

# Estimación de la masa corporal en géneros del Orden Notoungulata

## *Estimation of the body mass in the Notoungulata Order*

A. Elissamburu<sup>1</sup>

### RESUMEN

Los Notoungulata son un grupo de mamíferos fósiles ampliamente diversos y sin representantes vivientes. Prácticamente no se disponen de estimaciones de la masa corporal para la mayoría de los géneros incluidos en este Orden, ni de un método objetivo para seleccionar los estimadores de masa. El objetivo del trabajo es estimar la masa corporal de los representantes del Orden Notoungulata y reconocer cuales son las mejores ecuaciones predictivas para tal fin, respecto a cada taxón en particular, a cada familia y al Orden en general. Se incluyen 535 ejemplares fósiles correspondientes a 50 géneros del orden. La masa corporal de cada género se estima sobre la base de 24 ecuaciones alométricas construidas en mamíferos vivientes, basadas en 19 medidas del esqueleto apendicular y tres medidas dentarias tomadas con calibre digital. El intervalo de masa corporal dado por los valores estimados para el orden se encuentra entre 0,57 kg en *Archaeophylus* (Interatheriidae) y 3797 Kg en *Mixotoxodon* (Toxodontidae), lo que refleja la gran diversidad de tamaños corporales que caracteriza al grupo. Los menores tamaños se dan en las familias Notostylopidae, Oldfieldthomasiidae, Archaeopithecidae, Interatheriidae, Archaeohyracidae y Hegetotheriidae; tamaños intermedios en los Notohippidae, Isotemnidae y Mesotheriidae y tamaños grandes en Homalodotheriidae. En los Leontiniidae y Toxodontidae los tamaños van de intermedios a grandes, siendo esta última la de mayor variación de masa y con los taxones de mayor tamaño. En comparación con los ungulados holárticos, los notoungulados presentan un intervalo más amplio y variable de masa corporal hacia las formas de menor tamaño y con mayor variedad funcional en las extremidades.

**Palabras clave:** Ecuaciones alométricas. Estimación de masa corporal. Notoungulata.

### ABSTRACT

The Notoungulata are a highly diverse group of fossil mammals with no living relatives. Virtually no body mass estimations are available for most of the genera in this order, and there is no objective method to select body mass estimators. The goal of this work is to estimate the body mass of Notoungulata taxa and detect the best predictive equations for this purpose, for each genera and family and for the order as a whole. A total of 535 fossil specimens from 50 genera are included. For each genus, body mass is estimated through 24 allometric equations calculated using 19 appendicular skeleton measurements and three dental measurements of extant mammals, taken with digital caliper. According to estimated values, the body mass interval for the order ranges from 0.57 kg in *Archaeophylus* (Interatheriidae) to 3797 Kg in *Mixotoxodon* (Toxodontidae), reflecting the great body size diversity characteristic of the group. The smallest sizes occur in the families Notostylopidae, Oldfieldthomasiidae, Archaeopithecidae, Interatheriidae, Archaeohyracidae and Hegetotheriidae; intermediate sizes among the Notohippidae, Isotemnidae and Mesotheriidae, and large sizes among the Homalodotheriidae. In the Leontiniidae and Toxodontidae, sizes range from intermediate to large; the latter display the greatest variation in body mass and the largest taxa. Compared to Holarctic ungulates, the smaller forms of notoungulates display a wider and more variable range of body mass and greater functional variation of the limbs.

