ambas especies, revelando una importante diferencia funcional en relación con el desarrollo de los músculos flexores, pronadores y supinadores del antebrazo. *Paedotherium bonaerense* tiene un desarrollo epicondilar similar al de las especies de roedores caviomorfos adaptadas a desarrollar fuerzas en relación con la actividad cavadora.

Las características del radio y la ulna responden a las de un mamífero generalizado. Las superficies de articulación son lisas y la articulación proximal se ubica sobre la cara anterior de la ulna, por lo que sería posible el libre movimiento del radio (Hildebrand, 1988).

**Extremidad posterior.** En la cintura pélvica, el similar desarrollo de las porciones ilíaca e isquiopúbica, condición que se observa también entre los roedores, responde a un modelo no especializado. La porción ilíaca se asocia con el desarrollo de los músculos extensores del fémur y suele ser prominente en mamíferos en los que domina la velocidad; por otro lado, la porción isquiopúbica se asocia principalmente a los músculos extensores del fémur y los flexores de la tibia y suele predominar en mamíferos en los que prevalece el desarrollo de fuerzas para generar movimientos poderosos y relativamente lentos de la ex-

**Tabla 2.** Masa promedio en kg para *Paedotherium* spp., obtenida por ecuación, por grupo de ecuaciones (Scott, 1990; Janis, 1990; Biknevičius *et al.*, 1993; Biknevičius, 1999) y en promedio total. Entre paréntesis se detalla el desvío estándar de cada estimación. LH, longitud funcional del húmero; DTH, diámetro transverso del húmero; LF, longitud del fémur; DTF, diámetro transverso del fémur; LMRL, longitud de la serie molar inferior; SUML, longitud del M2; DAPH, diámetro anteroposterior del húmero. / Means and Sd of body mass in kg estimated by each equations, equation groups and total average. LH, functional humerus length; DTH, transverse diameter of the humerus; LF, functional femur length; DTF, transverse diameter of the femur; LMRL, lower molar row length; SUML, second upper molar length; DAPH, anteroposterior diameter of the humerus.

Estimaciones de masa	Ecuación	Promedio por ecuación	Promedio de ecuaciones	Promedio total
Scott (1990)	$\log M = 3,4026 * \log (LH) - 2,3707$	1,63 (0,56)	1,98 (0,95)	1,86 (0,82)
	$\log M = 2,485 * \log (DTH) + 1,0934$	2,09 (0,48)		
	$\log M = 3,4855 * \log (LF) - 2,9112$	0,96 (0,62)		
	$\log M = 2,821 * \log (DTF) + 0,9062$	3,21 (1,47)		
Janis (1990)	$\log M = 3,265 * \log (LMRL) - 0,536$	0,98 (0,32)	0,98 (0,005)	
	$\log M = 3,184 * \log (SUML) + 1,091$	0,99 (0,48)		
Biknevičius <i>et al.</i> , (1993) Biknevičius (1999)	$\log M = 2,484 * \log (DAPH) - 1,467$	3,59 (0,85)	2,61 (1,38)	
	$\log M = 2,585 * \log (DTF) - 2,002$	1,64 (0,81)		

**Tabla 3.** Promedios de los índices para cada taxón considerado. SMI, índice de momento del hombro; HRI, índice de robustez del humero; EI, índice epicondilar; URI, índice de robustez de la ulna; IFA, índice de habilidad fosorial; FRI, índice de robustez del fémur; TRI, índice de robustez de la tibia / Means of indices for each taxon. SMI, shoulder moment index; HRI, humerus robustness index; EI, epicondyle index; URI, ulna robustness index; IFA, index of fossorial ability; FRI, femur robustness index; TRI, tibia robustness index.

	Taxón	SMI	HRI	EI	URI	IFA	FRI	TRI
Roedores	<i>Dolichotis patagonum</i>	44,09	7,54	17,41	1,13	17,30	10,01	6,57
	<i>Dasyprocta</i> sp.	44,79	7,15	19,05	5,71	20,12	11,03	7,00
	<i>Cavia aperea</i>	40,64	8,33	19,21	5,93	26,45	13,06	7,26
	<i>Myocastor coypus</i>	44,01	11,08	30,06	6,17	24,16	11,58	6,83
	<i>Lagostomus maximus</i>	55,02	10,81	27,01	7,43	29,32	11,44	7,38
Notoungulados	<i>Paedotherium</i> spp.	52,65	8,5	26,71	6,0	24,40	10,6	5,3
	<i>P. typicum</i>	48,91	8,6	24,20	6,0	24,37	11,2	-
	<i>P. bonaerense</i>	53,81	8,8	29,40	6,2	25,55	10,7	6,1
	<i>Pachyrukos</i>	48,93	8,2	25,55	6,1	24,49	9,7	5,3
	<i>Hegetotherium</i>	48,78	7,9	29,01	6,3	30,94	11,0	6,2
	<i>Interatherium</i>	53,13	10,1	30,09	12	30,63	12,1	6,2
	<i>Protyotherium</i>	-	9,3	27,78	11,7	23,78	11,8	8,0

tremidad (Smith y Savage, 1955). Las características de la cintura pélvica son similares entre *P. typicum* y *P. bonaerense*.

El fémur se caracteriza por presentar una cabeza articular proximal semiesférica, con la *fovea capitis* de posición casi ecuatorial y los tres trocánteres con un amplio desarrollo. La posición de la *fovea capitis*, sitio de anclaje de la cabeza del fémur a la cavidad articular, se relaciona con la posición que adoptan las extremidades durante la locomoción. En mamíferos con disposición vertical de los miembros, la *fovea capitis* es de posición ecuatorial, mientras que en mamíferos generalizados tiende a desplazarse de esta región, en relación con la mayor abducción de las extremidades (Jenkins y Camazine, 1977). La presencia del tercer trocánter, ausente en la gran mayoría de los roedores caviomorfos, es comparable a la de los ungulados perisodáctilos actuales y estaría relacionada con la adaptación de la extremidad al modo de locomoción cursorial. Éste es un carácter compartido por todos los notoungulados tipotéridos. Existen diferencias entre las especies de *Paedotherium*. El eje princi-

pal del fémur es recto en *P. typicum* y curvado en *P. bonaerense*. En *P. typicum* el trocánter mayor es más conspicuo y sobrepasa la cabeza articular, mientras que el tercer trocánter es de posición más distal. Entre los roedores caviomorfos, el trocánter mayor tiene más desarrollo en *Dolichotis* y *Dasyprocta*, en relación con la locomoción cursorial. Estas diferencias en las características del fémur podrían estar asociadas con una mejor adaptación de la extremidad posterior para el desarrollo de mayor velocidad en la especie *P. typicum*.

