

## PATRONES CRANEANOS Y MODALIDADES DE MASTICACION EN ROEDORES CAVIOMORFOS (RODENTIA, CAVIOMORPHA)

### Skull patterns and chewing modes in caviomorph rodents (Rodentia, Caviomorpha)

ALDO I. VASSALLO<sup>1</sup> Y DIEGO H. VERZI<sup>2</sup>

#### RESUMEN

Se analizan características morfológicas del aparato masticatorio y direcciones de masticación en roedores caviomorfos de las superfamilias Octodontoidea, Caviioidea y Chinchilloidea. Se discrimina un morfotipo caviioideo (Hydrochoeridae y Caviidae), caracterizado por un cóndilo mandibular bajo, leve histricognatía, dirección predominantemente posteroanterior de la musculatura aductora (masetero superficial, pterigoideo interno) de la mandíbula; todo esto en asociación a una masticación propinal a levemente oblicua. En el otro extremo de la variación, el morfotipo representado por *Ctenomys* + *Myocastor* se caracteriza por poseer un cóndilo mandibular alto, gran histricognatía, fuertes componentes lateromediales de los maseteros y pterigoideos, acortamiento y robustez general del cráneo; estos caracteres se asocian a una masticación oblicua a fuertemente oblicua (>60° en *Ctenomys*). Entre ambos extremos existen morfologías intermedias representadas por especies de Dasyproctidae (Caviioidea), Chinchillidae (Chinchilloidea), Octodontidae (excepto *Ctenomys*) y Echimyidae (Octodontoidea). Se realiza una interpretación morfofuncional de los caracteres craneomandibulares estudiados en relación a las modalidades de masticación y hábitos particulares de las especies.

#### ABSTRACT

The morphology of the masticatory apparatus, and the direction of chewing in several caviomorph rodents of the superfamilies Octodontoidea, Caviioidea, and Chinchilloidea were analyzed. A cavioid morphotype (Hydrochoeridae and Caviidae) was characterized by a low mandibular condyle, slight histricognath condition, and postero-anterior orientation of the jaw adductor muscles (superficial masseter, internal pterigoid), in association with propinal to slightly oblique chewing. On the other hand, a *Ctenomys* + *Myocastor* morphotype showed a high mandibular condyle, strong histricognath condition, important latero-medial orientation of masseteres and pterigoids, shortness and general robustness of the skull in association with oblique to highly oblique chewing (>60° in *Ctenomys*). Between both extreme morphotypes, a morphological gradient included species of the families Dasyproctidae (Caviioidea), Chinchillidae (Chinchilloidea), Octodontidae (excepting *Ctenomys*) and Echimyidae (Octodontoidea). We advance a morphofunctional interpretation of the studied skull and jaw characters, regarding chewing modes and particular habits of the species.

**KEYWORDS:** Rodentia. Caviomorpha. Jaw mechanics. Chewing. Skull.

#### INTRODUCCION

Los roedores Caviomorpha poseen una amplia distribución en las porciones central y meridional del continente americano, incluyendo islas caribeñas

(Woods, 1984: 389). A lo largo de esta distribución ocupan una enorme diversidad de hábitats, presentando muy diferentes modos de vida en asociación con un amplio espectro de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y comportamentales (Rowlands y Weir, 1974).

A nivel esqueletario, el grupo muestra variadas adaptaciones en concordancia con el desarrollo de hábitos cursoriales, corredores, o fosoriales a subterráneos (Mares y Ojeda, 1982: 393; Redford y Eisenberg, 1992). La morfología del cráneo, en particular, se ve influenciada por tales hábitos, así como por el desarrollo de diferentes tipos de masticación.

<sup>1</sup>CONICET, Depto de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, C.C. 1245 (7600) Mar del Plata, Argentina. E-mail: avassall@mdp.edu.ar

<sup>2</sup>CONICET, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Paseo del Bosque s/n° (1900) La Plata, Argentina. E-mail: dverzi@museo.fcnym.unlp.edu.ar

El estudio de esta variabilidad craneana ha sido escasamente abordado (e.g. Woods y Howland, 1979: 95; Woods y Mckeen, 1989: 97), a pesar de representar éste uno de los clásicos enfoques de investigación de la diversidad en los mamíferos actuales y extinguidos.