**Keywords:** Allometric equations, body mass estimation, Notoungulata.

<sup>1</sup> CONICET. Cátedra Anatomía Comparada, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, Calle 64 N° 3 e/ 119 y 120, 1900 La Plata, Argentina. Email: aelissamburu@gmail.com

## Introducción

El tamaño corporal tiene importantes consecuencias en la estructura y función de los mamíferos, así como en la forma en que éstos se desempeñan para sobrevivir (Schmidt-Nielsen, 1993). Entre las características asociadas con el tamaño se encuentran la tasa metabólica en reposo (Kleiber, 1961), la regulación térmica (Schmidt-Nielsen, 1993); la frecuencia cardíaca (Schmidt-Nielsen, 1993), el costo locomotor (Schmidt-Nielsen, 1993) y distintas respuestas estructurales en la locomoción como consecuencia a las restricciones impuestas por el peso corporal (Alexander, 2000; Biewener, 2000). Como es posible observar, la masa corporal tiene una importante relación con la biología del individuo, estrategia reproductiva, actividad, locomoción, estructura poblacional y comportamiento de los organismos.

Al considerar la importancia de la masa corporal no solo a nivel de individuo sino a nivel poblacional, ésta se relaciona principalmente con la abundancia y uso de los recursos de los organismos en las comunidades ecológicas (Brown *et al.*, 2000). El tamaño corporal de los individuos no solo determina su nicho ecológico, sino además la estructura de las comunidades, vinculada con la biomasa, nivel trófico y relación entre competidores y predadores (Begon *et al.*, 1995). Un gran número de ecuaciones caracterizan la relación del tamaño con la abundancia de los individuos y la diversidad de especies (ver Brown & West, 2000).

Conocer la masa corporal es por lo tanto el punto de partida para comprender la paleobiología y paleoecología de un organismo fósil, conjunto de organismos o la estructura de una comunidad. Si bien es un dato que se puede obtener por medición directa en mamíferos actuales, resulta un poco más complicado cuando se trabaja con mamíferos sin representantes vivientes. En este caso es necesario recurrir al uso de estimaciones de la masa corporal a partir de datos que nos proporciona el material preservado.

En mamíferos fósiles, las mejores predicciones de la masa corporal suelen surgir a partir de ecuaciones basadas en medidas de huesos largos entre grupos filogenéticamente afines (Damuth, 1990). Sin embargo, en grupos fósiles sin representantes vivientes, como es el caso de los Notoungulata Roth 1903, estas ecuaciones alométricas pueden no ser realmente aplicables ya que, generalmente, la eficacia de una ecuación para predecir la masa corporal entre grupos no relacionados filogenéticamente es

diferencialmente afectada por la historia evolutiva y ecomorfológica de cada uno de ellos (Biknevicius, 1999). En muchos de estos casos, la mejor estimación de masa se obtiene sobre grupos elegidos según criterios de similitud morfológica o funcional más que por afinidad taxonómica (Fortelius, 1990). Por otro lado, los huesos largos son los que permiten realizar las mejores estimaciones de la masa corporal en la mayoría de los grupos de mamíferos (Biewener, 1982; Shaffler *et al.*, 1985; Ruff, 1987, 1988, 1989; Ruff *et al.*, 1989; Scott, 1990). Sin embargo los dientes también suelen ser utilizados con este propósito en mamíferos fósiles, siendo a menudo el único material disponible por su mayor preservación en el registro, aunque su morfología puede reflejar diferencias relacionadas con la dieta u otras características biológicas (Damuth, 1990).

Los Notoungulata, que conciernen a este estudio, constituyen un grupo de mamíferos fósiles con una amplia diversidad, tanto de tamaño como morfológica. Esta diversidad constituye un problema adicional al intentar estimar la masa corporal, que se suma a la ausencia de representantes vivientes.