El zeugopodio se caracteriza por la fusión de la tibia y la fíbula en sus extremos proximal y distal, el desarrollo de la espina tibial hasta aproximadamente un tercio del hueso y el similar desarrollo de los maléolos medial y lateral que conforman una superficie articular con pronunciadas crestas y hendiduras. La fusión de la tibia y la fíbula es un carácter presente entre los mamíferos con marcadas adaptaciones a la locomoción cursorial (Hildebrand, 1985) y se encuentra además entre los mamíferos con adaptaciones de la extremidad posterior para generar fuerzas poderoso-

**Tabla 4.** Correlaciones de los índices entre sí y con la masa corporal en el grupo de roedores caviomorfos. El asterisco indica las correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ) / Correlation among indices and with the body mass within caviomorph rodents. Asterisks indicate significant correlations ( $p < 0.05$ ).

Correlaciones Roedores	SMI	HRI	EI	URI	IFA	FRI	TRI	Masa corporal
SMI	1,00	0,37	0,39	0,23	0,28	-0,17	0,13	0,44*
HRI	0,37	1,00	0,86*	0,57*	0,53*	0,25	0,31	0,13
EI	0,39	0,86*	1,00	0,54*	0,53*	0,12	0,13	0,08
URI	0,23	0,57*	0,54*	1,00	0,72*	0,43*	0,36	-0,41
IFA	0,28	0,53*	0,53*	0,72*	1,00	0,67*	0,42*	-0,42*
FRI	-0,17	0,25	0,12	0,43*	0,67*	1,00	0,58*	-0,48*
TRI	0,13	0,31	0,13	0,36	0,42*	0,58*	1,00	-0,13
Masa corporal	0,44*	0,13	0,08	-0,41	-0,42*	-0,48*	-0,13	1,00

**Tabla 5.** Correlaciones de los índices entre sí y con la masa corporal en el género *Paedotherium*. El asterisco indica las correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ) / *Correlation among indices and with the body mass within Paedotherium. Asterisks indicate significant correlations ( $p < 0.05$ ).*

Correlaciones <i>Paedotherium</i>	SMI	HRI	EI	URI	IFA	FRI	TRI	Masa corporal
SMI	1,00	0,35	0,52*	-0,07	0,34	0,37	0,7	-0,28
HRI	0,35	1,00	0,64*	0,81*	0,83*	0,74*	0,74	0,14
EI	0,52*	0,64*	1,00	0,77	0,94*	0,15	0,93	-0,35
URI	-0,07	0,81*	0,77	1,00	0,87*	0,46	0,99	-0,05
IFA	0,34	0,83*	0,94*	0,87*	1,00	0,5	0,99	-0,39
FRI	0,37	0,74*	0,15	0,46	0,5	1,00	0,78	0,06
TRI	0,7	0,74	0,93	0,99	0,99	0,78	1,00	-0,67
Masa corporal	-0,28	0,14	-0,35	-0,05	-0,39	0,06	-0,67	1,00

sas, como los armadillos. Este es un carácter primitivo entre los Hegetotheriidae (Simpson, 1945), ya presente en el género menos derivado *Hegetotherium*. La presencia de crestas y hendiduras en la articulación para el astrágalo es un carácter propio de las formas que limitan el movimiento de los miembros a un plano antero-posterior para evitar dislocaciones o reducir el esfuerzo locomotor a un solo plano de movimiento (Hildebrand, 1985). Las especies de *Paedotherium* difieren en relación con el desarrollo de la espina tibial; es más conspicua en *P. bonaerense*, con mayor extensión distal y mayor desarrollo de la concavidad de su superficie interna. *Paedotherium bonaerense* tendría más desarrollados los músculos flexores del autopodio, grácil (adductor), semitendinoso y semimembranoso, funcionalmente importantes en la primera fase de movimiento durante el paso (Elftman, 1929).

**Análisis morfométrico y morfofuncional.** De acuerdo con el análisis de correlaciones, en los roedores caviomorfos y en las especies de *Paedotherium*, la robustez del húmero crece con el desarrollo epicondilar (HRI-EI) y con la robustez de la porción distal de la extremidad anterior (HRI-URI). Además, la eficiencia mecánica del antebrazo incrementa al aumentar el desarrollo muscular del mismo (IFA-URI, IFA-EI) y la robustez del húmero (IFA-HRI). En los roedores

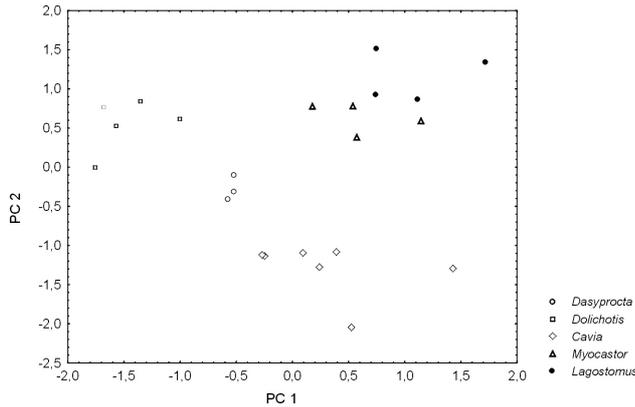
caviomorfos existe una asociación entre la robustez y el desarrollo muscular del antebrazo (EI-URI), entre la robustez de los segmentos proximal y distal de la extremidad posterior (FRI-TRI) y entre la eficiencia mecánica del antebrazo y la robustez del segmento proximal de la extremidad posterior (IFA-FRI). Por otro lado, en el género *Paedotherium* incrementan el desarrollo deltoideo junto al epicondilar (SMI-EI), así como la robustez del húmero y del fémur (HRI-FRI).

La masa corporal no se correlaciona en forma relevante con ninguno de los índices, tanto en el grupo de roedores como en el género *Paedotherium*. En los roedores, a diferencia de lo observado en un trabajo previo (Elissamburu y Vizcaíno, 2004), no existe correlación con el TRI, probablemente debido a la menor variación de la masa corporal en la presente muestra. La masa sólo tiene valores bajos de correlación negativa con el FRI y el IFA y positiva con el SMI entre los roedores caviomorfos.

El PCA (construido con los roedores caviomorfos) muestra que las formas cavadoras presentan las porciones proximal y distal de la extremidad anterior más robustas, mayor desarrollo del olécranon y mayor desarrollo muscular del antebrazo que las formas cursoriales. Adicionalmente, el fémur y la tibia son más robustos en las formas cavadoras. El DA, que demostró ser importante para discriminar funcional-

**Tabla 6.** Correlaciones de los índices entre sí y con la masa corporal en el grupo de notoungulados. El asterisco indica las correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ) / *Correlation among indices and with the body mass within notoungulate group. Asterisks indicate significant correlations ( $p < 0.05$ ).*

Correlaciones Notoungulados	SMI	HRI	EI	URI	IFA	FRI	TRI	Masa corporal
SMI	1,00	0,66	0,60	0,43	0,04	0,36	0,26	-0,3
HRI	0,66	1,00	0,44	0,80*	0,16	0,77*	0,45	0,18
EI	0,60	0,44	1,00	0,52	0,68	0,46	0,32	0,39
URI	0,43	0,80*	0,52	1,00	0,61	0,60	0,01	0,06
IFA	0,04	0,16	0,68	0,61	1,00	0,38	-0,09	0,33
FRI	0,36	0,77*	0,46	0,60	0,38	1,00	0,69	0,56
TRI	0,26	0,45	0,32	0,01	-0,09	0,69	1,00	0,82*
Masa corporal	-0,3	0,18	0,39	0,06	0,33	0,56	0,82*	1,00



**Figura 6.** Variación de los datos sobre el PCA construido en el grupo de roedores caviomorfos / *Biplot of PC1 and PC2 values built with the caviomorph rodent group.*

mente el esqueleto apendicular de los roedores caviomorfos en base a los índices HRI, EI, IFA y URI, reconoce a *P. typicum* como generalista y a *P. bonaerense* como cavador. Esto permite inferir que *P. typicum* presenta características morfofuncionales similares al de las especies generalistas, mientras que el esqueleto apendicular de *P. bonaerense* se asemeja más al de las especies que presentan un claro compromiso funcional de la extremidad anterior en el desarrollo de fuerzas para cavar, como *Myocastor* y *Lagostomus*.