En todos los roedores el agrandamiento de los incisivos y el desarrollo de una diastema han provocado la separación de las funciones de incisivos y molariformes. El cambio de posición para que una u otra función se ejecute, se realiza merced a un movimiento anteroposterior de la mandíbula, para lo cual la fosa glenoidea ha adquirido la forma de un canal alargado en esa misma dirección (Landry, 1957: 223; Woods, 1972: 115). Esto no implica, sin embargo, que los roedores o en particular los caviomorfos mastiquen de manera exclusivamente propalinal. Estudios posteriores al de Woods (1972), donde se analizaron estrías dentarias y se aplicaron técnicas de cineradiografía, permitieron determinar la existencia de distintas estrategias masticatorias en especies de las familias Capromyidae y Erethizontidae (Woods y Howland, 1979: 95; Woods y Mckeen, 1989: 97). Dichas diferencias en la masticación se correlacionan con una importante diversidad morfológica a nivel del aparato masticatorio. Hasta el momento no se ha llevado a cabo ningún estudio de conjunto en este sentido. En este trabajo se analiza de modo preliminar la diversidad morfológica del aparato masticatorio en varias especies de caviomorfos, pertenecientes a tres de las cuatro superfamilias en que se divide el grupo (Cavioidea, Chinchilloidea y Octodontoidea); se procura, asimismo, vincular la variabilidad existente con las distintas modalidades de masticación y particulares factores selectivos asociados a los hábitos de las especies analizadas.

## MATERIALES Y METODOS

Se estudiaron especímenes de las siguiente especies: *Lagostomus maximus* (n=4), *Lagidium viscacia* (n=6), *Chinchilla lanigera* (n=6) (Chinchilloidea, Chinchillidae); *Dasyprocta* sp. (n=5) (Cavioidea, Dasyproctidae); *Dolichotis patagonum* (n=5), *Cavia aperea* (n=9), *Microcavia australis* (n=6), *Kerodon rupestris* (n=4), *Galea musteloides* (n=2), *Galea spixii* (n=2) (Cavioidea, Caviidae); *Hydrochoerus hydrochaeris* (n=3) (Cavioidea, Hydrochoeridae); *Proechimys* (*Trinomys*) *albspinus* (n=2), *Proechimys polioptus*

(n=1) (Octodontoidea, Echimyidae); *Spalacopus cyanus* (n=3), *Octodontomys gliroides* (n=4), *Tympanoctomys barrerae* (n=1), *Ctenomys talarum* (n=5), *Ctenomys australis* (n=10) (Octodontoidea, Octodontidae) y *Myocastor coypus* (n=7) (Octodontoidea, Myocastoridae) pertenecientes a las colecciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia", del Museo de La Plata y del Laboratorio de Vertebrados (FCEyN, UNMdP).

Se midieron con calibre digital (0.01 mm) las siguiente variables craneanas: longitud palatilar (LONGPAL), longitud del diastema (LONGDIAS), longitud basilar (LONGBASI), longitud de la arcada zigomática (LONGZIGO), longitud de la fosa glenoidea (LONGFOSGL), longitud del basicráneo (BASICRAN) (como una medida del tamaño general del cráneo, Radinsky, 1985: 1), ancho bicigomático (ANCHOZIG), ancho de los incisivos (ANCHOINC), largo (LARGOCON), ancho (ANCHOCON) y altura del cóndilo mandibular (ALTURACO), ancho de la mandíbula (ANCHOMAN), longitud cóndilo-incisivo (CONDILINC), longitud de la fosa masetérica en el rostro (FOSAMASE) (como una medida del origen del masetero medial). Los datos fueron log<sub>10</sub> transformados para linealizarlos, y analizados utilizando un Análisis de Componentes Principales sobre la matriz de correlación (Bookstein *et. al.*, 1985). Dicho análisis permite, más allá de las diferencias de tamaño entre los taxones estudiados, abordar las diferencias en las proporciones (forma) entre caracteres relacionados funcionalmente. La representación de las especies en el espacio de los componentes principales permite, a su vez, explorar la asociación entre las mismas (identificación de morfotipos). Adicionalmente, se realizaron disecciones de la musculatura masticatoria en *Cavia* y *Ctenomys*.