Dentro del Orden Notoungulata se reconocen las familias Henricosborniidae Ameghino 1901 (Paleoceno-Eoceno) y Notostylopidae Ameghino 1897 (Paleoceno-Oligoceno Temprano), sin relaciones claras con los demás taxones, y los subórdenes Toxodontia y Typotheria (Cifelli, 1993). Los Toxodontia comprenden las familias Isotemnidae Ameghino 1897 (Paleoceno Tardío-Oligoceno tardío), Homalodotheriidae Gregory 1910 (Oligoceno tardío-Mioceno Superior), Leontiniidae Ameghino 1895 (Oligoceno tardío-Mioceno Medio), Notohippidae Ameghino 1894 (subfamilias Rhynchiinae y Notohipinae) (Oligoceno-Mioceno Medio) y Toxodontidae Gervais 1847 (subfamilias Nesodontinae y Toxodontinae) (Oligoceno tardío-Pleistoceno). Los Typotheria se conforman de las familias Oldfieldthomasiidae Simpson 1945 (Paleoceno Superior-Eoceno Superior), Archeopitheciidae Ameghino 1897 (Paleoceno Tardío-Eoceno Medio), Archeohyracidae Ameghino 1897 (Eoceno-Mioceno Temprano), Interatheriidae Simpson 1945 (subfamilias Notopithecinae e Interatheriinae) (Paleoceno Tardío-Mioceno Superior), Mesotheriidae Alston 1876 (subfamilias Trachytheriinae y Mesotheriinae) (Oligoceno tardío-Pleistoceno temprano) y Hegetotheriidae Ameghino 1894 (subfamilias Hegetotheriinae y Pachyrhynchinae) (Oligoceno tardío-Plioceno). Se reconocen al menos 108 géneros para el Orden (Paula Couto, 1979; Cifelli, 1993; Shockey, 1997;

**ORDEN NOTOUNGULATA****Notostylopidae**

- Homalostylops* (Riochiquense-Casamayoreense)  
*Notostylops* (Casamayoreense)

**S.O. TOXODONTIA****Isotemnidae**

- Pleurostylydon* (Casamayoreense)  
*Thomashuxleya* (Casamayoreense)  
*Periphragmis* (Mustersense)

**Homalodotheriidae**

- Homalodotherium* (Santacrucense-Friasense)  
*Chasicotherium* (Chasicuquense)  
*Asmodeus* (Deseadense)

**Leontiniidae**

- Scarrittia* (Deseadense)  
*Leontinia* (Deseadense)  
*Ancylocohelus* (Deseadense)  
*Colpodon* (Colhuehuapense)

**Notohippidae**

- Eomorphippus* (Mustersense-pre-Deseadense)  
 Sf. Rhynchippus  
*Rhynchippus* (Deseadense)  
*Morphippus* (Deseadense)  
 Sf. Notohippinae  
*Argyrohippus* (Colhuehuapense)  
*Perhippidium* ?(Colhuehuapense)

**Toxodontidae**

- Proadinothierium* (Deseadense-Colhuehuapense)  
 Sf. Nesodontinae  
*Nesodon* (Santacrucense-Friasense)  
*Adinothierium* (Santacrucense-Friasense)  
 Sf. Toxodontinae  
*Mixotoxodon* (Montehermosense)  
*Trigodon* (Huayqueriense-Montehermosense)  
*Xotodon* (Huayqueriense-Chapadmalalense)  
*Toxodon* (Chapadmalalense-Lujanense)

**S.O. TYPOTHERIA****Oldfieldthomasiidae**

- Colbertia* (Itaboraiense)  
*Maxschlosseria* (Casamayoreense)  
*Ultrapitecus* (Casamayoreense)  
*Oldfieldthomasia* (Casamayoreense)

**Archaeopitheciidae**

- Acropithecus* (Casamayoreense)

**Interatheriidae**

- Sf. Notopitheciinae  
*Notopithecus* (Casamayoreense-Mustersense)  
 Sf. Interatheriinae  
*Archaeophylus* (Deseadense)  
*Plagiartus* (Deseadense)  
*Cochillius* (Deseadense-Colhuehuapense)  
*Miocochillius* (Laventense)  
*Interatherium* (Santacrucense)  
*Protypotherium* (Santacrucense-Colloncureense)

**Archaeohyracidae**

- Archaeohyrax* (Deseadense)  
*Eohyrax* (Casamayoreense)

