



Hacia una caracterización ecomorfológica compleja: una revisión de la paleoautoecología de los ungulados

Manuel MENDOZA¹

Abstract. TOWARDS A COMPLEX ECOMORPHOLOGICAL CHARACTERIZATION: A REVISION OF THE PALAEOAUTOECOLOGY OF UNGULATES. A primary goal of palaeoecology is the reconstruction of the adaptations and modes of life of extinct species, or palaeoautoecological characterization. The behavioral attributes of the fossil species have been inferred in different ways, but the comparative method is probably the most widely used. For this, some authors have tried to carry out a quantitative characterization of different ecological adaptations in ungulates, using the dental-skeleton morphology of the living species, which is known as ecomorphological characterization. At first, that characterization was only qualitative. Later on, some authors began to quantify the relationship between morphology and different ecological adaptations, but this quantification simply entailed finding significant statistic correlations between some measurements and the adaptation that was analyzed. However, the more and more frequent use of the multivariate statistics has allowed a more complex, precise and reliable morphological characterization of the ecological adaptations of ungulates. In this review, I analyze the evolution that the understanding of ungulate ecomorphology has undergone during the last decades, with special emphasis on the methodology and results of some recent papers which are characteristic of a complex approach.

Resumen. Uno de los objetivos fundamentales de la paleoecología es la determinación de las adaptaciones ecológicas de las especies del pasado, lo que se conoce también como paleoautoecología o caracterización paleoautoecológica. Se ha tratado de inferir el género de vida de especies pretéritas por distintos métodos, pero la comparación con especies actuales es probablemente el más utilizado. Para ello, distintos autores han intentado caracterizar determinadas adaptaciones ecológicas de los ungulados a partir de la morfología esquelético-dental de las especies actuales, lo que se conoce como caracterización ecomorfológica. Al principio, tales caracterizaciones ecomorfológicas se hacían de forma puramente cualitativa. Posteriormente, se empezaron a cuantificar, pero dicha cuantificación consistía simplemente en encontrar correlaciones estadísticamente significativas entre alguna medida osteométrica, directamente o relativizada frente al tamaño de la especie, y la adaptación analizada. Sin embargo, la utilización cada vez más frecuente de la estadística multivariante ha permitido llevar a cabo una caracterización morfológica cada vez más compleja, precisa y fiable de las adaptaciones ecológicas de los ungulados. En esta revisión se analiza la evolución que el estudio de la ecomorfología de los ungulados ha experimentado en las últimas décadas, haciéndose hincapié en la metodología y los resultados de algunos trabajos recientes caracterizados por un verdadero enfoque complejo.

Key words. Ungulata. Ecomorphology. Palaeoautoecology. Dietary adaptations. Discriminant analysis. Decision trees.

Palabras clave. Ungulados. Ecomorfología. Paleautoecología. Adaptaciones tróficas. Análisis discriminante. Árboles de decisión.

Introducción

Existen distintos métodos para inferir el género de vida de las especies del pasado, lo que se conoce habitualmente como caracterización paleoautoecológica de las especies; por ejemplo, se pueden inferir ciertas adaptaciones ecológicas sobre las formas extintas mediante el uso de métodos tafonómicos, a

partir de determinadas características bioestratigráficas, como la representación de ungulados según clases de tamaño y edad, frecuencia de fracturas en huesos largos, etc. (Palmqvist *et al.*, 1996a; Arribas y Palmqvist, 1998; Palmqvist y Arribas, 2001). También se han inferido distintas adaptaciones ecológicas mediante métodos biogeoquímicos (*v.g.*, Schoeninger, 1979; Fizet *et al.*, 1995; Gröcke, 1997), sedimentológicos e incluso a partir de la distribución de los restos fósiles en el yacimiento. Sin embargo, los métodos más utilizados y sobre los que se va a tratar en esta revisión son los propios de la morfología funcional y, concretamente, aquéllos que se basan en la comparación con especies actuales. Estos métodos se

¹Departamento de Ecología y Geología, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga. 29071-Málaga, España y Department of Ecology and Evolutionary Biology, Box G, Brown University, Providence, RI 02912, USA. Manuel_Mendoza@brown.edu

apoyan en la presunción de que existe una estrecha relación entre la forma del esqueleto, las funciones que éste desempeña y, por lo tanto, las adaptaciones ecológicas que supone. La determinación de dicha relación, entre la morfología del esqueleto y distintas adaptaciones ecológicas, también denominada caracterización ecomorfológica, tiene valor por sí misma en biología, pero supone, además, una herramienta útil para la caracterización paleoautoecológica. El desarrollo de los ordenadores personales y los programas informáticos ha permitido un gran avance del estudio de la ecomorfolología durante las últimas décadas. Esto hace interesante, en este momento, un análisis de su evolución, que permita, especialmente a los que se incorporan a esta disciplina, obtener una visión general de su situación actual desde un contexto histórico.

Evolución histórica de la caracterización ecomorfológica

Morfología funcional. Son muchos los autores que a lo largo de la historia han puesto de manifiesto la relación existente entre las diversas estructuras biológicas y su función (*v.g.*, Darwin, 1859; D'Arcy Thomson, 1961). De hecho, la relación entre forma y función ha estado siempre presente en la Biología y ha sido especialmente importante en disciplinas tales como la Anatomía Comparada o la Paleobiología, en las que la estructura es la principal fuente de información.

En paleobiología, por lo general se dispone tan sólo de determinadas estructuras fosilizadas de los organismos y únicamente a partir de su estudio se puede inferir la función que desempeñaban, así como el comportamiento asociado del organismo que las portaba en vida (para una revisión más profunda del tema, desde distintos puntos de vista, véase Fortelius, 1990; Lauder, 1995; Padian, 1995). Sin embargo, las estructuras biológicas, así como las funciones que desempeñan, guardan a menudo una relación sumamente compleja y la predicción de unas a partir de las otras es generalmente difícil y arriesgada. Resulta frecuente, pues, que una estructura concreta, construida a partir de determinados biomateriales, sea el resultado de un compromiso entre distintas funciones, alcanzado a partir de un diseño previo, y restringido, por lo tanto, por un legado filogenético particular (véanse también Radinsky, 1987; Koehl 1996; Szalay, 2000; Plotnick y Baumiller, 2000).

Tradicionalmente, la reconstrucción funcional de las estructuras fósiles se ha criticado por comportar un grado excesivo de subjetividad, partiendo por lo general de unos presupuestos sumamente simplificados, en los que sólo se hace énfasis en los aspectos

puramente funcionales y se descuida la contribución de otros factores, como el fabril y el histórico, o el papel desempeñado por la contingencia. Así, las interpretaciones funcionales son a menudo susceptibles de opiniones divergentes entre los propios especialistas y muchos autores opinan que la determinación de la función de las estructuras en especies ya extintas sólo se puede efectuar, en el mejor de los casos, de una forma muy general. Tratar de inferir el funcionamiento y, en definitiva, la adaptación que presupone una estructura para una especie ya extinguida por comparación con una estructura similar en una especie actual es, pues, arriesgado. Según postula Lauder (1995) esto es algo que sólo se puede hacer con cierta fiabilidad cuando las predicciones se apoyan en sólidos principios biofísicos o cuando la estructura en cuestión es un carácter derivado y compartido (sinapomorfía) entre la especie extinguida y la actual con la que se compara. Lauder, sin embargo, ignora el gran valor predictivo que tienen las analogías, producto de la convergencia evolutiva, en la medida en la que éstas se apoyan en un buen número de muestras (especies). Por ejemplo, si todos los ungulados pacedores comparten de forma exclusiva un mismo patrón morfológico en las estructuras implicadas en la alimentación, cabe esperar que aquellas especies de ungulados ya extinguidas que presentasen ese mismo patrón hayan sido pacedoras, sin necesidad de que las modificaciones morfológicas compartidas sean homólogas. No obstante, conviene también recordar que no todas las estructuras análogas desempeñan siempre la misma función. De hecho, se pueden presentar estructuras que, a pesar de mostrar una morfología similar, tengan un origen y una función distintas (homoplasias).

Aunque la relación entre las estructuras biológicas y la función que desempeñan o las adaptaciones ecológicas que suponen han estado siempre presentes en la paleontología, no es sin embargo hasta mediados del siglo XX que los autores empiezan a ver a los organismos como "algo" que puede ser entendido según principios biomecánicos.

Un trabajo pionero en morfología funcional, concretamente sobre la fosa preorbital de los caballos fósiles, fue llevado a cabo por Gregory (1920). Varias décadas después Maynard Smith y Savage (1959) analizaron la mecánica mandibular de los mamíferos, sugiriendo razones biomecánicas para explicar las diferencias de forma entre el cráneo de los carnívoros y el de los herbívoros. Posteriormente, distintos autores han analizado desde el punto de vista de la morfología funcional diferentes aspectos de la arquitectura craneodental, especialmente los referentes a la forma de la mandíbula y las piezas dentales (*v.g.*, Crompton y Hiemae, 1969; Gingerich, 1972, 1977).

A partir de los años sesenta, algunos trabajos comenzaron a destacar la importancia de la morfología funcional y resumían las tendencias en esta disciplina (*v.g.*, Bock y von Wahlert, 1965). Así, Gould (1970) habla de una nueva "ciencia de la forma", en la que las adaptaciones se pueden estudiar por métodos cuantitativos y una forma compleja puede, por lo tanto, reducirse a un conjunto de "factores generadores e inferencias causales". Varios años después, sin embargo, el propio autor critica esa postura adaptacionista, argumentando que algunas estructuras o características pueden surgir a lo largo de la evolución sin necesidad de que hayan sido fruto de la selección y sin que supongan, al menos en principio, una ventaja evolutiva (Gould y Lewontin, 1979).

Métodos comparativos. Los métodos comparativos asumen de forma directa o indirecta los principios de la morfología funcional. Las especies fósiles se comparan con las actuales, con la presunción de que si presentan adaptaciones ecológicas comunes, esto se puede reflejar en determinados aspectos morfológicos también comunes.

Lauder (1995) propone el método filogenético, basado en la comparación con especies actuales, pero que tan sólo atiende a las homologías en sí como indicativas de similitud en la función, sin tener en cuenta las analogías, fruto de la convergencia evolutiva. Según este autor, es la propia relación de parentesco filogenético entre la especie extinguida y las actuales lo que nos indica la probable similitud en la función de la estructura. Sin embargo, el modo en el que la mayoría de los autores utiliza la comparación con especies actuales es totalmente opuesto. Así, las estructuras comparadas suelen ser homólogas, pero las modificaciones morfológicas que las capacitan para funciones concretas no tienen que serlo necesariamente, sino que surgen como resultado de un proceso de convergencia evolutiva. Por ejemplo, la hipsodoncia ha aparecido de manera independiente en el transcurso de la evolución de los artiodáctilos, los perisodáctilos, los xenartros e incluso en los macropódidos, en todos los casos como adaptación específica al pastoreo de herbáceas abrasivas. De hecho, cuando se trata de identificar patrones morfológicos característicos de una adaptación ecológica concreta, el parentesco filogenético entre las especies que comparten la misma adaptación suele ser un inconveniente, pues se corre el riesgo de estar identificando aspectos que son comunes como consecuencia de un legado histórico común más que de un mismo tipo de adaptación.