La dirección masticatoria se estableció mediante la medición del ángulo que presentan las escaras del esmalte con respecto al eje sagital del cráneo o mandíbula (Wilkins y Cunningham, 1993: 383), así como a través del análisis de la asimetría en el desgaste de la dentina. Esta última es provocada por el comportamiento de las partículas alimenticias durante la trituración (ver Greaves, 1973: 1000) y permite definir un borde de ataque ("leading edge", aquél expuesto primero a la oclusión de acuerdo a la dirección masticatoria) y un borde opuesto ("trailing edge") (Greaves, 1973: 1000; Rensberger, 1973: 515; Koenigswald *et al.*, 1994: 141). Las escaras se midieron sólo en molariformes superiores.

TABLA 1. Coeficientes de correlación de las variables craneanas en los tres primeros componentes principales y varianza explicada. Ver Materiales y Métodos para las abreviaturas de las variables.

	PC 1	PC 2	PC 3
LONGBASI	0.969	0.113	0.190
LONGDIAS	0.977	0.152	0.059
ANCHOZIG	0.991	0.078	-0.039
ANCHOINC	0.889	-0.426	-0.024
LONGROST	0.983	0.153	0.007
LONGZIGO	0.989	0.109	0.003
LONFOSGL	0.916	0.268	-0.133
BASICRAN	0.964	0.074	0.089
FOSAMASE	0.917	0.345	0.144
ANCHOCON	0.909	-0.227	-0.314
LARGOCON	0.962	-0.036	0.042
ALTURACO	0.503	-0.806	0.279
CONDILINC	0.987	0.097	0.059
Varianza explicada (%)	85.6	9.1	2.4

### RESULTADOS

Un Análisis de Componentes Principales aplicado sobre 14 variables craneanas fue utilizado para explorar las diferencias en tamaño y forma de las especies estudiadas. El primer eje constituyó una medida de la variación en el tamaño general del cráneo, debido a que todas las variables se correlacionaron positivamente con este eje. La correlación ("component loadings") de las variables

en este primer componente —que expresó 85.6 % de la varianza total— fue alta, distribuyéndose entre los valores 0,503 y 0,991 (Tabla 1). El segundo eje, que explicó el 9,1 % de la varianza total, produjo un contraste entre la altura y el ancho del cóndilo mandibular, el ancho de la mandíbula y el ancho de los incisivos, por un lado (coeficientes negativos, entre -0,227 y -0,806) y la longitud del diastema, de la fosa glenoidea, la longitud basilar y del basicráneo, y la longitud cóndilo-incisivo, por el

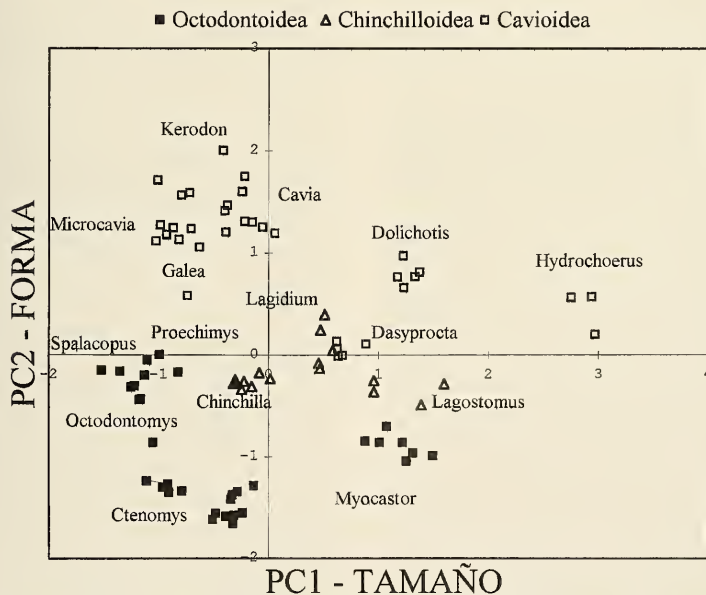


FIGURA 1. Representación de los géneros de roedores caviomorfos estudiados en el espacio de los dos primeros componentes, PC 1 (tamaño) y PC 2 (forma).

TABLA 2. Dirección de masticación en roedores caviomorfos. Los ángulos y orientaciones especificados corresponden a la dirección de las escaras (o asimetría del desgaste de la dentina) en los molariformes, con respecto al eje sagital del cráneo (ver Métodos).