Las especies de *Paedotherium* fueron consideradas unguiligradas cursoriales debido a características del esqueleto apendicular (profundidad de la tróclea astragalar, presencia de quillas metapodiales desarrolladas, falanges terminales más semejantes a pezuñas que a garras) y la analogía con el cérvido *Tragulus* Brisson (Kraglievich, 1926). Sobre la base de los mismos caracteres, otros autores las consideraron digitígradas o posiblemente sub-unguiligradas (Simpson, 1945) planteando una mayor analogía con *Lepus* Lin-

naeus (Lagomorpha). Se ha propuesto además un comportamiento oportunista respecto al uso y modificación de cuevas construidas por otros animales (Genise, 1989). No obstante, hasta el momento se carecía de un análisis morfofuncional integral de las extremidades con respaldo estadístico en análogos vivientes que permitiese interpretar funcionalmente las extremidades de *Paedotherium*. De acuerdo al tamaño corporal, las extremidades de *Paedotherium* responderían al patrón general de tres segmentos dispuestos en zigzag observado en mamíferos terios de pequeño a mediano tamaño. Según Fischer *et al.* (2002), este patrón también se observa en *Tragulus* y es independiente de la posición sistemática, el hábitat natural y las disposiciones anatómicas específicas (como reducciones óseas en las extremidades). Según los estudios morfofuncionales y estadísticos realizados en este trabajo, las extremidades de *Paedotherium* pueden considerarse generalizadas, con potencialidad para desarrollar fuerzas para cavar en la extremidad anterior, similar a lo observado en roedores caviomorfos, pero también con características de la extremidad posterior relacionadas con el desarrollo de velocidad (como la presencia del tercer trocánter, la fusión tibio-fíbula y las pronunciadas crestas en el maléolo tibial). Existen, además, diferencias funcionales entre ambas especies: *P. typicum* tiene una mayor especialización de las extremidades para el desarrollo de velocidad, mientras que en *P. bonaerense*, considerada la especie más derivada, prepondera el desarrollo de fuerza.

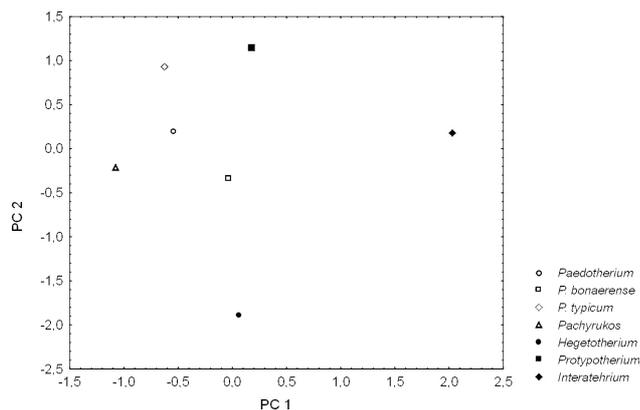
*Paedotherium typicum* y *P. bonaerense* tendrían potencialidad para cavar y, por lo tanto, la presencia de restos de las especies de *Paedotherium* en las paleocuevas de la Formación Chapadmalal (Ameghino, 1908; Frenguelli, 1921; Genise, 1989; Scognamillo, 1993) puede asociarse con un hábito cavador para estas especies. Cabe notar que *Lagostomus* (Rodentia, Chinchillidae), género contemporáneo de hábitos caviícolas, presenta menor frecuencia de registro dentro de las paleocuevas que *Paedotherium* (Genise, 1989).

**Tabla 7.** Factores de carga de las variables SMI, HRI, EI, URI, IFA, FRI, TRI y masa corporal del PCA construido con los roedores caviomorfos. El asterisco indica los factores de carga mayores a 0,7. Los acrónimos se dan en la tabla 3 / *Factor loadings of SMI, HRI, EI, URI, IFA, FRI, TRI and body mass, for the PCA of caviomorph rodents. Asterisks indicate factor loadings > 0.7. Acronyms are shown in table 3.*

Variable	PC 1	PC 2
SMI	0,32	0,71*
HRI	0,77*	0,46
EI	0,72*	0,50
URI	0,84*	-0,07
IFA	0,89*	-0,15
FRI	0,65	-0,58
TRI	0,57	-0,22
Masa corporal	-0,31	0,8*
Expl.Var	3,57	2,02
Prp.Totl	0,45	0,25

**Tabla 8.** Factores de carga de las variables HRI, EI, URI, IFA y FRI, del PCA construido con los notoungulados. El asterisco indica los factores de carga mayores a 0,7. Los acrónimos se dan en la tabla 3 / *Factor loadings of HRI, EI, URI, IFA y FRI, for the PCA of notoungulates. Asterisks indicate factor loadings > 0.7. Acronyms are shown in table 3.*

Variable	PC 1	PC 2
HRI	0,81*	0,55
EI	0,76*	-0,43
URI	0,9*	0,08
IFA	0,69	-0,67
FRI	0,81*	0,33
Expl.Var	3,19	1,04
Prp.Totl	0,64	0,21



**Figura 7.** Variación de los datos sobre el PCA construido en el grupo de notoungulados / *Biplot of PC1 and PC2 values built with the notoungulate group.*

Si bien tanto *P. typicum* como *P. bonaerense* se asocian con las paleocuevas (Scognamillo, 1993), las distintas adaptaciones funcionales de las extremidades observadas entre ambas especies sugieren la existencia de diferencias ecológicas. Es decir, cada especie podría tener diferencias comportamentales respecto al uso de las cuevas, así como preferencia por distintos sustratos o condiciones ambientales. Dada la estructura apendicular de *P. bonaerense*, es de esperar que tuviese una actividad más exigente en el desarrollo de fuerzas, posiblemente por estar más estrechamente ligado a la construcción de cuevas, mientras que en *P. typicum*, la menor especialización para esta función podría responder a un comportamiento oportunista respecto al uso y modificación de cuevas construidas por otros animales (como ya ha sido propuesto para el género; Genise, 1989). Por otro lado, esta diferencia funcional podría asociarse con la construcción de cuevas en suelos más duros para *P. bonaerense* y menos compactos para *P. typicum*. Una interesante hipótesis a contrastar es la mayor abundancia en el registro que tiene *P. bonaerense* sobre *P. typicum* en el Chapadmalalense Superior, en relación con posibles diferencias ecológicas.