Los métodos comparativos, basados principalmente en convergencias evolutivas, surgen durante los años setenta con el avance de la estadística y no empiezan a consolidarse hasta la década de los ochenta con la generalización del uso de los ordena-

dores y los programas estadísticos. Otro factor clave fue el interés creciente durante los años sesenta y setenta por los estudios etológicos y ecológicos, que aportan los datos sobre especies actuales necesarios para la comparación.

Los estudios paleoautecológicos comparativos son de muy diversa índole. Así, algunos se basan directamente en principios biomecánicos (Kiltie, 1981; Van Valkenburgh, 1988; Fariña *et al.*, 1998), mientras que otros se apoyan más en las correlaciones estadísticas. Existen diversas aproximaciones a las adaptaciones de especies extinguidas situadas en un contexto histórico (véanse, entre otros, Turnbull, 1970; Herring, 1972; Maglio, 1972; Radinsky, 1983, 1984) y estudios sobre adaptaciones de ungulados extinguidos sin especies próximas actuales (Herring, 1972, 1975; Greaves, 1973, 1978; Janis, 1983; Court, 1992).

Uno de los aspectos paleoautecológicos sobre los que más se ha trabajado en ungulados es la caracterización trófica. Ésta hace referencia al tipo de alimento que consumen las especies y también, de forma secundaria, a la forma en la que lo obtienen.

Caracterización trófica. Desde que White (1949) interpretó la hipsodoncia (altura relativa de la corona dental) en los équidos del Mioceno como una forma de eliminar material de desecho producido por un alto consumo de fases minerales y el subsecuente desequilibrio endocrino, se han llevado a cabo numerosos estudios sobre su significado biológico (*v.g.*, véase Van Valen, 1960; Janis y Fortelius, 1988; Janis, 1988). En general, la hipsodoncia se ha considerado como una adaptación funcional a una dieta rica en sustancias abrasivas. La explicación más aceptada en la actualidad es que el polvo, la arenilla u otros materiales abrasivos acumulados sobre la hierba y, sobre todo, los silicofitolitos que incorporan las gramíneas como defensa frente al pastoreo por los ungulados son el principal factor en el desarrollo de la hipsodoncia. Sin embargo, el índice de hipsodoncia, por sí solo, no constituye un estimador plenamente fiable del tipo de alimentación en los ungulados ya extintos, entre otras cosas, porque también se ve influido por el tipo de hábitat (Vrba, 1980; Janis, 1988, 1995).

Uno de los primeros estudios comparativos en los que ya se relacionaban variables craneodentales de ungulados con el tipo de alimentación lo llevó a cabo Boué (1979). Tras un análisis cualitativo de la morfología de los incisivos de los ungulados, este autor encontró que las especies ramoneadoras suelen presentar los incisivos centrales más largos que los laterales, a diferencia de las pacedoras, en las que por lo general todos tienen dimensiones similares. Este aspecto ha sido confirmado posteriormente, de forma ya cuantitativa, por Gordon e Illius (1988) y también por Janis y Ehrhart (1988). Vrba (1980) fue la primera en señalar que los bóvidos pacedores son más hipso-

dontos que los ramoneadores, que sus incisivos laterales son más anchos, presentando una serie premolar y un diastema más cortos, así como un ángulo mandibular más abierto, pero nada de ello fue contrastado cuantitativamente.

La caracterización trófica de los mamíferos herbívoros más exhaustiva y de índole cuantitativa ha sido realizada fundamentalmente por Christine Janis (1983, 1984, 1988, 1989, 1990a, 1990b, 1995; Janis y Ehrhardt, 1988; Janis y Fortelius, 1988; Janis y Constable, 1993; Janis *et al.*, 1995; Mendoza *et al.*, 2002) y Nikos Solounias (Solounias *et al.*, 1988; Solounias y Dawson-Saunders, 1988; Solounias y Hayek, 1993; Solounias y Moelleken, 1992a, 1992b, 1993) con numerosas aplicaciones a especies fósiles y una abundante bibliografía. No obstante, otros investigadores también han analizado o destacado algunas diferencias morfológicas entre los distintos grupos tróficos de ungulados, especialmente pacedores frente a ramoneadores (Estes, 1974; Gosling, 1974; Sinclair y Gwynne, 1972; Vrba, 1980; Gordon e Illius, 1988; Bodmer, 1990; Spencer, 1995; Pérez-Barbería y Gordon, 1999).

Caracterización multivariante. Janis y Solounias trataron finalmente de caracterizar distintas adaptaciones tróficas de los ungulados partiendo de un gran número de variables morfológicas (Solounias y Dawson-Saunders, 1988; Janis, 1990a, 1995; Solounias y Moelleken, 1992b, 1993, 1995), pero siempre con un enfoque sencillo y univariante, en el que a lo sumo se utilizaban índices basados en dos variables, generalmente para relativizar las variables afectadas por una adaptación trófica frente al tamaño corporal.

Janis (1990a), por ejemplo, efectuó regresiones entre la masa corporal y 24 variables craneodentales en 136 especies de ungulados y 52 especies de macropódidos, analizando la distribución de cada grupo trófico respecto a la recta de regresión mediante el test *T* de comparación de Wilcoxon. Para la mayoría de las variables, las diferencias resultaron estadísticamente significativas, por lo menos entre pacedores y ramoneadores, al 99% de confianza en algunos casos y al 95% para casi todos. Se puede concluir, por lo tanto, que los aspectos morfológicos contemplados en las variables craneodentales han experimentado una fuerte selección en su diseño biomecánico como adaptación a un determinado tipo de alimentación. Ungulados y canguros, a pesar de que hay diferencias claras en determinadas proporciones, presentan ciertas convergencias en la correlación entre determinadas variables y el tipo de alimentación. Los pacedores, en general, tienen un mayor índice de hipsodoncia, incisivos laterales más anchos, cráneos más largos con mandíbulas más largas, un ángulo mandibular menos abierto, una fosa masetérica más larga, la órbita desplazada posterior-

mente respecto a la serie dental superior, un proceso paraoccipital más largo y un ángulo basicraneal más agudo.

Solounias y Dawson-Saunders (1988), por otra parte, utilizaron 13 variables para caracterizar morfológicamente 27 especies de ungulados actuales. Clasificaron a cada especie en valores “bajos”, “medios” o “altos” para cada variable, aplicando un test de Kruskal-Wallis para buscar diferencias significativas entre formas pacedoras, ramoneadoras y aquellas con una alimentación mixta. Encontraron claras diferencias entre pacedoras y ramoneadoras, pero no entre las especies de alimentación mixta y los otros dos grupos. Parecidos resultados obtuvieron a partir de los patrones de microdesgaste dental (véase también Solounias y Moelleken, 1992a, 1992b; Solounias y Hayek, 1993; Solounias *et al.*, 1994).

Una de las principales conclusiones, tanto de Janis como de Solounias y sus respectivos colaboradores, es que resulta relativamente fácil distinguir morfológicamente las especies pacedoras de las ramoneadoras. Estas diferencias de arquitectura craneodental se resumen en la tabla 1. Sin embargo, el principal problema reside en distinguir a las especies pacedoras y ramoneadoras de las especies cuya alimentación no está tan claramente definida.

Cierta distinción, sin embargo, es posible entre los tres tipos de alimentación atendiendo a tres índices: el de hipsodoncia, la longitud relativa de la serie premolar frente a la longitud de la serie molar y la anchura del hocico relativizada frente a la del paladar. Así, la longitud relativa de los premolares y la anchura relativa del premaxilar permiten cierta distinción entre los herbívoros de alimentación intermedia y el resto. Las especies ramoneadoras presentan un menor índice de hipsodoncia, una fila premolar larga en el caso de los artiodáctilos y un hocico de anchura media. Las especies pacedoras se distinguen de las ramoneadoras por tener mayor índice de hipsodoncia, una fila premolar más corta y un premaxilar más ancho.

En un análisis discriminante (AD) realizado por Janis (1995) con 127 especies de ungulados e hiracoides (sin incluir a los suidos), utilizando como variables estos tres índices, se reclasificaron bien un 73% de las especies analizadas. A pesar de tratarse de variables seleccionadas previamente por su capacidad predictiva y de que tan sólo se trataba de discriminar entre tres grupos tróficos bastante amplios, los resultados obtenidos distan mucho del 100% de reclasificaciones correctas y no mejoran realmente cuando se subdividen los ungulados en perisodáctilos e hiracoides por una parte (74% de reclasificaciones correctas) y artiodáctilos selenodontos por otra (72%).

Caracterización compleja. La utilización de un AD con variables compuestas y seleccionadas previa-

Tabla 1. Características craneodentales que permiten discriminar entre ungulados ramoneadores y pacedores. Referencias: Gordon e Ilius (1988), Fortelius (1985), Janis (1988, 1990a, 1995), MacFadden y Shockey (1997), Mendoza *et al.* (2002), Solounias y Dawson-Saunders (1988), Solounias y Moelleken (1993), Solounias *et al.* (1988), Spencer (1995, 1997) / *Cranio-dental characteristics that allow a discrimination between browser and grazer ungulates.*

Característica craneodental	Pacedores	Ramoneadores
Tamaño del cráneo en relación a las dimensiones del cuerpo	Grande	Pequeño
Ángulo de la caja craneana	Estrecho	Amplio
Posición de la fosa glenoidea sobre el plano oclusal de la dentición yugal	Alta	Baja
Dimensiones del proceso paracondilar	Largo	Corto
Extensión anterior del arco cigomático	bien desarrollado	poco desarrollado
Prominencia masetérica sobre el m ¹	Presente	Ausente
Posición de la órbita ocular	comienza sobre el M ³ o más atrás	comienza sobre el M ²
Forma de la arcada dentaria a nivel de los incisivos	Recta	Curvada
Morfología del hocico	Ancho	Estrecho
Anchura relativa del premaxilar (anchura premaxilar/anchura maxilar a nivel de los molares)	Alta	Corta
Dimensiones de la mandíbula (anchura y profundidad de la rama horizontal)	Grande	Pequeña
Diastema mandibular (distancia entre los incisivos y los premolares)	Largo	Corto
Dimensiones de los incisivos (anchura en la base)	I ₁ e I ₃ de tamaño similar	I ₁ mayor que el I ₃
Índice de hipsodoncia (altura de la corona del m ₃ sin desgastar/anchura bucolingual en la base del m ₃)	Elevado	Reducido
Longitud relativa de la serie premolar (longitud mesiodistal p ₂ -p ₄ /longitud m ₁ -m ₃)	Larga (perisodáctilos) corta (artiodáctilos)	corta (perisodáctilos) larga (artiodáctilos)

mente por su capacidad de discriminación trófica por separado, como el efectuado por Janis (1995), no aprovecha la capacidad que este tipo de análisis tiene para encontrar aquellas combinaciones de variables y relación entre las mismas, más apropiadas con vistas a la discriminación entre grupos de muestras (especies) que comparten una misma característica (adaptación ecológica), pues aunque para tal análisis se utilizasen seis variables, su perspectiva sigue siendo univariante.