Taxón	Dirección masticatoria	Fuentes
<b>CAVIOIDEA</b>		
<i>Cavia aperea</i>	14° - 30°	Este trabajo-Butler (1980)
<i>Galea musteloides</i>	44°	Este trabajo
<i>Microcavia australis</i>	51°	Este trabajo
<i>Dolichotis patagonum</i>	Propalinal	Koenigswald <i>et al.</i> (1994)
<i>Hydrochaeris hydrochaeris</i>	Ligeramente oblicua	Koenigswald <i>et al.</i> (1994)
<i>Dasyprocta</i> sp.	34°	Este trabajo
<b>CHINCHILLOIDEA</b>		
<i>Lagidium viscacia</i>	38°	Este trabajo
<i>Chinchilla</i> sp.	Ligeramente oblicua	Este trabajo
<i>Lagotomus maximus</i>	42°	Este trabajo
<b>OCTODONTOIDEA</b>		
<i>Proechimys poliopus</i>	43°	Este trabajo
<i>Myocastor coypus</i>	45° - 53°	Este trabajo
<i>Spalacopus cyanus</i>	Propalinal	Koenigswald <i>et al.</i> (1994), Verzi (1994)
<i>Octodontomys gliroides</i>	58°	Este trabajo
<i>Tympanoctomys barrerae</i>	Propalinal	Verzi (1994)
<i>Octodon bridgesi</i>	52°	Este trabajo
<i>Octodon degus</i>	59°	Este trabajo
<i>Octodon</i> sp.	55°	Este trabajo
<i>Ctenomys magellanicus</i>	55°	Wilkins y Cunningham (1993)
<i>Ctenomys maulinus</i>	57°	Wilkins y Cunningham (1993)
<i>Ctenomys mendocinus</i>	54°	Wilkins y Cunningham (1993)
<i>Ctenomys opimus</i>	53°	Wilkins y Cunningham (1993)
<i>Ctenomys australis</i>	68°	Este trabajo
<i>Ctenomys talarum</i>	68°	Verzi (1994)

otro (coeficientes positivos, entre 0,074 y 0,268) (Tabla 1). Particularmente, el contraste entre las variables con coeficientes negativos y la longitud basilar y del basicráneo, variables que denotan el tamaño general del cráneo, indican que el segundo componente expresa la variación en las proporciones (forma) del cráneo. Una representación de las especies en el espacio de los dos primeros componentes (Fig. 1) produjo una discriminación clara de Caviidae respecto de *Ctenomys* + *Myocastor*, separados por un gradiente que incluyó a Hydrochoeridae, Echimyidae, Octodontidae (menos *Ctenomys*), Chinchillidae y Dasyproctidae en el componente principal 2 (forma). Este segundo componente produjo, dentro de la superfamilia Octodontoidea, una asociación de géneros como *Proechimys*, *Spalacopus* y *Octodontomys*, que a su vez resultaron discriminados respecto del octodóntido *Ctenomys*. Debido a las marcadas diferencias en el tamaño corporal de las especies en estudio, el componente 1 (tamaño) discriminó claramente a los caviomorfos de mayor tamaño (ej. Carpincho, *Hydrochoerus*; mara, *Dolichotis*) de los menores (ej. coruro, *Spalacopus*; cuis, *Microcavia*).

El análisis de las direcciones de masticación demuestra que el morfotipo de Caviidae e Hydrochoeridae (cóndilo bajo y alargado, fosa

glenoidea alargada, mayor longitud de diastema y de la distancia cóndilo incisivo, mayor horizontalidad de la musculatura maseterica, leve histricognatía) está asociado con una masticación moderadamente oblicua a propalinal (Tabla 2). En el otro extremo de la variación, el morfotipo de *Ctenomys* + *Myocastor* (cóndilo alto y redondeado, fosa glenoidea corta, acortamiento y robustez general del cráneo, incisivos fuertes, gran histricognatía) se asocia, en cambio, a direcciones de masticación oblicuas a fuertemente oblicuas. Los extremos entre ambos morfotipos están representados por *Cavia* y *Ctenomys*.