#### Comparación con otros notoungulados

Las correlaciones entre los índices de las extremidades en los notoungulados hegetotéridos e interatéridos son escasas, posiblemente por una menor variación de los caracteres analizados dentro del grupo. Existe una asociación entre el incremento en la robustez de los segmentos proximal y medio de la extremidad anterior (HRI-URI) y entre la robustez del húmero y del fémur (HRI-FRI). Por otro lado, la robustez de la tibia es el único carácter que responde positivamente a las variaciones de la masa corporal.

La principal variación entre las extremidades de los notoungulados, según lo devela el PCA realiza-

do sobre este grupo, se relaciona con la robustez de las porciones proximal y media de la extremidad anterior, el desarrollo de los epicóndilos y del olécranon y la robustez del fémur; todos asociados en forma positiva. Dentro de esta variación, a los hegetotéridos le corresponden los menores valores y a los interatéridos los mayores. No obstante, todos los géneros presentan potencialidad para desarrollar fuerzas en comparación con lo observado entre los roedores caviomorfos, siendo reconocidos como cavadores (*Hegetotherium* e *Interatherium*) o cavadores ocasionales (*Pachyrukos* y *Protypotherium*) por el DA.

*Paedotherium typicum* es la especie con menor capacidad para el desarrollo de fuerza dentro del grupo y, posiblemente, la más cursorial. Las características del esqueleto apendicular de *P. typicum* son similares a las de *Pachyrukos*, diferenciándose principalmente por un menor desarrollo epicondilar. *Paedotherium bonaerense* tiene el olécranon y los epicóndilos más desarrollados que *P. typicum* y *Pachyrukos*, asociados a una mayor potencialidad del zeugopodio y el autopodio para generar fuerzas. *Pachyrukos*, considerado antecesor de *Paedotherium* (Kraglievich, 1926, Zetti, 1972), presenta adaptaciones del esqueleto apendicular intermedias entre las de *P. typicum* y *P. bonaerense*, en relación con el desarrollo de fuerza y velocidad. Las extremidades de los restantes hegetotéridos e interatéridos analizados presentan una estructura que permitiría generar mayor fuerza que en los taxa anteriores. *Hegetotherium*, aunque con un húmero menos robusto entre los hegetotéridos, estaría funcionalmente mejor adaptado que *P. bonaerense* para generar fuerza por la mayor proporción del olécranon.

Entre los interatéridos, *Protypotherium*, la forma menos especializada y de mayor tamaño dentro de esta familia (Sinclair, 1909), tendría menor desarrollo de los músculos flexores y pronadores del zeugopodio y del autopodio que *Interatherium*. *Interatherium* se caracteriza por tener las extremidades más robustas y valores extremos para el desarrollo de los epicóndilos y del olécranon. Los interatéridos, aparentemente, fueron pequeños pastadores semejantes a roedores y sufrieron una radiación similar a la de los roedores caviomorfos; algunos de sus géneros desarrollaron miembros especializados y paraxónicos, semejantes a los miembros de artiodáctilos (Stirton, 1953 en Cifelli, 1985). En particular, los géneros *Protypotherium* e *Intheratherium* son considerados cursoriales (Sinclair, 1909). Si bien los presentes datos sugieren que *Protypotherium* podría tratarse de una forma más cursorial, el valor adaptativo de los caracteres apendiculares en los notoungulados no es del todo claro y actualmente es objeto de un estudio más detallado.

## Conclusiones

Los índices de robustez del húmero (HRI), de desarrollo epicondilar (EI), de habilidad fosorial (IFA) y de robustez de la ulna (URI) tienen una clara asociación con la variación funcional de las extremidades en el grupo de roedores caviomorfos. La similar asociación que estos índices tienen entre el grupo de roedores y *Paedotherium* respalda su importancia para interpretar funcionalmente las extremidades en estos ungulados fósiles.

Las especies de *Paedotherium* responden a un modelo de mamífero generalizado de tamaño pequeño. De acuerdo con los estudios morfofuncionales y estadísticos realizados en este trabajo, tienen potencialidad para generar fuerza en relación con la actividad cavadora, similar a lo que se observa en roedores caviomorfos, y es posible asociarlos con un hábito cavador como ha sido propuesto en otras oportunidades. No obstante, ambas especies difieren funcionalmente, correspondiéndole a *P. typicum* una mayor especialización de las extremidades para el desarrollo de velocidad y a *P. bonaerense* para el desarrollo de fuerza en el antebrazo y el autopodio. Estas diferencias funcionales suponen la existencia de diferencias ecológicas en relación con el uso de cuevas y paleoambientes.

Distintos linajes de notoungulados tipoterios, como algunos hegetotéridos e interatéridos, presentan características apendiculares que permiten inferir que las extremidades estarían funcionalmente implicadas en el desarrollo de fuerzas exigentes. Entre los hegetotéridos, *Pachyrukhos* y especialmente *Paedotherium typicum*, serían las formas más cursoriales. Los interatéridos serían formas más robustas y con el antebrazo y el autopodio más potentes.

## Agradecimientos

A S. Vizcaíno por los aportes y comentarios sobre el trabajo. A E. Cerdeño por los importantes comentarios realizados en la revisión del manuscrito. A M. Bond por la información brindada sobre el material determinado de *Paedotherium* y la revisión del manuscrito. A T. Scaglia y A. Dondas (Colección Paleontología de Vertebrados, MMdP), J. Bonaparte y A. Kramarz (Colección Paleontología de Vertebrados, MACN), M. Reguero y S. Bargo (Colección Paleontología de Vertebrados, MLP), M. Merino y D. Verzi (Colección Mastozoología, MLP), D. Romero (Colección Mastozoología, MMdP) y O. Vaccaro (Colección Mastozoología, MACN), por el acceso a las respectivas colecciones. Esta es una contribución al proyecto "Estudios biomecánicos y paleobiológicos en mamíferos fósiles sudamericanos" (UNLP N336).