En la década pasada, sin embargo, algunos autores ya analizaron el tema de la caracterización trófica con un enfoque más complejo, permitido por una cierta perspectiva multivariante. Spencer (1995), por ejemplo, analizó si las distintas adaptaciones ecológicas de los bóvidos africanos se reflejan en su morfología craneodental. Para ello, clasificó 33 especies de bóvidos de las 9 tribus presentes en África según cinco criterios ecológicos: intervalos de masa corporal, clases de altura a la que toman el alimento sobre el nivel del suelo, porcentaje de hierba en la dieta y preferencias de hábitat. Para los análisis utilizó 12 variables craneodentales y 2 postcraneales, relativizadas frente al tamaño corporal dividiéndolas por la longitud de la serie molar superior. A cada par de grupos comparados en cada categoría se le aplicó un test no paramétrico *U* de Mann-Whitney, para cada variable por separado, a efectos de indagar diferencias entre los grupos.

En cuanto a las preferencias tróficas, Spencer divide a los bóvidos africanos en pacedores (*grass feeders*), ramoneadores (*dicot feeders*) y especies de alimentación mixta que, según tomen más hierba o dicotiledóneas, se subdividen en pacedores-intermedios (*mixed-grass feeders*) o ramoneadores-intermedios (*mixed-dicot feeders*). Los distintos pares de grupos presentan numerosas diferencias significativas al 95% de confianza, especialmente en el caso de las especies pacedoras frente a las ramoneadoras. Para el resto de combinaciones de dos grupos, el número de variables con diferencias significativas es claramente inferior y, de hecho, no las hay entre los dos grupos de alimentación mixta.

Finalmente, tan sólo a efectos de resumir la información obtenida con los análisis univariantes, se aplicó un análisis de componentes principales (ACP). Aunque su utilización implica ya un enfoque más complejo, con una perspectiva multivariante, el método seguido para la selección de las variables sigue estando bajo una perspectiva univariante. Los tres primeros ejes del ACP explican un 81% de la varianza. El primer eje del ACP separa a los bóvidos pacedores del resto. El segundo eje ordena a los ramoneadores frente a las especies de alimentación mixta, que ningún eje separa claramente entre sí, pues el tercero segrega del resto a las especies que, según Spencer, tienen una alimentación más especializada. Estos resultados implican una mejora sustancial en la discriminación de grupos tróficos, a pesar de que el ACP no es la metodología más adecuada para este enfoque. Sin embargo, conviene recordar que se obtuvieron exclusivamente a partir de bóvidos, grupo que resulta mucho más homogéneo taxonómicamente que el de los ungulados en su conjunto. Spencer (1997) aplica los resultados de este trabajo previo para inferir la dieta y reconstruir el tipo de hábitat de

cinco especies de ungulados fósiles contemporáneas de los homínidos del Plio-Pleistoceno en África, con la finalidad de indagar sobre el paleoambiente en el que se desenvolvían estos últimos.

MacFadden *et al.* (1994) presentaron unos resultados preliminares sobre la ecología trófica de los herbívoros de Tarija, basados en el análisis de isótopos estables del carbono, a partir de 15 muestras de esmalte dental. La distribución de los valores de $\delta^{13}\text{C}$, entre -11,7 y -0,1‰, indica un rango en la ecología trófica que va desde especies puramente ramoneadoras de plantas C3 a especies totalmente pacedoras de plantas C4, pasando por especies de alimentación mixta de plantas C3-C4.

Con un enfoque algo más complejo que los trabajos anteriores, MacFadden y Shockey (1997) afinan los resultados de MacFadden *et al.* (1994) con la ayuda de la morfometría craneodental. Para caracterizar tróficamente 13 especies de mamíferos herbívoros del Pleistoceno medio de la cuenca de Tarija, al sur de Bolivia, estos autores combinan el análisis isotópico con características morfológicas craneodentales cuya relación con la ecología trófica había sido previamente comprobada por otros investigadores. Utilizan ocho variables craneodentales: la altura, la longitud y la anchura de los molares, el índice de hipsodoncia (IH), la anchura del hocico, la profundidad de la mandíbula, la posición de la parte anterior de la órbita en relación a los molares y la presencia o ausencia de una prominencia ósea para la inserción del músculo maseterico. La mera representación del índice de hipsodoncia frente al valor de $\delta^{13}\text{C}$ discrimina, según estos autores, entre especies ramoneadoras de plantas C3, especies de alimentación mixta y especies pacedoras de plantas C4.

Para obtener una mayor precisión en este estudio, sus autores realizan un ACP con cuatro variables, $\delta^{13}\text{C}$ y tres de las ocho variables morfométricas (la longitud anteroposterior molar, la anchura del hocico dividida por la longitud anteroposterior molar para relativizarla frente al tamaño, y el índice de hipsodoncia). La selección de estas cuatro variables, respecto a las nueve variables iniciales, se efectuó con cierta perspectiva multivariante, puesto que para ello se utilizaron ACPs; sin embargo, se había partido de variables elegidas previamente a tenor de su capacidad de discriminación por separado. Por último, la capacidad discriminante del conjunto de cuatro variables finalmente seleccionadas no se comprobó antes de su aplicación con especies cuyas adaptaciones tróficas fueran conocidas. Para buscar esa combinación, se realizaron numerosos ACPs con distintas combinaciones de variables, según los propios autores, con la intención de "explorar agrupamientos de especies, útiles o con sentido". Eligieron esa combinación concreta "porque era especialmente instructi-

va en la separación de nicho y ecología trófica". Es decir, que para tratar de inferir sus adaptaciones tróficas, eligen aquella combinación que permite, *a priori*, interpretar más fácilmente los resultados sin comprobar previamente su validez.

Un ACP proporciona aquellos ejes o combinaciones lineales de todas las variables que explican mayor varianza; si se pretende encontrar la combinación de variables que mejor discrimine entre distintos grupos tróficos establecidos previamente, eso es precisamente lo que hace de forma más precisa y rigurosa el análisis discriminante, por lo que su uso, con un número de muestras suficientemente alto, cuya ecología trófica fuese previamente conocida, habría sido más apropiado.

En ninguno de estos artículos se ha planteado la caracterización trófica de los ungulados con un enfoque complejo como el que permite una verdadera perspectiva multivariante. Eso es, precisamente, lo que proponen Mendoza *et al.* (2002), quienes postulan que las adaptaciones ecológicas que presentan las especies afectan a la totalidad de su estructura esquelético-dental y, de forma ya secundaria, como consecuencia de ello, a determinadas medidas osteométricas. Por lo tanto, si se pretende una correcta caracterización morfológica de las distintas adaptaciones ecológicas de las especies a partir de su estructura esquelético-dental, resulta necesaria una metodología que contemple dicha estructura en su conjunto. Mendoza *et al.* (2002) proponen el análisis discriminante como la metodología más adecuada para identificar los patrones morfológicos que caracterizan a las distintas adaptaciones tróficas de los ungulados, es decir, a aquellas combinaciones complejas de medidas o al menos no evidentes, así como las relaciones entre las mismas, que son características de cada adaptación.

Identificación de patrones morfológicos complejos mediante Análisis Discriminante

Las funciones discriminantes se pueden representar, de forma general, como un modelo lineal de ecuación del tipo:

$$D = B_0 + B_1X_1 + B_2X_2 + \dots + B_nX_n.$$

De X_1 a X_n son n variables independientes (n medidas osteométricas) y de B_1 a B_n sus respectivos coeficientes en la función discriminante (D). D constituye un eje, combinación lineal de las variables, para el que cada muestra presenta un valor determinado (figura 1). La esencia del Análisis Discriminante (AD) es que los coeficientes de las variables son elegidos por hacer máxima la diferencia entre los valores de D

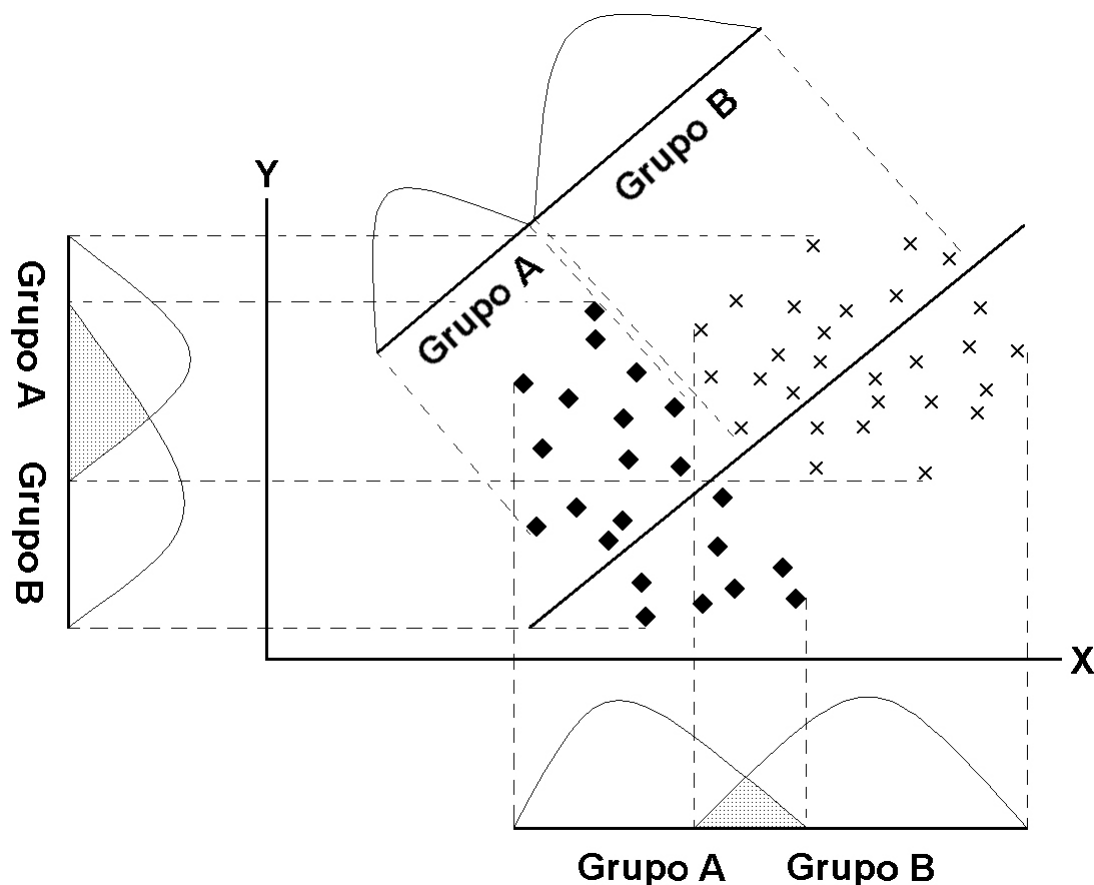


Figura 1. Representación de dos grupos hipotéticos (A, B) de muestras en el plano definido por dos variables sobre cuyos valores ambos grupos se solapan, pero cuya combinación, recogida por un eje discriminante, permite su discriminación / *Scatter-plot of projections of the values measured for two metric variables in two hypothetical groups of species with different feeding behaviour. Although each axis shows a considerable overlap between both trophic groups, it is possible to discriminate between them using a new oblique axis (D), linear combination of variables X and Y.*