La Fig. 2 compara de modo esquemático la morfología del aparato masticatorio de *Cavia* y *Ctenomys*. Puede observarse que estos géneros difieren marcadamente en la dirección de acción de dos importantes músculos aductores de la mandíbula, el masetero superficial y el pterigoideo interno (ver Woods, 1972: 115). En *Cavia*, estos músculos se orientan anteroposteriormente. En *Ctenomys* presentan una fuerte orientación látero-medial asociada a una marcada expansión lateral del ángulo de la mandíbula (fuerte histricognatía) y de la cresta maseterica. Asimismo, es evidente que el cráneo de *Ctenomys* muestra comparativamente un marcado acortamiento de la distancia cóndilo-incisivo.



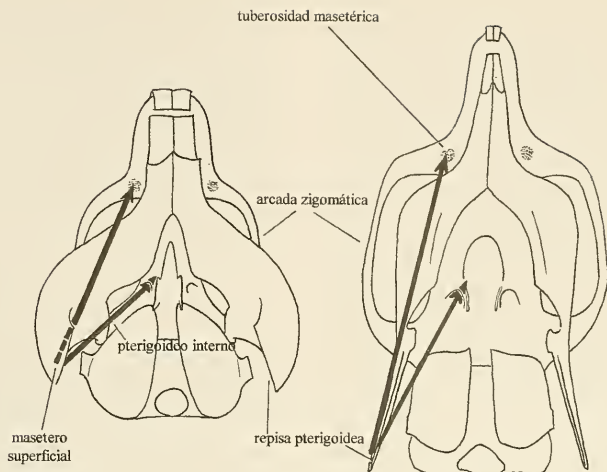


FIGURA 2. Vista ventral esquemática del cráneo de *Ctenomys* (Octodontidae, izquierda) y *Cavia* (Caviidae, derecha) indicando la orientación de los músculos masetero superficial y pterigoideo interno.

## DISCUSION

Dentro del gradiente morfológico presentado, la altura del cóndilo mandibular es uno de los caracteres más importantes en la discriminación de los Caviidae + Hydrochoeridae, de cóndilo bajo, de los Octodontoidea, de cóndilo alto. Este carácter es importante en la diferenciación de la forma del cráneo existente entre un cuis (*Cavia*) y un tuco tuco (*Ctenomys*) (ver Fig. 1).

Greaves (1980: 432) ha señalado, para ungulados, que el cóndilo alto es un requerimiento funcional de la masticación oblicua. Para este autor, un cóndilo bajo resultaría en una cancelación de las componentes laterales de los maseteros y pterigoideos, impidiendo así el desplazamiento lateral de la mandíbula. Sin embargo, al menos en roedores, la masticación oblicua no es el único modo de masticación. Más aún, la mayoría de los linajes de roedores muestra una tendencia repetida hacia la adquisición de un grado propalinal (Butler, 1985: 381). Los caviomorfos arribaron a una estrategia masticatoria oblicua como resultado de la alineación de las fases de movimiento

bucal y lingual presentes en roedores primitivos, en asociación con el desarrollo de un área de trituración plana en los molares (Butler, 1985: 381; Vucetich y Verzi, 1996: 297). Especies que posteriormente arribaron a un grado propalinal conservan en muchos casos un cóndilo alto (e.g. *Tympanoctomys*, *Spalacopus*, *Aconaemys*; Tabla 2; Verzi, 1994).

Tal como es interpretado tradicionalmente, el cóndilo alto es una adaptación de los herbívoros para incrementar el brazo de palanca interno de los maseteros y, por consiguiente, su efectividad en el desarrollo de importantes fuerzas externas (e.g. Maynard Smith y Savage, 1959: 289; Hildebrand, 1988). Este es el estado plesiomórfico para los roedores (Butler, 1980: 249; Korth, 1994: 14), y también en particular para los caviomorfos. En este estudio, la asociación del cóndilo alto, las direcciones látero-mediales de maseteros y pterigoideos (vinculados con moderados a fuertes grados de histicognatía; Fig. 2) y la masticación oblicua definen en conjunto el morfotipo o *bauplan* de *Ctenomys* + *Myocastor*. Tal como muestra la Fig. 1, este morfotipo aparece claramente diferenciado en el com-

