

ASOCIACIONES DE ELEMENTOS POSTCRANEALES EN UNGULADOS NATIVOS DEL PALEÓGENO

POSTCRANIAL REMAINS ASSOCIATIONS IN PALEOGENE NATIVE UNGULATES

Javier Nicolás GELFO; Malena LORENTE

División Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP.

Paseo del Bosque s/n B1900FWA La Plata, Buenos Aires- Argentina.

Tel. (54) 0221 425-7744 interno 129 (Div. Pal. Vert.) + interno 35 (Gelfo).

e-mail: jgelfo@fcnym.unlp.edu.ar

RESUMEN. Los ungulados nativos del Cenozoico de América del Sur se encuentran conformados por diversos grupos extintos, correspondientes según los autores a los ordenes Litopterna (incluyendo a los Notopterna), Notoungulata, Xenungulata, Astrapotheria (incluyendo a los Trigonostylopoidea) y Pyrotheria. A estos se suma la temprana radiación de “condilartros” representados por los Mioclaenidae Kollpaniinae y los Didolodontidae, usualmente vinculados con el origen de estos grupos. Los didolodóntidos (Paleoceno medio - Oligoceno?) han sido descriptos exclusivamente por restos dentales, no conociéndose postcráneo en asociación directa. Esto restringe el planteo de hipótesis filogenéticas al estudio de los caracteres dentales. Sin embargo, diversos restos postcraneos han sido asociados a los didolodóntidos. En el presente trabajo se realiza un análisis preliminar sobre (1) la morfología y la asignación de dos astrágalos izquierdos al género *Didolodus* (Eoceno de Patagonia), correspondientes a AMNH 117457 y MACN-CA 10737; y (2) se evalúa la utilidad de las herramientas utilizadas hasta el presente en el planteo de hipótesis de asociación de elementos postcraneales y dentarios.

Palabras clave: ungulados nativos, postcráneo, asociaciones, astrágalos, *Didolodus*.

ABSTRACT. The native ungulates of the Cenozoic of South America included several extinct groups, that according to different authors belong to the orders Litopterna (including Noptoterna), Notoungulata, Xenungulata (including Trigonostylopoidea), Astrapotheria and Pyrotheria. To them is added an early radiation of “condylarths”, represented by the Mioclaenidae Kollpaniinae and the Didolodontidae, usually linked to the origin of these groups. The didolodontids (mid Paleocene- Oligocene?) have been described exclusively by dental remains, without any postcranial elements directly associated. This constrains the phylogenetic hypothesis to the use of dental characters. However, postcranial remains have been referred to didolodontids. In the present paper, we perform a preliminary analysis of (1) the morphology and the assignation of two left astragali to the genus *Didolodus* (Patagonia Eocene) without any explicit criteria for association, corresponding to AMNH 117457 and MACN-CA 10737; and (2) we evaluated the utility of the tools used to make association hypothesis within dental and postcranial remains until the present.

Keywords : native ungulates, postcranium, associations, astragalus, *Didolodus*.

INTRODUCCIÓN

América del Sur funcionó durante gran parte del Cenozoico como un continente isla, donde evolucionaron distintos grupos de mamíferos endémicos, en particular una diversa fauna de placentarios denominados informalmente ungulados nativos sudamericanos (1). Éstas formas corresponden según los autores a los Litopterna (incluyendo a los Notopterna), Notoungulata, Xenungulata, Astrapotheria (incluyendo a los Trigonostylopoidea) y Pyrotheria. Si bien el origen de estos grupos, así como sus relaciones filogenéticas aún no han sido dilucidadas, existe un relativo consenso en rastrear el origen de los mismos entre alguno de los grupos incluidos entre los "Condylarthra" (2). En América del Sur, los condilartros se encuentran representados por los Kollpaniinae, vinculados a las formas del Paleoceno temprano de América del Norte (3) y por un grupo endémico, los Didolodontidae (4). Los didolodóntidos se registran desde el Paleoceno medio hasta el Eoceno tardío, y existen dudas sobre su presencia en el Oligoceno temprano. Constituyen un grupo de crucial importancia para comprender el origen de los ungulados nativos, y en particular han sido relacionados con los Litopterna (2, 5, 6). Los didolodóntidos han sido descritos exclusivamente por restos dentales, no conociéndose postcráneo directamente asociado a los mismos (2, 4). Esto condiciona la construcción de hipótesis filogenéticas al uso de caracteres dentales, los cuales presentan si se comparan distintos ordenes de ungulados nativos, diversos problemas en el reconocimiento de las homologías primarias (7). A pesar de la falta de