que presentan las muestras de dos grupos distintos. Concretamente, se trata de los coeficientes que minimizan la varianza que presentan las muestras de cada grupo en relación a la varianza que existe entre los grupos, es decir, minimizan el cociente entre las varianzas intra e inter-grupos (Davis, 1986).

En la figura 1 se representa cómo opera un AD en el caso hipotético de un par de grupos que no se pueden discriminar a partir de dos variables (X e Y) por separado, pero sí mediante una combinación lineal de ambas. Aunque es cierto que distintos análisis univariantes, diseñados para comprobar el grado de significación estadística de las diferencias entre dos conjuntos de muestras y aplicados a cada una de las variables por separado, también permitirían averiguar qué diferencia a los grupos comparados, los análisis multivariantes como el AD ponen el énfasis sobre el conjunto y no sobre cada variable. Analizar conjuntos de variables simultáneamente permite considerar una información sumamente importante sobre su relación, que es donde se encuentran, a me-

nudo, las diferencias entre los grupos y, por lo tanto, lo que caracteriza a las muestras de un grupo respecto a las del otro.

En casos como el de la figura 1, en los que las diferencias están tan solo en la relación entre dos variables, un sencillo índice que las relacione o incluso su simple representación bivalente permiten discriminar los grupos. Sin embargo, es frecuente que las diferencias impliquen a relaciones más complejas y menos evidentes, entre todo un conjunto de variables que no pueden ser representadas sobre una superficie o espacio bidimensional. En tales casos, sólo análisis multivariantes complejos como el AD permiten su identificación.

Cuando es la relación entre un conjunto de n medidas esquelético-dentales, por ejemplo, lo que caracteriza morfológicamente a dos grupos de especies que presentan adaptaciones alternativas (p.e. pacedores vs. ramoneadores), se puede considerar que ambos grupos ocupan regiones distintas en el espacio n -dimensional definido por esas n variables. Tal y como

hemos visto, el AD opera creando un nuevo eje, combinación lineal de las variables implicadas, en la dirección que mejor discrimina ambos grupos de muestras. La media del valor que presentan las muestras de cada grupo en dicho eje se conoce como su *centroide de grupo* y la región que ocupa en torno a su centroide en el espacio multivariante constituye el *patrón morfológico* que caracteriza a dicho grupo frente al otro. El eje o función discriminante está representado por determinada combinación lineal de variables que, igualada al valor del centroide de cada grupo, constituye una representación matemática aproximada del patrón que lo caracteriza. Dicha función es un algoritmo matemático cuya aplicación a nuevas especies permite determinar el grupo al que pertenecen, en función de su distancia a los respectivos centroides, es decir, en función de su similitud a uno u otro patrón morfológico.

Si mantenemos, pues, la hipótesis de que dos o más adaptaciones ecológicas concretas están caracterizadas por patrones morfológicos distintos que implican a determinado conjunto de variables o a parte de él, el AD es la metodología más adecuada para comprobarla y, en tal caso, identificar tales patrones, tanto en lo concerniente a las variables que implican como a sus interrelaciones, que son, en definitiva, lo que constituye el propio patrón.

Discriminaciones espúreas. La capacidad de discriminación de un algoritmo, que viene dada fundamentalmente por el porcentaje de muestras que reclasifica correctamente, es un estimador, en principio, de la eficacia con la que dicho algoritmo ha identificado el patrón morfológico que caracteriza a las adaptaciones analizadas. Sin embargo, ni siquiera una discriminación perfecta entre los grupos es garantía de que se haya identificado el patrón correcto, pues cuanto mayor sea la relación entre el número de variables y el de muestras, mayor es el riesgo de discriminar a los grupos por azar, en base a características concretas de las muestras utilizadas, sin que nada tengan que ver con las adaptaciones por la que se definieron los grupos. Los algoritmos que implican a un elevado número de variables, si el de muestras no es muy superior, pueden tener una capacidad de discriminación espúrea. Dichos algoritmos tenderán a situar a nuevas muestras lejos de todos los grupos, por lo que su capacidad predictiva será escasa o incluso nula.

Para entender la importancia de esta relación basta con comprender que la probabilidad de que, por azar, un eje permita la discriminación de 3 bolas blancas y 3 negras, lanzadas al azar, es mayor si se hace en un espacio tridimensional que sobre un plano y mayor aún que si se hace sobre una recta. La probabilidad de una discriminación por azar, por lo tanto, aumenta si aumenta el número de dimensiones (variables), pero disminuye si aumenta el número de bolas (muestras).

Por otra parte, el que los grupos estén formados por subgrupos homogéneos, como especies muy afines, subespecies o incluso varios individuos por especie, incrementa la relación entre el número de variables y el de muestras "útiles", pues tales subgrupos pueden funcionar, hasta cierto punto, como una sola muestra. De hecho, en tales casos se violan las presunciones de independencia filogenética necesarias para que las probabilidades y los intervalos de confianza en ecuaciones interespecíficas tengan validez estadística (Cheverud *et al.*, 1985; Felsenstein, 1985; Harvey y Pagel, 1991).

Otra limitación del AD para la identificación de los patrones morfológicos que caracterizan adaptaciones ecológicas alternativas surge cuando la mayoría de las especies que conforman los grupos están emparentadas filogenéticamente. En tales casos, el algoritmo obtenido puede estar identificando el patrón morfológico que caracteriza al legado filogenético común, más que a la adaptación ecológica analizada. Por todo esto, es importante que los grupos que se pretenden discriminar sean lo más numerosos y taxonómicamente diversos posible y, si no se dispone de las suficientes muestras, es preferible seleccionar algoritmos que impliquen a pocas variables; si éstos no permiten una buena discriminación, se puede recurrir a otros tipos de análisis multivariantes, como el análisis de componentes principales o el de correspondencias. Éstos no están diseñados para identificar diferencias, sino para describir u ordenar las muestras en función de las variables y por ello serían en este caso menos apropiados; no obstante, un elevado número de variables no supone un inconveniente con ellos y, a veces, simplemente describiendo los grupos de muestras desde una perspectiva multivariante, se puede encontrar en qué son diferentes.

La única forma de comprobar si un algoritmo ha identificado realmente el patrón que caracteriza a las adaptaciones analizadas y su capacidad de discriminación no es por lo tanto espúrea, es aplicarlo a nuevas especies que no hayan sido utilizadas para su obtención, para las que, sin embargo, se conozca previamente el grupo al que pertenecen. El problema es que tales muestras son muy útiles para la obtención de los algoritmos y lo más coherente es utilizar, desde un principio, todas las muestras disponibles. La versión 10.0 y posteriores del SPSS (*Statistical Package for the Social Sciences*), sin embargo, permite obtener el grupo en el que se clasifica cada muestra mediante una función obtenida con las mismas variables, pero a partir de los demás casos (método de validación cruzada o método-U). Si el porcentaje de clasificaciones correctas por este método es claramente inferior al de reclasificaciones de la función discriminante seleccionada, se puede asumir que su capacidad de discriminación es espúrea y, por lo tanto, su poder predictivo escaso o nulo.

Selección de las variables. Si como se ha visto, no conviene que los algoritmos con los que se pretende identificar los patrones morfológicos incluyan a muchas variables, especialmente cuando el número de muestras (especies) no es muy elevado, y, además, nunca deben incluir aquellas variables que realmente no contribuyen a la discriminación (Norusis, 1988), el proceso de selección de variables constituye un paso esencial. Esto se lleva a cabo mediante el control del grado de exigencia a las variables para que sean finalmente incluidas. El estadístico F es un test con el que se comprueba la hipótesis de que el coeficiente de cada variable independiente a incorporar es cero y el grado de exigencia a las variables puede ser establecido mediante la probabilidad asociada al estadístico F, tanto para entrar (*Pin*), como para salir (*Pout*), que el SPSS permite establecer previamente. Con el método por pasos (*stepwise*), el análisis empieza incluyendo aquella variable para la que la distancia entre los dos grupos más cercanos sea mayor. En sucesivos pasos se va tomando, de entre aquellas variables que todavía no han sido incluidas, la que más aporta a la discriminación. Tras cada inclusión, se recalcula cuánto aporta cada variable y son eliminadas, si las hay, aquellas que como consecuencia de la nueva inclusión no superan determinado valor de *Pout*. Este proceso se repite hasta que ninguna de las variables no incluidas en la función supera el valor de *Pin*. De esta forma, se descarta la información redundante y se aprovecha la información complementaria de variables que por no tener una gran capacidad discriminatoria por sí solas, habrían sido descartadas con otros tipos de análisis univariantes.

Selección de los algoritmos. Dado que parte de la información contenida en las variables es redundante, distintas combinaciones pueden representar, con mayor o menor acierto, al patrón morfológico que caracteriza a determinadas adaptaciones concretas, como el pastoreo de hierba y el ramoneo de hojas en el caso de los ungulados. El problema es que no existe un método infalible para encontrar la mejor combinación, salvo probarlas todas. Para incrementar la probabilidad de encontrar, si no la mejor, algunas de las mejores combinaciones, se puede llevar a cabo una serie de análisis sucesivos incrementando el nivel de exigencia a la contribución de las variables mediante la disminución de la probabilidad asociada al estadístico F para entrar (*Pin*). Repitiendo los análisis con valores de *Pin* cada vez menores, se obtienen funciones que incluyen cada vez menos variables, pero cuya contribución es más significativa. Si además se repiten estos análisis, eliminando previamente alguna de las variables que jugaron un papel importante en la serie anterior, se seleccionan entonces nuevas combinaciones, a menudo con menor capacidad discriminante, aunque hay veces en la que ésta mejora (véase Mendoza *et al.*, 2002).