ponente principal 2 (que expresa la variación en la forma o proporciones craneanas), separado del morfotipo de la superfamilia Caviioidea. En *Ctenomys*, la intensificación de componentes laterales que resultan en una masticación marcadamente oblicua (Tabla 2), podría representar un subproducto del desarrollo de características vinculadas a la fosorialidad, como la conservación de un cóndilo alto, fuerte histicognatía y el acortamiento de la distancia cóndilo-incisivo. Tales características están ligadas al desarrollo de grandes fuerzas a nivel de incisivos (Verzi, 1994), un requerimiento importante en roedores subterráneos como *Ctenomys* en los que éstos constituyen herramientas de excavación (aunque quizás en menor medida que las garras; Vassallo, 1998: 415 y referencias allí) y eliminación de obstáculos (e.g. raíces; Verzi, 1994 y referencias allí). Cabe señalar que la distancia cóndilo-incisivo—carácter que diferencia claramente al morfotipo caviioideo del morfotipo representado por *Ctenomys*—constituye funcionalmente el brazo de palanca externo de los maseteros y pterigoideos para fuerzas ejercidas por los incisivos. Su acortamiento incrementa la fuerza ejercida a nivel de estos dientes al mejorar la relación de brazos de palanca (Lessa, 1990: 211; Vassallo, 2000: 37). El alto grado de especialización morfológica de *Ctenomys* a la vida subterránea se refleja en su discriminación respecto de otros taxones pertenecientes a la superfamilia Octodontoidea, tales como *Proechimys*, *Octodontomys* y *Spalacopus* (Fig. 1). Trabajos en curso (Olivares *et al.*, en preparación) tratan de dilucidar la influencia mutua entre el modo de masticación, las especializaciones a la excavación y la diferenciación morfológica dentro de los octodontoides.

El cóndilo mandibular bajo representaría una apomorfía de los caviioideos. En principio no se trata de un carácter morfológico necesario para la propalinalidad, ya que como se mencionó antes algunos Octodontidae de cóndilo alto mastican propalinalmente (ej. *Spalacopus*, *Tympanoctomys*, *Aconaemys*, Koenigswald *et al.*, 1994: 141; Verzi, 1994). Este tipo de cóndilo se asocia, en caviioideos, con una musculatura masetérica y pterigoidea con una importante componente postero-anterior (Fig. 2). El rol fundamental de estos músculos es desplazar la mandíbula hacia adelante, durante la trituración por parte de los molares así como también durante el accionar de los incisivos. En comparación con el morfotipo de *Ctenomys* + *Myocastor*, los maseteros (superficial y lateral) y pterigoideos de los caviioideos intervienen en menor medida en el desarrollo de fuerzas de oclusión, función ésta que

desempeña principalmente el masetero medial. Las ventajas mecánicas de este último músculo durante la oclusión se vinculan con su origen adelantado más que con la altura del cóndilo mandibular (Smith & Savage, 1959: 289). En Caviidae + Hydrochoeridae la adquisición de un cóndilo bajo representaría una restricción al desarrollo de un brazo de palanca interno favorable para los maseteros y pterigoideos. Esto podría estar vinculado a la gracilidad general de la morfología masticatoria—que se manifiesta, entre otros caracteres, por los comparativamente débiles incisivos—de los Caviidae y sus hábitos esencialmente epigeos.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Tito Scaglia y Damián Romero, del Museo Municipal de Ciencias Naturales L. Scaglia (Mar del Plata) por facilitar el acceso a las colecciones, predisposición y amistad. Las sugerencias realizadas por los revisores anónimos fueron de utilidad para elaborar la versión final del trabajo. Expresamos finalmente nuestro reconocimiento a los editores del Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile) por permitir la publicación de los trabajos presentados en el IX Congreso Iberoamericano de Biodiversidad y Zoología de Vertebrados (Buenos Aires). El financiamiento de este trabajo estuvo a cargo del CONICET, la Universidad Nacional de Mar del Plata y la Universidad Nacional de La Plata.