asociación directa, diversos elementos postcraneales, en particular elementos tarsales, han sido asignados tradicionalmente a los didolodóntidos (2, 8, 9, 10, 11), en algunos casos sin una justificación explícita de la técnica o el criterio seguido para realizar la asociación. Contar con elementos postcraneales asociables permitiría ampliar el número de caracteres utilizados en filogenia, a fin de evaluar las relaciones interordinales entre los ungulados nativos; y permitir además realizar inferencias paleobiológicas. Por este motivo, sumado a la naturaleza incompleta del registro fósil, es indispensable contar con un criterio explícito y contrastable de asociación de restos.

Los objetivos del presente trabajo son analizar la morfología y discutir de modo preliminar, los criterios de asociación de dos astrágalos izquierdos que fueran asignados al género *Didolodus* (Eoceno de Patagonia). Se pretende además, evaluar la utilidad de las herramientas estadísticas utilizadas en las hipótesis de asociación de astrágalos y restos dentarios aislados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las abreviaturas institucionales corresponden a: AMNH, American Museum of Natural History, USA., MACN-CA, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Argentina, Colección Ameghino. Las abreviaturas en las fórmulas corresponden a: Ln, logaritmo natural, LA: longitud máxima del astrágalo, medida perpendicular desde las crestas trocleares hasta la cabeza astragalar, LMT: longitud máxima de la tróclea externa, medida como la distancia máxima de la tróclea, Am2: área del segundo molar inferior. Las medidas astragalares fueron tomadas con Calibre digital de mandíbulas

finas (Schwyz) y las medidas dentales fueron tomadas de la bibliografía (4).

Se utilizaron dos ecuaciones de regresión obtenidas de la bibliografía correspondientes a $\ln Am2 = -0,77 + 1,55 * \ln LA$, (9) y $\ln LT = -0,283 + 1,345 * \ln \sqrt{Am2}$ (10).

RESULTADOS

Entre los restos asignados a didolodóntidos sin la aplicación de una metodología explícita, se encuentran diversos astrágalos referidos por Ameghino (8) los que fueron posteriormente desestimados por Simpson (2), quien los consideró como pertenecientes a *Litopterna* y *Notoungulata*. Una serie de astrágalos sucintamente descriptos (2) y sólo uno de ellos ilustrado (4) fueron referidos a los *Didolodontidae*, considerando sus similitudes con aquellos pertenecientes a “*Condylarthra*” de América del Norte y su abundancia relativa respecto de los restos dentales (2). Sin embargo, las asociaciones de mayor consenso han sido realizadas a partir de los materiales del Paleoceno tardío - Eoceno temprano, colectados de las fisuras de relleno de São José de Itaboraí, Brasil (9,10). Los criterios utilizados se fundamentan en -1- la abundancia relativa en el registro fósil, entre los restos postcraneos y dentales, considerando que para un mismo taxón la conservación de ambos elementos debe ser proporcional. -2- La morfología de los elementos postcraneos desde una perspectiva evolutiva. Y por último -3- ecuaciones de regresión, basadas en la alta correlación existente en mamíferos, entre ciertas medidas dentarias y la masa corporal. Sobre la base de éste último criterio y utilizando como modelo esqueletos asociados de “*Condylarthra*” de

América del Norte, se generaron ecuaciones de regresión considerando el área del segundo molar inferior y medidas astragales. En uno de los modelos realizados se considero la LA como variable independiente (9) y en el otro el Am2 (10). Estas diferencias hacen que ambos modelos no sean fácilmente comparables. Además los valores que permitirían reproducir las ecuaciones no han sido publicados ni se encuentran disponibles a través de los autores (Cifelli y Bergqvist, com. pers.), lo que imposibilita poner a prueba el modelo, el análisis estadístico de nuevas muestras, y la contrastación de las asignaciones taxonómicas realizadas por los autores.