Este proceso permite llevar a cabo una selección de aquellas funciones que discriminen mejor entre los grupos, tanto directamente como por el método-*U* (ver en unos párrafos anteriores), y que impliquen al menor número posible de variables, cuya contribución a la discriminación sea lo más significativa posible. De esta forma, se maximiza la significación estadística de la función y, además, disminuye la probabilidad de que no se disponga de alguna de las medidas en nuevos especímenes analizados. Esto es especialmente importante cuando se trata de inferir las adaptaciones ecológicas de especies extinguidas, pues a menudo las muestras están constituidas por restos fósiles fragmentarios. En estos casos, disponer de funciones que impliquen cada vez menos variables es interesante, pues permite elegir entre una u otra función, dependiendo de las variables de las que se disponga, aunque siempre se puede tratar de obtener nuevos algoritmos partiendo de las variables concretas de las que se dispone para el espécimen estudiado.

Efectuar análisis sucesivos incrementando la exigencia a las variables permite, además, analizar en qué medida la discriminación implica a grupos de variables de forma indivisible, puesto que un aumento ínfimo del nivel de exigencia a veces conlleva la eliminación simultánea de un conjunto de variables. Esto sólo se puede interpretar como que su papel en la discriminación es en bloque y, por lo tanto, es la relación entre ellas, más que las variables en sí mismas, lo que diferencia a los grupos analizados. Esto permite, a veces, descubrir la relación existente entre determinadas adaptaciones ecológicas, la morfología esquelética y/o dental y su evolución en determinados grupos taxonómicos, pues al ser excluido de forma simultánea determinado conjunto de variables, pueden pasar a reclasificarse incorrectamente un grupo de especies de un mismo taxón, indicando así una clara relación entre la evolución de los rasgos morfológicos relacionados con las variables excluidas, el taxón implicado y la adaptación ecológica analizada. Cuando una variable pierde su significación (su valor de *p* deja de ser significativo), al ser incluida una o más variables, es porque la información que ésta o éstas aportan es redundante con la primera. Sin embargo, cuando una o más variables se vuelven significativas cuando otra variable es incluida, se debe a que su contribución a la discriminación es conjunta, es decir, que es la relación entre ambas, más que cada una de ellas por separado, lo que realmente caracteriza a un grupo frente al otro.

Capacidad discriminante. Utilizando esta metodología, Mendoza *et al.* (2002) identifican los patrones morfológicos que caracterizan a las adaptaciones tróficas concretas que aparecen en la secuencia binaria de discriminación de la figura 2. A pesar de que la

discriminación es mucho más precisa que la que otros autores han intentado antes, pues implica a ocho grupos tróficos distintos, el porcentaje de reclasificaciones correctas cuando se sigue dicha secuencia es de un 95% (109 de 115 especies). En el trabajo de Janis (1995), por ejemplo, se reclasificaron bien tan solo un 73% de las especies, a pesar de que se trataba de discriminar únicamente entre pacedores, ramoneadores y especies de alimentación mixta. Algunas de las pocas especies mal reclasificadas por Mendoza *et al.* (2002), además, no pueden siquiera considerarse como un error, pues sus hábitos alimenticios son en realidad intermedios y los algoritmos las sitúan en una zona intermedia. Las únicas especies claramente mal reclasificadas, como consecuencia, además, de una deficiencia metodológica, son tres especies de cérvidos; *Elaphurus davidianus* (pacedor de hierba fresca), *Ozotoceros bezoarticus* (de alimentación mixta en hábitats abiertos) y *Mazama mazama* (frugívora). Las tres son reclasificadas incorrectamente como especies de alimentación mixta en hábitats cerrados. En la base de datos hay 22 especies de cérvidos, todas ellas de alimentación mixta en hábitats cerrados, a excepción de estas tres. Cada una de ellas pertenece a un grupo trófico distinto, por lo que se trata del único cérvido de su grupo. Una sola muestra tiene poco peso estadístico y esto ha hecho, probablemente, que los algoritmos no recojan las modificaciones morfológicas específicas de los cérvidos a estos tipos de alimentación. Dicha deficiencia puede solventarse mediante la ponderación de aquellas especies que suponen una excepción en cuanto a sus adaptaciones ecológicas dentro de su grupo taxonómico, aunque esto altera los valores de significación estadística de la discriminación, generalmente incrementándolos de forma artificiosa.

Capacidad predictiva. Como ya hemos visto, una función discriminante puede reclasificar bien al 100% de las muestras y su capacidad predictiva sobre nuevas muestras ser escasa o incluso nula. Hay, sin embargo, varias pruebas de la buena capacidad predictiva de los algoritmos propuestos en estos trabajos. Por ejemplo, el algoritmo diseñado por Mendoza *et al.* (2002) para discriminar entre ramoneadores y especies de alimentación mixta clasifica a todas las especies frugívoras, que no fueron utilizadas para su obtención, como ramoneadores. Esto es lo que cabría esperar, pues las especies frugívoras pueden considerarse como ramoneadoras, ya que, al igual que éstas, toman menos de un 25% de pasto en su dieta. Otro ejemplo podría ser el algoritmo diseñado para discriminar a los ramoneadores especializados en las capas altas de vegetación de los ramoneadores normales. Dicho algoritmo clasifica a todos los frugívoros, así como a las especies de alimentación mixta, junto a los ramoneadores normales. Esto es, precisa-

mente, lo que cabría esperar, puesto que tampoco están especializados en alimentarse en las capas altas de vegetación.

Una prueba de lo adecuado que es el análisis discriminante para la caracterización morfológica de distintas adaptaciones en los mamíferos resulta al elevar excesivamente el grado de exigencia a las variables en la segunda discriminación de la secuencia binaria (véase figura 2), entre los grupos tróficos característicos de hábitats abiertos [OH: pacedores normales (GGr), de pasto fresco (FGr) y especies de alimentación mixta en hábitats abiertos (OMf)] y los grupos tróficos característicos de hábitats cerrados [CH: ramoneadores generales (GBr), de capas altas de la vegetación (HBr), frugívoros (Frg) y especies de alimentación mixta en hábitats cerrados (CMf)]. Con un excesivo grado de exigencia a las variables, se obtiene un algoritmo que implica tan solo a dos variables, la altura del tercer molar (HM3) y la longitud de la serie premolar inferior (LPRL), a pesar de lo cual, reclasifica bien cerca de un 90% de las especies. Este algoritmo funciona como un índice de hipsodoncia en el que el valor de HM3 (con coeficiente positivo) se relativiza frente al de LPRL (con coeficiente negativo). Esto permite evaluar la altura del tercer molar en relación al tamaño de las especies. El índice de hipsodoncia utilizado por Janis (1988, 1990a; Janis *et al.* 1988) se basa también en la altura del tercer molar (HM3), dividiéndola en este caso por su anchura (WM3). Utilizando los criterios de reclasificación del análisis discriminante, basados en la distancia al centroide de cada grupo, el índice de hipsodoncia de Janis (HM3/WM3) clasifica bien un 87,3% de las especies de la muestra, mientras que el algoritmo-índice clasifica bien un 88,2% (las mismas especies más una). La distancia entre los centroides también es algo menor para el índice de Janis, 2,10 frente a 2,23 del algoritmo. La mejora no es, pues, sustancial; sin embargo, lo que sí resulta verdaderamente importante es el hecho de que a partir de 22 variables, en principio todas igualmente válidas, el AD seleccionara una combinación discriminante de tan solo dos, que resulta muy similar a la que varios autores habían llegado previamente, pero en este caso tras la comprobación de numerosas combinaciones, por lo que se trata, probablemente, de aquella combinación de dos variables que tiene mayor capacidad de discriminación entre estos dos amplios grupos de especies. Esto confirma la validez del AD como una metodología adecuada para desentrañar las combinaciones de variables que diferencian y caracterizan a conjuntos de muestras cuya pertenencia a una categoría concreta se conoce previamente. El AD permitió, además, acceder a combinaciones de variables más complejas y por ello menos evidentes, con una capacidad de discriminación claramente superior, que se acercan más al verdadero patrón morfológico que caracteriza a las

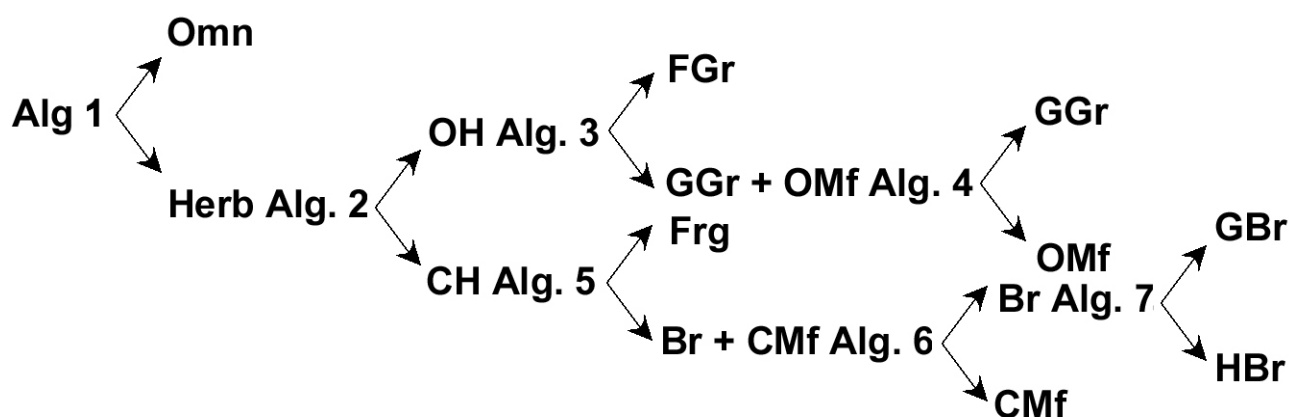


Figura 2. Secuencia binaria de discriminación para la caracterización trófica de los ungulados / *Sequence of discrimination characterizing feeding behaviour in ungulates.* **Omn**, omnívoros; **Herb**, herbívoros; **OH**, grupos tróficos característicos de hábitats abiertos; **CH**, grupos tróficos característicos de hábitats cerrados; **FGr**, pacedores de hierba fresca (*fresh-grass grazers*); **Frg**, frugívoros; **Br**, ramoneadores (*browsers*); **CMf**, especies de alimentación mixta de hábitats cerrados (*mixed-feeders-closed habitats*); **GGr**, pacedores generales (*general grazers*); **OMf**, especies de alimentación mixta de hábitats abiertos (*mixed-feeders-open habitats*); **GBr**, ramoneadores generales (*general browsers*); **HBr**, ramoneadores de capas altas de vegetación (*high level browsers*). Tomado de Mendoza *et al.* (2002).

especies con hábitos tróficos característicos de hábitats abiertos frente a las de hábitats cerrados. Esto queda reflejado al representar el índice de hipsodoncia utilizado por Janis (IH), frente al valor que predice el algoritmo 2.2 de Mendoza *et al.* (2002) (figura 3). Se observa que, a pesar de que ambos están correlacionados ($r^2 = 0,64$), el algoritmo permite una discriminación claramente superior. El índice de Janis (HI), que podría considerarse como una representación parcial del verdadero patrón morfológico que caracteriza la morfología craneodental de un grupo frente al otro, muestra un claro solapamiento entre ambas distribuciones y por ello no permite determinar correctamente las adaptaciones tróficas de dos especies fósiles analizadas (*Dinohippus leidyanus* Osborn y *Stenomylus hitchcocki* Peterson, figura 3; ver el apartado de aplicación a especies fósiles a continuación). Por el contrario, el algoritmo 2.2 discrimina de forma casi perfecta ambos grupos y permite efectuar inferencias más precisas y seguras sobre las adaptaciones tróficas de estas dos especies ya extintas.