**Mesotheriidae**

- Trachytherus* (Deseadense)  
*Eutypotherium* (Mio. Medio-Friasense)  
*Typotheriopsis* (Colloncureense-Huayqueriense)  
*Mesotherium* (Marplatense-Ensenadense)

**Hegetotheriidae**

- Propachyrucos* (Deseadense)  
*Prosotherium* (Deseadense)  
 Sf. Hegetotheriinae  
*Hegetotherium* (Deseadense-Santacrucense)  
*Prohegetotherium* (Deseadense)  
*Hemihegetotherium* (Chasicuquense-Huayqueriense)  
 Sf. Pachyruchinae

**Hegetotheriidae**

- Pachyruchos* (Colhuehuapense-Friasense)  
*Paedotherium* (Chasicohense-Marplatense)  
*Tremacyllus* (Plioceno)

Fig. 1.—Géneros de notoungulados estudiados en el trabajo. Entre paréntesis se indican los biocrones.

Villarroel y Danis, 1997; Nasif et al., 2000; Reguero et al., 2003; Croft et al., 2003; Reguero y Castro, 2004); en la figura 1 se mencionan los considerados en este trabajo.

En relación con el uso de ecuaciones alométricas, es de esperar que no todas respondan de igual manera en los taxones considerados, por lo que es necesaria una evaluación detallada de las mejores ecuaciones predictivas para cada taxón y familia dentro del Orden. En trabajos previos se han realizado estimaciones de la masa corporal en algunos taxones de notoungulados (Jerison, 1973; Fariña & Alvarez, 1994; Fariña et al., 1998; Kay et al., 1997; Croft, 2000; Croft, 2001; Croft et al., 2004; Elissamburu, 2004; Elissamburu, 2007; Croft & Anderson, 2008), sin embargo, no se ha hecho una evaluación comparativa para reconocer las mejores ecuaciones predictivas, excepto para la estimación de la masa corporal de *Paedotherium* Burmeister 1888

(Elissamburu, 2004) y en el trabajo de Tesis Doctoral que precede a la presente publicación (Elissamburu, 2007).

Este trabajo tiene como objetivo realizar una primera estimación detallada de la masa corporal de los representantes del Orden Notoungulata y reconocer cuáles son las mejores ecuaciones predictivas para tal fin, respecto a cada taxón en particular, a cada familia y al Orden en general. Las estimaciones de masa corporal constituyen un dato que permitirá evaluar su influencia sobre la estructura de las extremidades, así como analizar características paleobiológicas y paleoecológicas del grupo.

**Materiales y Métodos**

Se incluyeron 535 ejemplares fósiles correspondientes a 50 géneros del Orden Notoungulata (Apéndice I, disponible en la