## Bibliografía

Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias* (Córdoba) 6: 422-433.  
Ameghino, F. 1908. Las formaciones sedimentarias de la región li-  
AMEGHINIANA 41 (3), 2004

toral de Mar del Plata y Chapadmalal. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 10: 343-428.  
Biknevicius, A.R. 1999. Body mass estimation in armoured mammals: cautions and encouragements for the use of parameters from the appendicular skeleton. *Journal of Zoology* London 248:179-187.  
Biknevicius, A. R., McFarlane, A. D. y MacPhee, R. D. E. 1993. Body size in *Amblyrhiza inundata* (Rodentia: Caviomorpha), an extinct megafaunal rodent from the Anguilla Bank, West Indies: estimates and implications. *American Museum Novitates* 3079: 1-25.  
Bond, M. 1986. Los Ungulados Fósiles de Argentina: Evolución y Paleoambientes. 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza, 1986), *Actas* 2: 173-185.  
Bond, M., Cerdeño, E., y López, G. 1995. Ungulados nativos de América del Sur. En: M. T. Alberdi, G. Leone y E. P. Tonni (eds.), *Evolución Biológica y Climática de la región Pampeana durante los últimos Cinco Millones de Años*, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, pp. 257-275.  
Cerdeño, E., y Bond, M. 1998. Taxonomic revision and phylogeny of *Paedotherium* and *Tremacyllus* (Pachyrukhinae, Hegetotheriidae, Notoungulata) from the Late Miocene to the Pleistocene of Argentina. *Journal of the Vertebrate Paleontology* 18: 799-811.  
Cifelli, R.L. 1985. South American ungulate evolution and extinction. En: Stehli and S. D. Webb (eds.), *The Great American Biotic Interchange*, Plenum Press, New York, pp. 249-266.  
Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995. Reassessment of the Pliocene-Pleistocene continental time scale of southern South America correlation of the type Chapadmalal with Bolivian sections. *Journal of South American Earth Sciences* 9: 221-236.  
Elftman, H.O. 1929. Functional adaptations of the pelvis of marsupials. *Bulletin American Museum of Natural History* 63: 189-232.  
Elissamburu, A. 2000. Análisis de la aptitud fosorial de *Paedotherium* (Mammalia, Notoungulata) del Plioceno y Pleistoceno Temprano de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 37: 73R-74R.  
Elissamburu, A. 2001. [Análisis Morfométrico y Morfofuncional del Esqueleto Apendicular de *Paedotherium* (Mammalia, Notoungulata) del Plioceno y Pleistoceno Temprano de la Provincia de Buenos Aires. Correlación con su Aptitud Fosorial. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, 90 pp. Inédito].  
Elissamburu, A y Vizcaíno, S.F. 2003. Diferenciación morfométrica del húmero y fémur de las especies de *Paedotherium* (Mammalia, Notoungulata) del Plioceno y Pleistoceno Temprano. *Ameghiniana Suplemento Resúmenes* 40: 55-56.  
Elissamburu, A y Vizcaíno, S.F. 2004. Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Zoology*, London, 262: 145-159.  
Fischer, M.S., Schilling, N., Schmidt, M., Haarhaus, D. y Witte, H. 2002. Basic limb kinematics of small therian mammals. *Journal of Experimental Biology* 205: 1315-1338.  
Frenguelli, J. 1921. Los terrenos de la costa atlántica de los alrededores de Miramar y sus correlaciones. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* (Córdoba) 24: 325-428.  
Genise, J. 1989. Las cuevas con *Actenomys* (Rodentia, Octodontidae) de la Formación Chapadmalal (Plioceno Superior) de Mar del Plata y Miramar (provincia de Buenos Aires). *Ameghiniana* 26: 33-42.  
Hildebrand, M. 1985. Digging in quadrupeds. En: M. Hildebrand, D.M. Bramble, K.F. Liem y D.B. Wake, (eds.), *Functional Vertebrate Morphology*, Belknap Press, Cambridge, pp. 89-109.  
Hildebrand, M. 1988. *Analysis of vertebrate structure*. John Wiley & Sons Inc, USA, 701 pp.  
Horovitz, I. 1991. [Análisis morfofuncional de la locomoción de Eumysops (Mammalia, Rodentia, Echimyidae) del Plio-pleistoceno de Argentina. Seminario para optar al título de Licenciado en

- Ciencias Biológicas. GIBE. Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, 83 pp. Inédito]
- Janis, C.M. 1990. Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids. En: J. Damuth y B.J. MacFadden (eds.), *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 255-299.
- Jenkins, F.A. y Camazine, S.M. 1977. Hip structure and locomotion in ambulatory and cursorial carnivores. *Journal of Zoology*, London 181: 351-370.
- Kraglievich, L. 1926. Sobre el conducto humeral en las vizcachas y paquirucos chapadmalalenses con descripción de *Paedotherium imperforatum*. *Anales del Museo de Historia Natural Bernardino Rivadavia* 34: 45-88.
- Kraglievich, L. 1952. El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar, provincia de Buenos Aires. *Publicación del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata* 1: 8-37.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology. Developments in Environmental Modelling* 20, Elsevier, Amsterdam, 853 pp.
- Ryan, J.M. 1989. Comparative Myology and Phylogenetic Systematics of the Heteromyidae (Mammalia, Rodentia). En: Smith y Fink (eds.), *Miscellaneous Publications Museum of Zoology* 176, University of Michigan, 103 pp.
- Scognamillo, D.G. 1993. [Estructura de las cuevas de *Actenomys* (Rodentia: Octodontidae) de la Aloformación Playa San Carlos, Plioceno tardío (Barranca de los Lobos, Pdo. Gral. Pueyrredón): significado paleoecológico y estratigráfico. Tesis de Grado de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, 30 pp. Inédito]
- Scott, K.M. 1990. Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. En: J. Damuth y B.J. MacFadden (eds.), *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 301-335.
- Simpson, G.G. 1945. A Deseado hegetothere from Patagonia. *American Journal of Science* 243: 550-564.
- Sinclair, W.J. 1909. Mammalia of the Santa Cruz beds. Part I. Typotheria. *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896-1899* 6: 1-110.
- Smith, J.M. y Savage, R.J.G. 1955. Some Locomotory Adaptations in Mammals. *Journal Linnean Society of Zoology*, 42: 603-622.
- Stirton, R.A. 1953. A new genus of interatheres from the Miocene of Colombia. *University of California Publication Geological Science Bulletin* 29: 265-348.
- Witte, H., Biltzinger, J., Hackert, R., Schilling, N., Schmidt, M., Reich, C. y Fischer, M.S. 2002. Torque patterns of the limbs of small therian mammals during locomotion on flat ground. *Journal of Experimental Biology* 205: 1339-1353.
- Woods, C.A. 1972. Comparative Myology of Jaw, Hyoid, and Pectoral Appendicular Regions of New and Old World Hystricomorph Rodents. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 147 :115-198.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 718 pp.
- Zetti, J. 1972. Observaciones sobre los Pachyrukhinae (Notoungulata) del Plioceno argentino. Importancia estratigráfica y paleobiogeográfica. *Publicación del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata* 2: 41-51.

Recibido: 5 de febrero de 2003.

Aceptado: 27 de enero de 2004.

**Apéndice 1.** Medidas obtenidas para cada ejemplar de *Paedotherium*, *Hegetotherium*, *Pachyrukos*, *Protypotherium* e *Interatherium*. MMdP, Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia" (Mar del Plata, Argentina); MLP, Museo de La Plata (La Plata, Argentina); MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (Buenos Aires, Argentina); AMNH, American Museum of Natural History (New York) (medidas tomadas del material publicado por Sinclair, 1909). / *Measurements of Paedotherium, Hegetotherium, Pachyrukos, Protypotherium e Interatherium*. MMdP, Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia" (Mar del Plata, Argentina); MLP, Museo de La Plata (La Plata, Argentina); MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (Buenos Aires, Argentina); AMNH, American Museum of Natural History (New York) (measurements take of the printed material of Sinclair, 1909).