Aplicación a especies fósiles. Los algoritmos obtenidos en Mendoza *et al.* (2002) se aplicaron, en la medida en que fue posible, a tres especies de ungulados fósiles del continente norteamericano: el équido del Mioceno *Dinohippus leidyanus* (Dile), el camélido tipo gacela del Oligoceno tardío y Mioceno temprano *Stenomylus hitchcocki* (Sthi) y el dromomericido *Aletomeryx scotti* Lull (Atsc). Con la secuencia binaria, *D. leidyanus* es clasificada como especie pacedora, aunque es probable que tomase un porcentaje de pasto en torno al 75% establecido como límite entre pacedores y especies de alimentación mixta, pues los al-

goritmos, aunque la clasifican como pacedora, la sitúan generalmente en una zona intermedia, muy próxima a algunas de las especies de alimentación mixta en hábitats abiertos (Mendoza *et al.*, 2002).

Stenomylus hitchcocki es clasificada como especie de alimentación mixta en hábitats abiertos y *A. scotti*, por último, es clasificada por la secuencia binaria como ramoneadora. Esta especie no aparece en la figura 3, pues no se le pudo aplicar el algoritmo 2.2, como consecuencia de que el ejemplar fósil carece de sus incisivos.

Perspectivas en ecomorfología

Al igual que los paleontólogos cuando trabajan sobre los yacimientos fósiles escudriñan el terreno intrigados por los tesoros del pasado todavía no descubiertos, cuando los paleontólogos trabajamos sobre los restos hallados, escudriñamos los elementos esqueléticos de las especies fósiles, intrigados por la información que contienen, todavía por desentrañar. Esto nos ha llevado a explorar nuevas herramientas cada vez más sofisticadas, como las que brinda la estadística multivariante (*v.g.*, Mendoza *et al.*, 2002), el análisis biogeoquímico (*v.g.*, Schoeninger, 1979; Fizet *et al.*, 1995; Gröcke, 1997) o técnicas más precisas de análisis morfométrico, como el ajuste de series de Fourier, la estimación de coordenadas morfológicas (*shape coordinates*), la elaboración de diagramas de esfuerzos principales y relativos (*principal and relative warp analyses*) (*v.g.*, Palmqvist *et al.*, 1996b) o el análisis fractal (*v.g.*, Pérez Claros *et al.*, 2002).

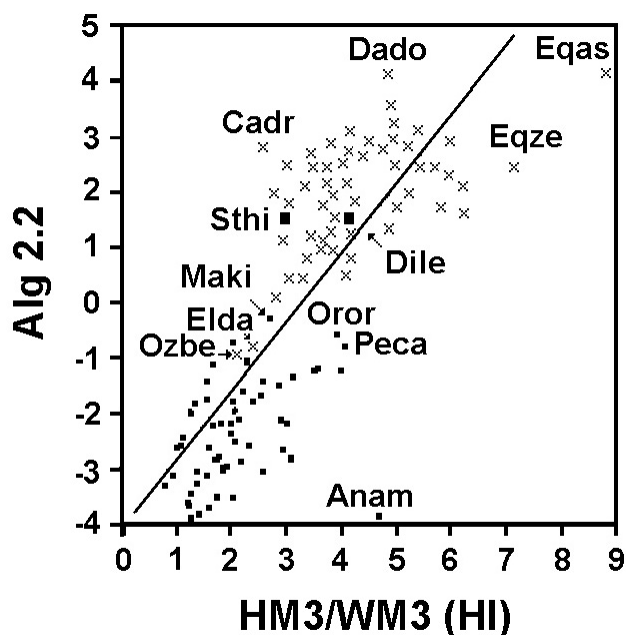


Figura 3. Representación del índice de hipsodoncia (HI) frente al algoritmo 2.2 para la discriminación entre especies de las categorías tróficas de hábitats abiertos y hábitats cerrados; cruces, especies de hábitats abiertos / Bivariate scatter-plots of ungulate projections on the hypsodonty index (HI) vs. algorithm 2.2 generated to discriminate between species with feeding habits characteristic from open habitats, and species with feeding habits characteristic from closed habitats. (Cadr, *Camelus dromedarius* Linnaeus; Dado, *Damaliscus dorcas* Sclater y Thomas; Elda, *Elaphurus davidianus* Milne-Edwards; Eqas, *Equus asinus* Linnaeus; Eqs, *Equus zebra* Linnaeus; Ozbe, *Ozotoceros bezoarticus* Ameghino); puntos: especies de hábitats cerrados (Anam, *Antilocapra americana* Ord; Maki, *Madoqua kirki* Ogilby; Oror, *Oreotragus oreotragus* Smith; Peca, *Pelea capreolus* Gray); cuadrados: especies fósiles (Dile, *Dinohippus leidyanus* Osborn; Sthi, *Stenomylus hitchcocki* Peterson). Tomado de Mendoza et al. (2002).

En nuestro grupo de investigación se están sometiendo a prueba nuevas herramientas para caracterizar morfológicamente distintas adaptaciones tróficas de los ungulados. Se trata del Aprendizaje Computacional o *Machine Learning*. Desde que en los años cincuenta se reconoció la inteligencia artificial como disciplina científica, el aprendizaje computacional ha sido una de sus áreas fundamentales de investigación. En ella, los sistemas informáticos expertos adquieren su conocimiento de forma inductiva a partir de un gran número de muestras, constituyendo una herramienta útil con vistas a la caracterización de aquellas categorías o grupos establecidos previamente en el conjunto de muestras. Esta caracterización permite, *a posteriori*, determinar el grupo al que pertenecerían nuevas muestras. Se trata, pues, del mismo tipo de problema al que se enfrentan los paleontólogos al estimar las características autoecológicas de las espe-

cies pretéritas a partir de su morfología, por comparación con las modernas.

Si a uno de estos sistemas expertos se le aporta un gran número de especies actuales, clasificadas en grupos según sus adaptaciones ecológicas, junto a las características morfológicas o de otra índole en las que esté contenida la información necesaria, el sistema puede aprender por inducción qué es lo que caracteriza a las especies de cada grupo. Ello le permite determinar posteriormente el tipo de adaptación que presentarían nuevas especies, tanto actuales como fósiles, a partir de esas mismas características, asignándole un valor concreto de probabilidad a dicha clasificación. Una de las técnicas que está siendo utilizada se basa en la división iterativa del espacio multidimensional definido por las variables en sectores que contengan el mayor número posible de muestras de una misma categoría. Su principal ventaja es que, a diferencia de otras técnicas, el conocimiento adquirido se puede representar explícitamente en forma de árboles de decisión (Mendoza y Janis, 2004) o como reglas de clasificación, en lugar de estar implícito en algoritmos matemáticos complejos, como los obtenidos mediante las técnicas de la estadística multivariante (Mendoza et al., 2002), o en el propio sistema informático, como ocurre con las redes neuronales autoorganizadas, otra de las técnicas básicas del aprendizaje computacional que también se está sometiendo a prueba para la caracterización ecomorfológica. Otra ventaja interesante del aprendizaje computacional representable mediante árboles de decisión es que permite la utilización de variables cualitativas. Para la caracterización ecomorfológica, además de la presencia o ausencia de determinados rasgos morfológicos, se puede incluir el grupo taxonómico (*i.e.* familia, orden, clase) al que pertenece cada una de las especies, lo que permite obtener una caracterización ecomorfológica en relación a la taxonomía, en la que se pongan de manifiesto características comunes a todas las especies que comparten una misma adaptación y características exclusivas de grupos concretos.

En la figura 4 aparece, tan sólo a modo de ejemplo, uno de estos árboles de decisión, obtenido a partir de las 122 especies de ungulados de la base de datos utilizada por Mendoza et al. (2002), clasificadas en los mismos ocho grupos tróficos, que se corresponden con los extremos de la secuencia binaria de discriminación de la figura 2. Todas las variables que aparecen están relativizadas frente al tamaño de las especies, dividiéndose por la longitud de la serie premolar inferior (LPRL), a excepción, lógicamente, de la propia variable LPRL. Junto a cada una de las ramas finales del árbol, conocidas como *hojas*, aparece entre paréntesis el número de especies que son reclasificadas en dicha hoja.

El árbol de decisión de la figura 4 reclasifica de forma incorrecta sólo cinco de las 122 especies que se utilizaron para su obtención. Como se puede apreciar en la figura, el árbol presenta dos ramas principales, la primera de las cuales agrupa, junto a las especies omnívoras, a las de categorías tróficas de hábitats cerrados ($HM3/LPRL < 0,78$) y la segunda a las categorías de hábitats abiertos ($HM3/LPRL > 0,78$). La única excepción es un grupo de cuatro especies de alimentación mixta en hábitat abierto, (entre paréntesis aparecen cinco porque en este grupo se incluye a una de las especies reclasificadas incorrectamente por el árbol) y un pequeño grupo de dos especies ramoneadoras. Estos dos grupos aparecen en la rama opuesta, pero sus especies son reclasificadas correctamente. Es interesante destacar que la variable implicada en esa primera división, $HM3/LPRL$, constituye un auténtico índice de hipsodoncia e implica exactamente a las dos medidas craneodentales que se seleccionan con el análisis discriminante, al elevar excesivamente el grado de exigencia en la discriminación entre las categorías tróficas de hábitat abierto y cerrado (ver unos párrafos anteriores). Al igual que ocurre con el análisis discriminante, esto se puede considerar como una prueba de que el

aprendizaje computacional, representable mediante árboles de decisión, es una metodología adecuada para desentrañar las combinaciones de variables que diferencian y permiten caracterizar conjuntos de muestras cuya pertenencia a una categoría concreta se conoce previamente y, por lo tanto, resulta apropiado para la caracterización morfológica de las distintas adaptaciones ecológicas que muestran los mamíferos. Es también una herramienta idónea para caracterizar especies (o grupos taxonómicos mayores), creando así una herramienta (el árbol de decisión) más precisa y fiable con la que identificar la especie (o grupo taxonómico) al que pertenecen restos fósiles fragmentarios.