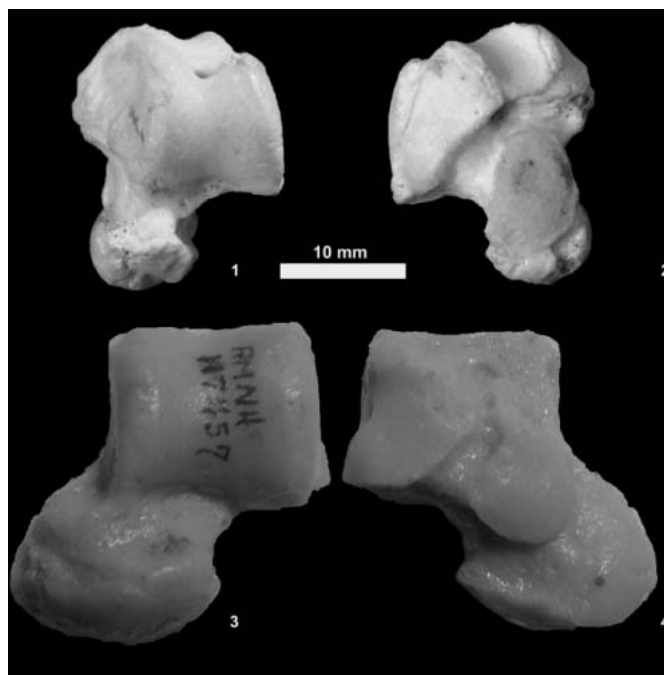


Figura 1. 1. Astrágalo MACN-CA 10737, vista dorsal. 2. Astrágalo MACN-CA 10737, vista plantar. 3. Astrágalo AMNH 117457, vista dorsal. 4. Astrágalo AMNH 117457, vista plantar.

En el presente trabajo se analizan las asignaciones de dos astrágalos con morfologías distintas asignados por igual al género *Didolodus* utilizando los modelos existentes (9,10). Uno de los restos corresponde a MACN-CA 10737, asignado sin un criterio explícito (8) y el otro AMNH 117457, referido a este taxón, por comparaciones con restos asociados de condilartros de América del Norte y la abundancia relativa de dientes y astrágalos (2). Los astrágalos muestran diferencias cualitativas indicando que se corresponden a morfotipos mutuamente excluyentes, no siendo posible atribuir ambos astrágalos a un mismo taxón. AMNH 117457 se diferencia de MACN-CA 10737, en particular por la expansión de la faceta maleolar media sobre el cuello del astrágalo, el mayor tamaño de la cabeza astragalar y su expansión transversal y, la presencia de un surco separando la faceta maleolar media y la parte distal de la cabeza del astrágalo

(Fig. 1).

La contrastación de estas hipótesis de asociación se realizó a través de la aplicación de las ecuaciones de regresión existentes (9,10). Para esto se tomaron las medidas LA y LT sobre los materiales, mientras que las medidas dentales Am2 para el género *Didolodus*, considerando un total de siete individuos asignados a *D. multicuspis*, fueron tomadas de la bibliografía (4). AMNH 117457 presenta partida una porción de la tróclea por lo que el LA y el LT corresponden a valores mínimos. Aplicando las ecuaciones de regresión mencionadas, se compararon en cada caso, los valores reales de las variables dependientes, con el valor predicho según el modelo. Así mismo se compararon las diferencias encontradas con las diferencias obtenidas originalmente en los trabajos (Tabla 1 y 2).

	AMNH 117457	MACN-CA 10737
LA (mm)	26,25	21,62
m ₂ área observada (mm ²)	66,57	
ln m ₂ área	4,20	
ln m ₂ área esperada	4,23	3,99
Diferencia entre área del m2 observada y esperada	0,096	-0,204
Diferencia máxima en Cifelli (1983b)	-1,44	

Tabla 1. Valores observados y esperados de acuerdo con: $\ln Am_2 = -0,77 + 1,55 * \ln LA$, (Cifelli, 1983b).

	AMNH 117457	MACN-CA 10737
m ₂ área observada (mm ²)	66,57	
LMT (mm)	14,13	10,52
LMT ln	2,65	2,35
LMT esperado	2,54	
Diferencia entre LMT observada y esperada	0,11	-0,19
Diferencia máxima en Bergqvist (1996)	-0,43	

Tabla 2. Valores observados y esperados de acuerdo con: $\ln LT = -0,283 + 1,345 * \ln \sqrt{Am^2}$ (Bergqvist, 1996).