Museo	Ejemplar	Taxón	LH	DAPH	DTH	LDH	DEH	LFU	LO	DTU	LF	DIF	LT	DTT	LMRL	SUML
MMdP	226-S	<i>Paedotherium typicum</i>	63,5	7,83	5,28	28,56	14,6				77,74	8,14				5,08
MMdP	724-S	<i>Paedotherium typicum</i>									73,88	8,81			14,92	
MMdP	1008-M	<i>Paedotherium typicum</i>	61,46	8,35	5,41	32,48	15,62	56,51	13,77	3,37						
MMdP	158-S	<i>Paedotherium bonaerense</i>	59,1	9,29	5,25	32,15	16,68				63,24	7,41				4,19
MMdP	710-S	<i>Paedotherium bonaerense</i>	54,4	7,55	4,72	28,46	16,28				58,58	5,1			14,88	4,76
MMdP	723-S	<i>Paedotherium bonaerense</i>	56,47	7,49	4,73	29,38	15,78		13,08	3,26	62,05	5,89			13,61	4,08
MMdP	607-M	<i>Paedotherium bonaerense</i>	56,18	8,14	4,8	29,65	17,1								14,17	4,33
MMdP	1648-M	<i>Paedotherium bonaerense</i>											82,2	5,11	14,88	
MLP	99.X.2.1	<i>Paedotherium bonaerense</i>	52,5	8,9	4,9	30,2	16	50,1	12,8	3,1	58,1	7,6	72,9	4,4		
MMdP	195-S	<i>Paedotherium</i> sp.									61,76	8,02				
MMdP	462-S	<i>Paedotherium</i> sp.	56,84	8,75	4,77	28,9	14,77									
MMdP	1719-M	<i>Paedotherium</i> sp.									59,15	5,3				
MLP	12.I.791	<i>Paedotherium</i> sp.									73,1	7,2				
MLP	52.IX.27.47	<i>Paedotherium</i> sp.									69,4	8				
MLP	52.IX.30.1	<i>Paedotherium</i> sp.									71,3	6,6				
MLP	52.IX.30.93	<i>Paedotherium</i> sp.											94	4,4		
MLP	52.X.3.8	<i>Paedotherium</i> sp.									55,7	5,4				
MLP	52.X.4.15	<i>Paedotherium</i> sp.	56,5	6,9	4,6	30,1	14,4				68,3	6,5				
MLP	91.III.1.53	<i>Paedotherium</i> sp.											70,1	4		
MLP	91.IV.5.136	<i>Paedotherium</i> sp.											71,1	4,1		
MACN	10331	<i>Paedotherium</i> sp.						57,3		3,7						
MACN	16993	<i>Paedotherium</i> sp.						53,44	12,8							

Museo	Ejemplar	Taxón	LH	DAPH	DTH	LDH	DEH	LFU	LO	DTU	LF	DTF	LT	DTT	LMRL	SUML
MACN	17000	<i>Paedotherium</i> sp.									62,76	7,46				
MACN	17086	<i>Paedotherium</i> sp.									63,3	8,2				
MACN	17097	<i>Paedotherium</i> sp.									62,7	7,36				
MACN	17098	<i>Paedotherium</i> sp.	57,54	8,6	4,82	29,62	14,52									
MACN	17173	<i>Paedotherium</i> sp.											111,26	4,6		
MACN	17944	<i>Paedotherium</i> sp.	58	7,36	4,66	32,4	14	54,76	13	3	71	6,34	96,24	4,72		
MACN	19422	<i>Paedotherium</i> sp.									71,72	7,2				
MACN	19514	<i>Paedotherium</i> sp.									77,26	8,18				
MACN	19567	<i>Paedotherium</i> sp.	57,78	7,4	4,8	28,9	14,82									
MACN	19568	<i>Paedotherium</i> sp.	54,74	7	4,68	27,92	13,92									
MACN	19570	<i>Paedotherium</i> sp.	56,84	7	4,82	32,86	15,12									
MACN	19638	<i>Paedotherium</i> sp.									76,11	7				
AMNH	9219	<i>Pachyrukos</i> sp.						48,87	11,97							
AMNH	9242	<i>Pachyrukos</i> sp.									72,94	5,8	90,98	4,5		
AMNH	9481	<i>Pachyrukos</i> sp.	53,54	4,5			12,78									
MACN	6141	<i>Pachyrukos</i> sp.										6,8	79,4	4,1		
MACN	6775	<i>Pachyrukos</i> sp.									71,9	7,5	94,5	4,8		
MACN	7522	<i>Pachyrukos</i> sp.	55	7,7	4,7	28,5	15,4		14,9							
MACN	7635	<i>Pachyrukos</i> sp.						10,1					60,3	3,2		
MACN	8014	<i>Pachyrukos</i> sp.									58,3	6,2				
MACN	10158	<i>Pachyrukos</i> sp.	61,3	8,1	4,7	30,4	15,2									
AMNH	15176	<i>Hegetotherium</i> sp.	92,45		7,3	45,1	26,82									
AMNH	15298	<i>Hegetotherium</i> sp.											116,98	7,2		
AMNH	15431	<i>Hegetotherium</i> sp.									108,3	11,9				
AMNH	15542	<i>Hegetotherium</i> sp.						74,73	23,12	4,9						
MACN	9950	<i>Hegetotherium</i> sp.		8,3	8,5		24,4	76,1		4,6						
MACN	10016-22	<i>Hegetotherium</i> sp.						82,3		5,2						
AMNH	15340	<i>Protypotherium</i> sp.									102,7	12,1	120,16	9,6		
AMNH	15828	<i>Protypotherium</i> sp.	97,91		9		27,2	86,32	20,53	10,1						
AMNH	9557	<i>Interatherium</i> sp.						42,87	13,13							
AMNH	15041	<i>Interatherium</i> sp.									62,78	7,6	64,38	4		
AMNH	15100	<i>Interatherium</i> sp.	56,66		5,8	31,4	17,22									

**Apéndice 2.** Medidas para cada ejemplar de roedores caviomorfos. Los acrónimos de los museos se especifican en el Apéndice 1. / *Measurements for each caviomorph rodents. Acronyms of museums are shown in appendix 1.*