El árbol de la figura 4 fue seleccionado entre varios cientos, obtenidos a partir de distintos conjuntos de variables, por ser, entre aquellos que menos especies reclasifican incorrectamente, el que implica un número menor de hojas. Para ello, se llevaron a cabo análisis a partir de las medidas craneodentales, sin relativizar frente al tamaño, o relativizadas dividiéndolas por la anchura del tercer molar ($WM3$) o la longitud de la serie premolar inferior ($LPRL$). Se hicieron pruebas con cada uno de estos conjuntos por separado y combinándolos entre sí. Sin embargo, a pe-

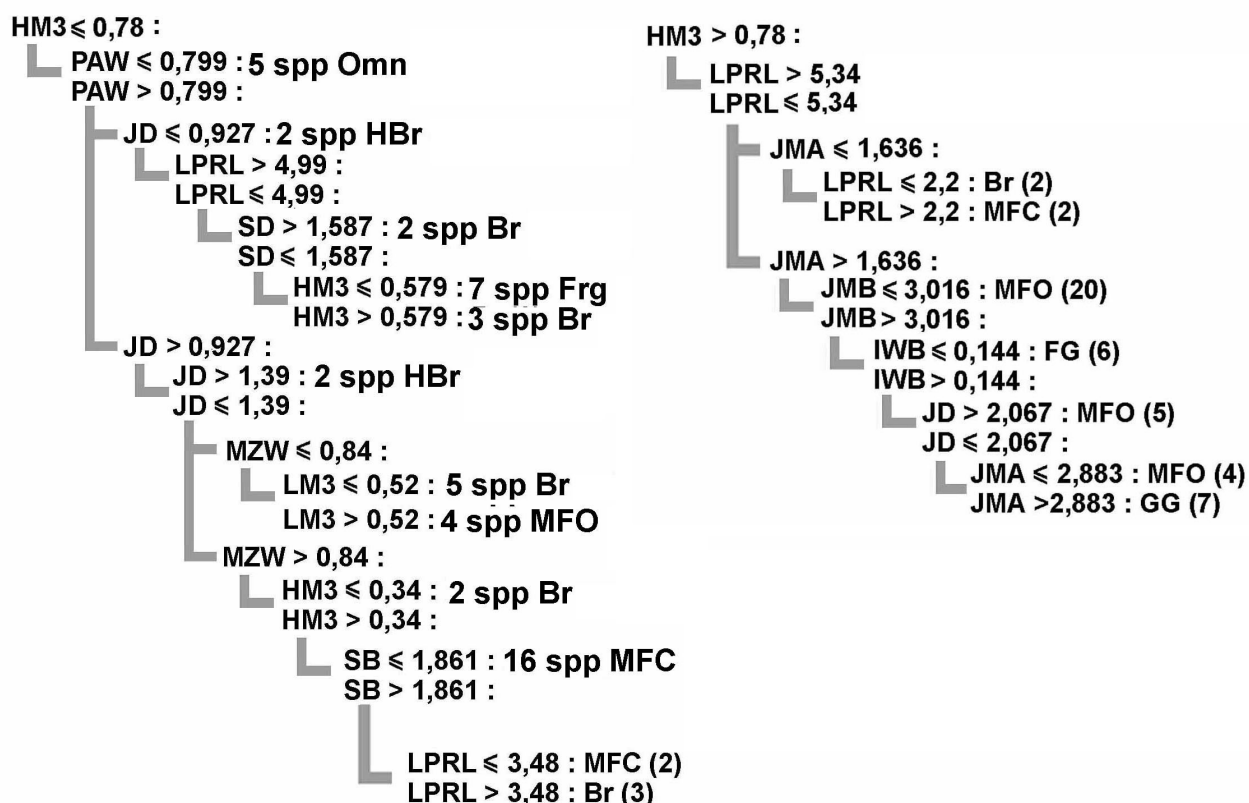


Figura 4. Árbol de decisión para caracterizar morfológicamente ocho grupos tróficos de ungulados / *Decision tree for the morphological characterization of eight different feeding categories of ungulates.* (Omn, omnívoros; FG, pacedores de hierba fresca (fresh-grass grazers); Frg, frugívoros; MFC, especies de alimentación mixta de hábitats cerrados (mixed-feeders-closed habitats); GG, pacedores generales (general grazers); MFO, especies de alimentación mixta de hábitats abiertos (mixed-feeders-open habitats); Br, ramoneadores generales (general browsers); HBr, ramoneadores de capas altas de vegetación (high level browsers). Variables: véase texto y Mendoza et al. (2002).

sar de haber realizado un número exhaustivo de análisis, existe una infinidad de formas de dividir el espacio multidimensional definido por las variables en sectores que contengan muestras del mismo grupo, por lo que no se tiene nunca la certeza de haber encontrado la manera idónea, es decir, aquel árbol que implicando un número menor de hojas reclasifique correctamente el mayor porcentaje de especies. Se trata, realmente, de un problema general de los análisis multivariantes, que también afecta, por lo tanto, al discriminante o a la regresión múltiple (Darlington, 1990); así, al aumentar el número de variables, el espacio de posibilidades se hace inmenso y en todos los métodos de búsqueda los primeros pasos determinan las posibilidades posteriores. Quedan, pues, atrapados en algo similar a lo que en física se conoce como *mínimos locales de energía* o en teoría evolutiva, como *máximos locales de eficacia*. La evolución biológica, sin embargo, ha encontrado una estrategia sumamente eficaz para explorar estos inmensos espacios de posibilidades, como el que surge de genomas complejos, con miles de genes, variantes alélicas y sus interacciones epigenéticas y pleiotrópicas: se trata del trinomio mutación-recombinación-selección. Simulando precisamente el proceso evolutivo, en las últimas décadas se ha desarrollado una metodología de análisis que combina los procesos de mutación, recombinación y selección. Se trata de los *algoritmos genéticos*. En la actualidad, se están aplicando para resolver problemas de optimización de muy diversa índole, como evaluación de modelos de distribución de especies (Anderson *et al.*, 2003), predicciones de quiebra económica (Kim y Han, 2003), optimización de modelos geológicos (Wijns *et al.*, 2003), etc. con resultados sorprendentes. Hasta ahora, se han utilizado como método de exploración de los inmensos espacios de posibilidades en la elaboración de árboles de decisión (D'heygere *et al.*, 2002) o reglas de clasificación (Anderson *et al.*, 2003), pero, de momento, ningún programa comercial los integra para optimizar los análisis multivariantes. El desarrollo de nuevos programas informáticos que incorporen algoritmos genéticos como método de búsqueda de combinaciones óptimas de variables en el proceso de elaboración de análisis discriminantes, regresiones múltiples y árboles de decisión, para la resolución de problemas paleoecológicos, es también uno de los proyectos en curso en nuestro grupo de investigación.

Bibliografía

- Anderson, R.P., Lew, D. y Peterson, A.T. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162: 211-232
- Arribas, A. y Palmqvist, P. 1998. Taphonomy and palaeoecology of an assemblage of large mammals: hyaenid activity in the lower Pleistocene site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza Basin, Granada, Spain). *Geobios* 31 (suppl.): 3-47.
- Bock, W.J. y von Wahlert, G. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19: 269-299.
- Bodmer, R.E. 1990. Ungulate frugivores and the browser grazer continuum. *Oikos* 57: 319-325.
- Boué, C. 1970. Morphologie fonctionnelle des dents labiales chez les ruminants. *Mammalia* 34: 696-771.
- Cheverud, J.M., Dow, M.M. y Leutenegger, W. 1985. The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution* 39: 1335-1351.
- Court, N. 1992. A unique form of dental bilophodonty and a functional interpretation of peculiarities in the masticatory system of *Arsinoitherium* (Mammalia Embrithopoda). *Historical Biology* 6: 91-111.
- Crompton, A.W. y Hiemae, K. 1969. How mammalian molar teeth work. *Discovery* 5: 21-47.
- D'Arcy Thomson, W. 1961. *On Growth and Form*. En: J.T. Bonner (ed.), Edición abreviada (primera publicación 1917). Cambridge University Press, Cambridge, 1100 pp.
- Darlington, R.B. 1990. *Regression and Linear Models*. McGraw-Hill, New York, 542 pp.
- Darwin, C. 1859. *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray Reprinted ed. Oxford University Press, New York, 440 pp.
- Davis, J.C. 1986. *Statistics and Data Analysis in Geology*. John Wiley & Sons, inc., 646 pp.
- D'heygere, T., Goethals, P.L.M. y De Pauw, N. 2002. Use of genetic algorithms to select input variables in decision tree models for the prediction of benthic macroinvertebrates. *Ecological Modelling* 00: 1-10.
- Estes, R. D. 1974. *Social organization of the African Bovidae*. En: V. Geist y F. Walther (eds.), *The Behaviour of Ungulates and its Relation to Management*, vol. 1. IUCN, Morges, Switzerland, pp. 166-205.
- Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F. y Bargo, M.S. 1998. Body mass estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical* 5: 87-108.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125: 1-15.
- Fizet, M., Mariotti, A., Bocherens, H., Lange-Badre, B., Vandermeersch, B., Borel J.P. y Bellon, G. 1995. Effect of diet, physiology and climate on carbon and nitrogen stable isotopes of collagen in a Late-Pleistocene anthropic paleoecosystem: Marillae, Charente, France. *Journal of Archaeological Science* 22: 67-79.
- Fortelius, M. 1985. Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica* 180: 1-76.
- Fortelius, M. 1990. The mammalian dentition: a "tangle" view. *Netherlands Journal of Zoology* 40: 312-328.
- Gingerich, P.D. 1972. Molar occlusion and jaw mechanics of the Eocene primate *Adapis*. *American Journal of Physical Anthropology* 36: 359-368.
- Gingerich, P.D. 1977. Correlation of tooth size and body size in living hominoid primates, with a note on the relative brain size in *Aegyptopithecus* and *Proconsul*. *American Journal of Physical Anthropology* 47: 395-398.
- Gordon, I. J. e Illius, A.W. 1988. Incisor arcade structure and diet selection in ruminants. *Functional Ecology* 2: 15-22.
- Gosling, L.M. 1974. The social behaviour of Coke's hartebeest (*Alcelaphus buselaphus cokei*). En: V. Geist y F. Walther (eds.), *The behaviour of ungulates and its relation to management*, Alberta, Canada, IUCN, pp. 488-511.
- Gould, S. J. 1970. Evolutionary paleontology and science of form. *Earth-Science Reviews* 6: 77-119.
- Gould, S.J. y Lewontin, R.C. 1979. The spandrels of San Marcos