DISCUSIÓN

Las fórmulas de regresión no permitieron asignar con certeza ninguno de los astrágalos analizados al género *Didolodus*. La ausencia de las medidas originales sobre las que se fundamentan los modelos de regresión (9, 10), y de los desvíos teóricos que permitirían predecir la variación esperada y sus límites, no permiten contrastar ninguna de las hipótesis de asociación. Por lo tanto la única posibilidad es comparar los valores observados y esperados de acuerdo a las mencionadas ecuaciones de regresión. Si bien los modelos utilizados parten de distintas variables dependientes e independientes, cabe destacar que el modelo de Cifelli (9) genera diferencias algo menores entre los valores esperados y los observados. Según este modelo, la utilización del astrágalo MACN-CA 10737 genera una diferencia mayor entre el Am₂ observada y la esperada. Por otra parte, los caracteres de este astrágalo, muestran importantes similitudes con aquellos pertenecientes a

diversos Notoungulata, tal como observara Simpson (2) en referencia a las asignaciones realizadas por Ameghino (8). Sin embargo, desde una perspectiva cuantitativa las diferencias entre los valores no parecen ser significativas como para refutar dicha asociación sobre la base de los modelos utilizados (9, 10).

La utilidad de las ecuaciones de regresión para realizar hipótesis de asociación entre restos dentales y elementos postcraneos aislados podría ser relevante, si se pudieran calcular el margen de error estadístico *a priori* a partir del cual se rechazarían las asociaciones. La aceptación acrítica de estos modelos ha generado controversias sobre la posición sistemática de diversos grupos de ungulados nativos y sus relaciones filogenéticas (*e.g.* Protolipternidae, Sparnotheriodontidae). En efecto, los modelos analizados y la imposibilidad de reproducir los mismos, no permiten tener por el momento, un marco teórico adecuado para el planteo de hipótesis de asociación entre dientes y elementos postcraneos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Simpson GG. (1980). *Splendid isolation*. The curious history of South American mammals. Yale University Press, New Haven, USA.
2. Simpson GG. (1948). The beginning of the age of mammals in South America. Part 1. Bulletin of the American Museum of Natural History; 91:1-232.
3. Muizon C, Cifelli RL. (2000). The 'condylarths' (archaic Ungulata, Mammalia) from the early Palaeocene of Tiupampa (Bolivia): implications on the origin of the South American ungulates. Geodiversitas; 22: 47-150.
4. Gelfo JN. (2006). Los Didolodontidae (Mammalia: Ungulatomorpha) del Terciario Sudamericano. Sistemática, origen y evolución. Tesis doctoral de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad de La Plata. N884, dos tomos, 454 pp, inventario: T1831 y T1832.
5. Cifelli RL. (1983^a). The origin and affinities of the South American Condylarthra and Early Tertiary Litopterna (Mammalia). American Museum Novitates; 2772:1-49.
6. Soria MF. (2001). Los Proterotheridae (Litoptera, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales; 1: 1- 167.
7. Gelfo JN. (2007). Dental homologies of the Tertiary South American ungulates Revista Sociedad de Ciencias Morfológicas; 9:45.
8. Ameghino F. (1904). La perforación astragaliana en los mamíferos no es un carácter originariamente primitivo. Anales del Museo Nacional de Buenos Aires; 11: 349-460.
9. Cifelli RL. (1983b). Eutherian tarsals from the late Paleocene of Brazil. American Museum Novitates; 2761: 1-31.
10. Bergqvist LP. (1996). Reassociação do pós-crânio às espécies de ungulados da bacia de S. J. de Itaboraí (Paleoceno), Estado do Rio de Janeiro, e filogenia dos "Condylarthra" e ungulados sul-americanos com base no pós-crânio. Ph.D. dissertation, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 407 páginas.
11. Bergqvist LP. (2008). Postcranial Skeleton of the Upper Paleocene (Itaboraian) "Condylarthra" (Mammalia) of Itaboraí Basin, Brazil. Mammalian Evolutionary Morphology; 1: 107-133.