Museo	Ejemplar	Taxón	LH	LDH	DTH	DAPH	DEH	LFU	LO	DTU	LF	DTF	LT	DTT
MLP	15.V.96.3	<i>L. maximus</i>	64,6	36,5	7,4	8	19,3	66,8	20,8	7,4	94,7	10,9	118,7	8,7
MLP	27.IV.95.1	<i>L. maximus</i>	71,4	38,3	8	9,4	20,1	76,2	22,2	4,9	100,6	11,2	130,7	8,3
MACN	48.85	<i>L. maximus</i>	72,8	39,9	7,8	8,4	18,2	74,6	20,7	4,6	101,5	11,7	131,1	11,4
MACN	1083	<i>L. maximus</i>	70	38,6	6,9	7,5	17,5	67,7	19,8	4,1	98,4	11,4	124,5	8,9
MMdP	4103	<i>M. coypus</i>	62,5	28,3	7,23	6,76	18,91	73,05	18,61	3,36	81,25	9,9	99,08	6,12
MLP	3.VII.98.2	<i>M. coypus</i>	57,9	27,3	5,8	6,6	17,2	69,7	14,9	3,1	77,8	8,4	92,7	6,5
MLP	3.VIII.972	<i>M. coypus</i>	57,9	24,5	5,7	8	17,6	60,9	16	3,7	77,7	9,4	98,2	6,6
MLP	1089	<i>M. coypus</i>	58,9	24,3	7,6	6,9	17,6	72,3	17	6,9	77,5	8,7	94,6	7
MLP	5.VI.00.8	<i>C. aperea</i>	39,3	17,7	2,5	4,5	6,4	34,1	9,1	2,1	48	5,7	50,6	3,3
MLP	II.VIII.99.54	<i>C. aperea</i>	38,3	14,7	3,2	4,5	6,7	32,8	7,9	2,1	47,7	5,6	49,7	3,1
MLP	29.XII.00	<i>C. aperea</i>	40	16,3	3,4	4,2	7,4	35,6	8,5	2,6	50,1	6	50,5	3,5
MLP	525.4	<i>C. aperea</i>	44,1	19	3,8	6,3	8,2	39,4	9,9	2	53,4	7,4	58,5	4,6
MLP	566 (315)	<i>C. aperea</i>	41,4	15,7	3,4	6,5	8,1	36,2	9,6	1,9	50,4	6,8	52,6	3,9
MLP	585 (330)	<i>C. aperea</i>	25,3	9,3	2	2,5	5,7	20,1	6	1	29,5	3,7	31,4	2,3
MLP	651.136	<i>C. aperea</i>	37,6	16	3,9	6,9	8,1	33,1	9,6	2,1	45,8	7,3	48,2	4,1
MMdP	MA-16-26	<i>Dasyprocta</i> sp.	62,2	26,8	5,05	6,65	12,3	60,15	11,51	3,46	76,4	7,98	89,47	6,35
MMdP	MA-48	<i>Dasyprocta</i> sp.	65,6	29,9	4,55	6,13	12,48	59,17	11,53	3,45	77,95	8,71	89,29	6,38
MLP	10.VI.98.1	<i>Dasyprocta</i> sp.	70,3	32,1	4,5	5,9	12,9	63	13,7	3,5	82,9	9,5	96,1	6,5
MMdP	s/n	<i>D. patagonum</i>	107,9	49,5	7,67	10,87	18,94	159,13	26,55	1,09	129,8	12,85	171,33	10,55
MLP	206	<i>D. patagonum</i>	105	44,2	8,2	9,9	18,3	153,6	25,4	2,2	122,4	11,7	156,2	10
MLP	207	<i>D. patagonum</i>	111,4	38,3	7,7	11,7	18,8	164,9	28,1	1,5	128,9	12,7	186	12,5
MLP	208	<i>D. patagonum</i>	103,6	52,1	7,3	10,9	18,3	141,6	25,8	1,6	122,9	12,5	163,2	10,8
MLP	1080	<i>D. patagonum</i>	104,3	49,9	9,2	8,6	18,3	141,5	25,5	2,1	116,2	12,3	167	11,6

**Apéndice 3.** Estimación de la masa corporal para cada ejemplar de *Paedotherium*, *Pachyrukos*, *Hegetotherium*, *Interatherium* y *Protypotherium*. Los acrónimos de los museos se especifican en el Apéndice 1. / *Estimated body mass for Paedotherium, Pachyrukos, Hegetotherium, Interatherium and Protypotherium specimens. Acronyms of museums are show in appendix 1.*

Museo	Ejemplar	Taxón	Estimaciones de masa corporal (kg)								Masa estimada para cada ejemplar (kg)
			Scott (1990)				Janis (1990)		Biknevicius <i>et al.</i> (1993) Biknevicius (1999)		
			LH	DTH	LF	DTF	LMRL	SUML	DAPH	DTF	
MMdP	226-S	<i>Paedotherium typicum</i>	2,295	2,535	1,560	4,509		1,427	5,664	2,249	2,36
MMdP	724-S	<i>Paedotherium typicum</i>			1,306	5,636	1,044			2,759	2,76
MMdP	1008-M	<i>Paedotherium typicum</i>	2,054	2,694					6,645		2,37
MMdP	158-S	<i>Paedotherium bonaerense</i>	1,798	2,500	0,76	3,459		0,773	8,661	1,764	2,02
MMdP	710-S	<i>Paedotherium bonaerense</i>	1,356	1,919	0,582	1,206	1,035	1,160	5,174	0,671	1,31
MMdP	723-S	<i>Paedotherium bonaerense</i>	1,54	1,929	0,711	1,810	0,772	0,710	5,072	0,974	1,48
MMdP	607-M	<i>Paedotherium bonaerense</i>	1,513	2,001			0,881	0,858	6,237		1,76
MMdP	1648-M	<i>Paedotherium bonaerense</i>					1,035				-
MLP	99.X.2.1	<i>Paedotherium bonaerense</i>	1,201	2,106	0,565	3,715			7,785	1,883	1,73
MMdP	195-S	<i>Paedotherium sp.</i>			0,699	4,324				2,164	2,16
MMdP	462-S	<i>Paedotherium sp.</i>	1,574	1,970					7,463		1,77
MMdP	1719-M	<i>Paedotherium sp.</i>			0,602	1,344				0,742	0,74
MLP	12.I.791	<i>Paedotherium sp.</i>			1,259	3,189				1,637	1,64
MLP	52.X.27.47	<i>Paedotherium sp.</i>			1,050	4,293				2,150	2,15
MLP	52.IX.30.1	<i>Paedotherium sp.</i>			1,154	2,495				1,308	1,31
MLP	52.IX.30.93	<i>Paedotherium sp.</i>									-
MLP	52.X.3.8	<i>Paedotherium sp.</i>			0,488	1,417				0,778	0,78
MLP	52.X.4.15	<i>Paedotherium sp.</i>	1,542	1,800	0,993	2,390			4,137	1,257	1,53
MLP	91.III.1.53	<i>Paedotherium sp.</i>									-
MLP	91.IV.5.136	<i>Paedotherium sp.</i>									-
MACN	10331	<i>Paedotherium sp.</i>									-
MACN	16993	<i>Paedotherium sp.</i>									-
MACN	17000	<i>Paedotherium sp.</i>			0,74	3,525				1,795	1,79
MACN	17086	<i>Paedotherium sp.</i>			0,762	4,603				2,292	2,29
MACN	17097	<i>Paedotherium sp.</i>			0,737	3,394				1,733	1,73
MACN	17098	<i>Paedotherium sp.</i>	1,641	2,022					7,15		1,83
MACN	17173	<i>Paedotherium sp.</i>									-
MACN	17944	<i>Paedotherium sp.</i>	1,686	1,859	1,137	2,228			4,856	1,179	1,57
MACN	19422	<i>Paedotherium sp.</i>			1,178	3,189				1,637	1,64
MACN	19514	<i>Paedotherium sp.</i>			1,527	4,572				2,277	2,28
MACN	19567	<i>Paedotherium sp.</i>	1,665	2,001					4,922		1,83
MACN	19568	<i>Paedotherium sp.</i>	1,385	1,879					4,288		1,63
MACN	19570	<i>Paedotherium sp.</i>	1,574	2,022					4,288		1,8
MACN	19638	<i>Paedotherium sp.</i>			1,449	2,946				1,522	1,52
AMNH	9219	<i>Pachyrukos sp.</i>									-
AMNH	9242	<i>Pachyrukos sp.</i>								0,936	0,94
AMNH	9481	<i>Pachyrukos sp.</i>	1,284								1,28
MACN	6141	<i>Pachyrukos sp.</i>								1,413	1,41
MACN	6775	<i>Pachyrukos sp.</i>								1,82	1,82
MACN	7522	<i>Pachyrukos sp.</i>	1,407	1,899							1,65
MACN	7635	<i>Pachyrukos sp.</i>									-
MACN	8014	<i>Pachyrukos sp.</i>								1,112	1,11
MACN	10158	<i>Pachyrukos sp.</i>	2,036	1,899							1,97
AMNH	15176	<i>Hegetotherium sp.</i>	8,239								8,24
AMNH	15298	<i>Hegetotherium sp.</i>									-
AMNH	15431	<i>Hegetotherium sp.</i>								6,002	6
AMNH	15542	<i>Hegetotherium sp.</i>									-
MACN	9950	<i>Hegetotherium sp.</i>		8,279							8,3
AMNH	15340	<i>Protypotherium sp.</i>								6,266	6,27
AMNH	15828	<i>Protypotherium sp.</i>	10,016	9,543							9,78
AMNH	9557	<i>Interatherium sp.</i>									-
AMNH	15041	<i>Interatherium sp.</i>								1,881	1,88
AMNH	15100	<i>Interatherium sp.</i>	1,557								1,56