## BIBLIOGRAFÍA

- Bookstein, F., B. Chernoff, R. Elder, J. Humphries, G. Smith & R. Strauss. 1985. Morphometric in evolutionary biology. *Spec. Publ. Acad. Nat. Sci. Phila.* 15: 1-277.
- Butler, P.M. 1980. Functional aspects of the evolution of rodent molars. *Palaeovertebrata, Mém. Jubil. R. Lavocat*: 249-262.
- Butler, P.M. 1985. Homologies of molar cusps and crests, and their bearing on assessments of rodent phylogeny: 381-401. *In*: Luckett, W.P. & J.L. Hartenberger (Eds.) *Evolutionary relationships among rodents. A Multidisciplinary Analysis*. Plenum Press. New York.
- Greaves, W.S. 1973. The inference of jaw motion from tooth wear facets. *J. Paleontol.* 47: 1000-1001.
- Greaves, W.S. 1980. The mammalian jaw mechanism - the high glenoid cavity. *Am. Nat.* 116: 432-440.
- Hildebrand, M. 1988. *Analysis of Vertebrate Structure*. 3rd ed. John Wiley & Sons. New York. 701 págs.
- Koenigswald, W. von, P. Martin Sander, M.B. Leite, T. Mörs & W. Santel. 1994. Functional symmetries in the schmelzmuster and morphology of rootless rodent molars. *Zool. J. Linn. Soc.* 110: 141-179.
- Korth, W.W. 1994. The Tertiary record of rodents in North America. *Topics in Geobiology* 12: 1-319. Plenum Press. New York and London.

- Landry, S.O. 1957. Factors affecting the procumbency of upper incisors. *J. Mamm.* 38: 223-234.
- Lessa, E.P. 1990. Morphological evolution of subterranean mammals: integrating structural, functional, and ecological perspectives: 211-230. *In*: Nevo, E. & O.A. Reig (Eds) Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels. Allan Liss, New York.
- Mares, MA & R.A. Ojeda. 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American Hystricognath rodents: 393-432. *In*: Mares, M.A. y H.H. Genoways (Eds.) Mammalian Biology in South America. Special Publication Series. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh.
- Maynard Smith, J. & R.J.G. Savage, 1959. The mechanics of mammalian jaw. *Sch. Sci. Rev.* 141: 289-301
- Radinsky, L.B. 1985 Approaches in evolutionary morphology: a search for patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 1-14
- Redford K.H. & J.F. Eisenberg. 1992. Mammals of the Neotropics. The University of Chicago Press, Chicago.
- Rensberger, J.M. 1973. An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. *J. Paleont.* 47: 515-528.
- Rowlands Y.W. & B.J. Weir. 1974. The Biology of Hystricomorph Rodents. Symp. Zool. Soc. London 34. Academic Press. London. 482 págs.
- Vassallo, A.I. 1998. Functional morphology, comparative behaviour, and adaptation in two sympatric subterranean rodents genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Octodontidae), *J. Zool. (London)* 244: 415-427.
- Vassallo, A.I. 2000. Alometría e isometría en varias especies de roedores caviomorfos, con comentarios sobre la estructura del aparato masticatorio del Orden Rodentia. *Mastozoología Neotropical* 7: 37-46.
- Verzi, D. 1994 Origen y evolución de los Ctenomyiinae (Rodentia: Octodontidae): un análisis de la morfología craneodentaria. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata. 244 págs.
- Vucetich, M.G. & D.H. Verzi. 1996. A peculiar octodontoid (Rodentia, Caviomorpha) with terraced molars from the Lower Miocene of Patagonia (Argentina). *J. Vert. Paleont.* 16: 297-302.
- Wilkins, K.T. & L.L. Cunningham. 1993. Relationship of cranial and dental features to direction of mastication in tuco-tucos (Rodentia: *Ctenomys*). *J. Mamm.* 74: 383-390.
- Woods, Ch.A. 1972. Comparative myology of jaw, hyoid, and pectoral appendicular regions of new and old world hystricomorph rodents. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 147: 115-198.
- Woods, Ch.A. & E.B. Howland. 1979. Adaptive radiation of capromyid rodents: anatomy of the masticatory apparatus. *J. Mamm.* 60: 95-116.
- Woods, Ch.A. 1984. Hystricomorph rodents: 389-446. *In*: Anderson, S. & J.K. Jones (Eds.) Order and Families of recent mammals of the World. Wiley and Sons, New York.
- Woods, Ch.A. & B. Mckeen. 1989. Convergence in new world porcupines and west indian hutias: an analysis of tooth wear, jaw movement, and diet in rodents. *Adv. Neotrop. Mammal.* 97-124.