- and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London*, B 205: 581-598.
- Greaves, W.S. 1973. Evolution of the merycoidodont masticatory apparatus (Mammalia, Artiodactyla). *Evolution* 26: 659-667.
- Greaves, W.S. 1978. The posterior zygomatic root in oreodonts. *Journal of Paleontology* 52: 740-743.
- Gregory, W.K. 1920. On the anatomy of the preorbital fossa of equidae and other ungulates. Studies in comparative myology and osteology. V. *Bulletin, American Museum of Natural History* 42: 265-283.
- Gröcke, D.R. 1997. Stable-isotope studies on the collagenic and hydroxylapatite components of fossils: Paleocological implications. *Lethaia* 30: 65-78.
- Harvey, P.H. y Pagel, M.D. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press. Oxford.
- Herring, S.W. 1972. The role of canine morphology in the evolutionary divergence of pigs and peccaries. *Journal of Mammalogy* 53: 501-512.
- Herring, S.W. 1975. Adaptation for gape in the hippopotamus and its relatives. *Forma et Functio* 8: 85-110.
- Janis, C.M. 1983. Muscles of the masticatory apparatus in two genera of hyraxes (*Procavia* and *Heterohyrax*). *Journal of Morphology* 176: 61-87.
- Janis, C.M. 1984. The use of fossil ungulate communities as indicators of climate and environment. En: P.J. Brenchley (ed.), *Fossils and climate*. Chichester: John Wiley and Sons. pp. 85-104.
- Janis, C.M. 1988. An estimation of tooth volume and hipsodonty indices in ungulate mammals and the correlation of these with dietary preferences. En: D.E. Russell, J.P. Santoro y D. Sigogneau-Russell (eds.), *Teeth Revisited: Proceedings of the 7^o International Symposium on Dental Morphology*, Mémoires de Musée d'Histoire naturelle, Paris (C), 53: 367-387 pp.
- Janis, C.M. 1989. Estimation of diets in fossil ungulates. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9: 27A.
- Janis, C.M. 1990a. The correlation between diet and dental wear in herbivorous mammals, and its relationship to the determination of diets of extinct species. En: A.J. Boucot (ed.), *Paleobiological Evidence for Rates of Coevolution and Behavioral Evolution*. Elsevier, New York. pp. 241-259.
- Janis, C.M. 1990b. Correlation of cranial and dental variables with dietary preferences in mammals: a comparison of macropodoids and ungulates. *Memoirs of the Queensland Museum* 28: 349-366.
- Janis, C.M. 1995. Correlation between craniodental morphology and feeding behavior in ungulates: Reciprocal illumination between living and fossil taxa. En: J. Thomason (ed.), *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge University Press. New York. pp. 76-98.
- Janis, C.M. y E. Constable 1993. Can ungulate craniodental features determine digestive physiology? *Journal of Vertebrate Paleontology* 13, abstract.
- 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. y Fortelius, M. 1988. On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with especial reference to limiting factors. *Biological Reviews* 63: 197-230.
- Janis, C.M., Gordon, I.J. y Ilius, A. W. 1995. Modeling equid/ruminant competition in the fossil record. *Historical Biology* 10: 15-29.
- Janis, C.M., Scott, K.M. y Jacobs, L.L. 1998. *Evolution of Tertiary mammals of North America*. Cambridge University Press. Cambridge (UK). 670 pp.
- Kiltie, R.A. 1981. The function of interlocking canines in rain forest peccaries (Tayassuidae). *Journal of Mammalogy* 62: 459-469.
- Kim, M. y Han, I. 2003. The discovery of experts' decision rules from qualitative bankruptcy data using genetic algorithms. *Expert Systems with Applications* 25: 637-646.
- Koehl, M.A.R. 1996. When does morphology matter? *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 501-542.
- Lauder, G.V. 1995. On the inference of function from structure. En: J. Thomason (ed.), *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge University Press, New York. pp. 1-18.
- 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: 77-100.
- MacFadden, B.J., Wang, Y., Cerling, T.E., y Anaya, F. 1994. South American fossil mammals and carbon isotopes: a 25 million-year sequence from the Bolivian Andes. *Palaogeography, Paleoclimatology, Paleoeecology* 107: 257-268.
- Maglio, V.J. 1972. Evolution of mastication in the Elephantidae. *Evolution* 26: 638-658.
- Maynard Smith, J. y Savage, R.J.G. 1959. The mechanics of mammalian jaws. *School Science Review* 141: 289-301.
- Mendoza, M. y Janis, C.M. 2004. Decision trees: A machine learning methodology to determine ungulate feeding behaviour from craniodental morphology. *64th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology*, Denver.
- Mendoza, M., Janis C.M. y Palmqvist, P. 2002. Characterising complex craniodental patterns related to feeding behavior in ungulates: a multivariate approach. *Journal of Zoology*, London 258: 223-246.
- Norusis, M.J. 1988. SPSS advanced statistical guide. SPSS Inc., Chicago.
- Padian, K. 1995. Form versus function: the evolution of a dialectic. En: J. Thomson (ed.), *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge University Press, New York. pp. 264-277.
- Palmqvist, P. y Arribas, A. 2001. Taphonomic decoding of the paleobiological information locked in a lower Pleistocene assemblage of large mammals. *Paleobiology* 27: 512-530.
- Palmqvist, P., Martínez Navarro, B. y Arribas, A. 1996a. Prey selection by terrestrial carnivores in a lower Pleistocene paleo-community. *Paleobiology* 22: 514-534.
- Palmqvist, P., Pérez Claros, J.A., Gibert, J. y Santamaría, J.L. 1996b. Comparative morphometric study of a human phalanx from the lower Pleistocene site at Cueva Victoria (Murcia, Spain), by means of Fourier analysis, shape coordinates of landmarks, principal and relative warps. *Journal of Archaeological Science* 23: 95-107.
- Pérez-Barbería, F.J. y Gordon, I.J. 1999. The functional relationship between feeding type and jaw and cranial morphology in ungulates. *Oecologia* 118: 157-165.
- Pérez Claros, J.A., Palmqvist, P. y Olóriz, F. 2002. First and second orders of suture complexity in ammonites: a new methodological approach using fractal analysis. *Mathematical Geology* 34: 323-343.
- Plotnick, R. y Baumiller, T. 2000. Invention by evolution: functional analysis in paleobiology. En: Erwin, D.H. y Wing, S. L. (eds.), *Deep Time: Paleobiology's Perspective*. (Suplemento al vol. 26(4) de *Paleobiology*). pp. 305-323.
- Radinsky, L.B. 1983. Allometry and reorganisation in horse skull proportions. *Science* 221: 1189-1191.
- Radinsky, L.B. 1984. Ontogeny and phylogeny in horse skull evolution. *Evolution* 38: 1-15.
- Radinsky, L. B. 1987. *The Evolution of Vertebrate Design*. University of Chicago Press, Chicago. 188 pp.
- Schoeninger, M.J. 1979. Diet and status at Chalcatzingo: Some empirical and technical aspects of strontium analysis. *American Journal on Physical Anthropology* 51: 295-309.
- Sinclair A.R. y Gwynne M.D. 1972. Food selection and competition in the East African Buffalo (*Syncerus caffer*). *East African Wildlife Journal* 10: 77-89.
- Solounias, N. y Dawson-Saunders, B. 1988. Dietary adaptations and paleoecology of the Late Miocene ruminants from Pikermi and Samos in Greece. *Palaogeography, Paleoclimatology, Paleoeecology* 65: 149-172.
- Solounias, N. y Hayek, L.C. 1993. New methods of tooth micro-

- wear and application to dietary determination of two extinct antelopes. *Journal of Zoology*, London 229: 421-445.
- Solounias, N. y Moelleken, S.M. 1992a. Dietary interpretation of *Eotragus sansaniensis* (Mammalia, Ruminantia): tooth micro-wear analysis. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12: 113-121.
- Solounias, N. y Moelleken, S.M. 1992b. Dietary adaptation of two Miocene goat ancestors and evolutionary implications. *Geobios* 6: 797-809.
- Solounias, N. y Moelleken, S.M. 1993. Dietary adaptation of some extinct ruminants determined by premaxillary shape. *Journal of Mammalogy* 74: 1059-1071.
- Solounias, N., Teaford, M. y Walker, A. 1988. Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology* 14: 287-300.
- Solounias, N., Fortelius, M. y Freeman, P. 1994. Molar wear rates in ruminants: a new approach. *Anales Zoologici Fennici* 31: 219-227.
- Spencer, L.M. 1995. Morphological correlates of dietary resource partitioning in the African Bovidae. *Journal of Mammalogy* 76: 448-771.
- Spencer, L.M. 1997. Dietary adaptations of Plio-Pleistocene Bovidae: implications for hominid habitat use. *Journal of Human Evolution* 32: 201-228.
- Szalay, F.S. 2000. Function and Adaptation in Paleontology and Phylogenetics: Why Do We Omit Darwin? *Palaeontologia Electronica*, 3, issue 2, art. 2: 25 pp., 366 KB; http://palaeo-electronica.org/paleo/2000_2/darwin/issue2_00.htm.
- Turnbull, W.D. 1970. Mammalian masticatory apparatus. *Fieldiana: Geology* 18: 149-356.
- Van Valen, L. 1960. A functional index of hypsodonty. *Evolution* 14: 531-532.
- Van Valkenburg, B. 1988. Trophic diversity in past and present guilds of large predatory mammals. *Paleobiology* 14: 155-173.
- Vrba, E.S. 1980. The significance of bovid remains as indicators of environment and predation patterns. En: A. K. Behrensmeyer y A.K. Hill (eds.), *Fossils in the Making*. Chicago Press, University of Chicago. pp. 247-270.
- White, T.E. 1949. The endocrine glands and evolution. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 39: 329-335.
- Wijns, C., Boschetti, F. y Moresi, L. 2003. Inverse modelling in geology by interactive evolutionary computation. *Journal of Structural Geology* 25: 1615-1621.

Recibido: 30 de octubre de 2003.

Aceptado: 24 de junio de 2004.