**Apéndice 4.** Índices calculados para cada ejemplar de *Paedotherium*, *Hegetotherium*, *Pachyrukos*, *Protypotherium* e *Interatherium*. Los acrónimos de los museos se especifican en el Apéndice 1. / *Calculated indices for Paedotherium, Hegetotherium, Pachyrukos, Protypotherium e Interatherium specimens. Acronyms of museums are shown in appendix 1.*

Museo	Ejemplar	Taxón	SMI	HRI	EI	IFA	URI	FRI	TRI
MMMdP	226-S	<i>P. typicum</i>	44,98	8,31	22,99			10,47	
MMMdP	724-S	<i>P. typicum</i>						11,92	
MMMdP	1008-M	<i>P. typicum</i>	52,85	8,8	25,41	24,37	5,96		
MMMdP	158-S	<i>P. bonaerense</i>	54,4	8,88	28,22			11,72	
MMMdP	710-S	<i>P. bonaerense</i>	52,32	8,68	29,93			8,71	
MMMdP	723-S	<i>P. bonaerense</i>	52,03	8,38	27,94			9,49	
MMMdP	607-M	<i>P. bonaerense</i>	52,78	8,54	30,44				
MMMdP	1648-M	<i>P. bonaerense</i>							6,22
MLP	99.X.2.1	<i>P. bonaerense</i>	57,52	9,33	30,48	25,55	6,19	13,08	6,04
MMMdP	195-S	<i>Paedotherium</i> sp.						12,98	
MMMdP	462-S	<i>Paedotherium</i> sp.	50,84	8,39	25,98				
MMMdP	1719-M	<i>Paedotherium</i> sp.						8,96	
MLP	12.I.791	<i>Paedotherium</i> sp.						9,85	
MLP	52.IX.27.47	<i>Paedotherium</i> sp.						11,53	
MLP	52.IX.30.1	<i>Paedotherium</i> sp.						9,26	
MLP	52.IX.30.93	<i>Paedotherium</i> sp.							4,68
MLP	52.X.3.8	<i>Paedotherium</i> sp.						9,69	
MLP	52.X.4.15	<i>Paedotherium</i> sp.	53,27	8,14	25,49			9,52	
MLP	91.III.1-53	<i>Paedotherium</i> sp.							5,71
MLP	91.IV.5.136	<i>Paedotherium</i> sp.							5,77
MACN	10331	<i>Paedotherium</i> sp.					6,46		
MACN	16993	<i>Paedotherium</i> sp.				23,95			
MACN	17000	<i>Paedotherium</i> sp.						11,89	
MACN	17086	<i>Paedotherium</i> sp.						12,95	
MACN	17097	<i>Paedotherium</i> sp.						11,74	
MACN	17098	<i>Paedotherium</i> sp.	51,48	8,38	25,23				
MACN	17173	<i>Paedotherium</i> sp.							4,13
MACN	17944	<i>Paedotherium</i> sp.	55,86	8,03	24,14	23,74	5,48	8,93	4,9
MACN	19422	<i>Paedotherium</i> sp.						10	
MACN	19514	<i>Paedotherium</i> sp.						10,59	
MACN	19567	<i>Paedotherium</i> sp.	50,02	8,31	25,65				
MACN	19568	<i>Paedotherium</i> sp.	51	8,55	25,43				
MACN	19570	<i>Paedotherium</i> sp.	57,8	8,48	26,6				
MACN	19638	<i>Paedotherium</i> sp.						9,2	
AMNH	9219	<i>Pachyrukos</i> sp.				24,49			
AMNH	9242	<i>Pachyrukos</i> sp.						7,95	4,95
AMNH	9481	<i>Pachyrukos</i> sp.			23,87				
MACN	6141	<i>Pachyrukos</i> sp.							5,16
MACN	6775	<i>Pachyrukos</i> sp.						10,43	5,08
MACN	7522	<i>Pachyrukos</i> sp.	51,82	8,54	28				
MACN	7635	<i>Pachyrukos</i> sp.							5,31
MACN	8014	<i>Pachyrukos</i> sp.						10,63	
MACN	10158	<i>Pachyrukos</i> sp.	49,59	7,67	24,8				
AMNH	15176	<i>Hegetotherium</i> sp.	48,78		29,01				
AMNH	15298	<i>Hegetotherium</i> sp.							6,15
AMNH	15431	<i>Hegetotherium</i> sp.						10,99	
AMNH	15542	<i>Hegetotherium</i> sp.				30,94	6,56		
MACN	9950	<i>Hegetotherium</i> sp.					6,04		
MACN	10016-22	<i>Hegetotherium</i> sp.					6,32		
AMNH	15,340	<i>Protypotherium</i> sp.						11,78	7,99
AMNH	15,828	<i>Protypotherium</i> sp.		9,19	27,78	23,78	11,7		
AMNH	9557	<i>Interatherium</i> sp.				30,63			
AMNH	15041	<i>Interatherium</i> sp.						12,1	6,21
AMNH	15100	<i>Interatherium</i> sp.	55,42		30,39				