Tabla 1.—Ecuaciones alométricas utilizadas para estimar la masa corporal

Ecuaciones alométricas

**Anderson et al.** (1985)

$$\text{masa} = 0,000084 (\text{circH} + \text{circF})^{2,73}$$

**Roth** (1990)

$$\text{masa} = 2,767 \times 10^{-5} \times \text{LFH}^{2,675}$$

$$\text{masa} = 1,774 \times 10^{-5} \times \text{LFF}^{2,654}$$

$$\text{masa} = 9,448 \times 10^{-4} \times \text{circH}^{2,811}$$

$$\text{masa} = 3,790 \times 10^{-4} \times \text{circF}^{2,827}$$

**Scott** (1990)

$$\log \text{ masa} = 3,4026 \times \log (\text{LFH}) - 2,3707$$

$$\log \text{ masa} = 2,4815 \times \log (\text{DtrH}) + 0,4516$$

$$\log \text{ masa} = 2,5752 \times \log (\text{DEH}) + 0,2863$$

$$\log \text{ masa} = 2,4850 \times \log (\text{DTH}) + 1,0934$$

$$\log \text{ masa} = 2,4937 \times \log (\text{DAPH}) + 0,8760$$

$$\log \text{ masa} = 2,9762 \times \log (\text{LTU}) - 2,3087$$

$$\log \text{ masa} = 2,8455 \times \log (\text{LFU}) - 1,8223$$

$$\log \text{ masa} = 3,4855 \times \log (\text{LFF}) - 2,9112$$

$$\log \text{ masa} = 2,7820 \times \log (\text{DEF}) - 0,0107$$

$$\log \text{ masa} = 2,8210 \times \log (\text{DTF}) + 0,9062$$

$$\log \text{ masa} = 2,6016 \times \log (\text{DAPF}) + 0,9119$$

$$\log \text{ masa} = 2,8491 \times \log (\text{DTpT}) - 0,2495$$

**Janis** (1990)

$$\log \text{ masa} = 3,285 \times \log (\text{LMRL}) - 0,552$$

$$\log \text{ masa} = 3,184 \times \log (\text{SUML}) + 1,091$$

$$\log \text{ masa} = 3,263 \times \log (\text{FLML}) + 1,337$$

**Biknevicus et al.** (1993)

$$\log \text{ masa} = 2,484 \times \log (\text{DAPH}) - 1,467$$

**Biknevicus** (1999)

$$\log \text{ masa} = 2,585 \times (\text{DTF}) - 2,002$$

**Anyonge** (1993)

$$\log \text{ masa} = 2,88 \times \log (\text{circF}) - 3,4$$

$$\log \text{ masa} = 1,31 \times \log (\text{ACF}) - 2,12$$

La referencia de los acrónimos de las medidas utilizadas se da en el texto.

versión electrónica de este artículo). Para los casos particulares de *Rhynchippus* Ameghino 1897 y *Paedotherium* se dispuso de todo el material determinado a nivel de especie; en los demás casos el estudio se realizó a nivel genérico. El material estudiado se encuentra depositado en las colecciones del Museo de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia (Mar del Plata, Argentina), Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (Buenos Aires, Argentina), Museo de Ciencias Naturales de La Plata (La Plata, Argentina), American Museum of Natural History (New York, USA), Field Museum of Natural History (Chicago, USA) y Yale Peabody Museum of Natural History (New Haven, USA). Un ejemplar se extrajo de Loomis (1914).

La masa corporal de cada género representado se estimó sobre la base de 24 ecuaciones alométricas construidas en mamíferos vivientes (Tabla 1) y que mostraron tener un alto índice de correlación con la masa corporal y bajo porcentaje de

error en el grupo para el que fueron creadas. Estas ecuaciones derivan de grupos de mamíferos en general (Anderson *et al.*, 1985; Roth, 1990) y grupos particulares de mamíferos como ungulados (Scott, 1990; Janis, 1990), roedores caviomorfos (Biknevicus *et al.*, 1993; Biknevicus, 1999) y carnívoros (Anyonge, 1993). Las ecuaciones están basadas en medidas del esqueleto apendicular y, en el caso de Janis (1990), medidas dentarias, por lo que se incluyen en el análisis algunos de los taxones representados solo por material dentario. Las medidas craneanas no fueron consideradas como estimadoras de la masa corporal por estar altamente influenciadas por los diferentes tipos alimenticios en ungulados vivientes, distinto a lo que sucede con las medidas dentarias seleccionadas (Janis, 1990).

Se tomaron 19 mediciones del esqueleto apendicular y tres de material dentario con calibre digital (0,01mm). Las medidas se describen a continuación incluyendo la referencia bibliográfica correspondiente a la ecuación alométrica en la que es utilizada:

*Longitud funcional del húmero* (LFH): es la distancia desde el punto proximal de la cabeza humeral hasta el punto distal de la tróclea (Roth, 1990; Scott, 1990).

*Diámetro transverso del húmero* (DTH): es el diámetro transverso de la diáfisis en el punto medio de la misma o inmediatamente debajo del proceso deltoideo (Scott, 1990).

*Diámetro anteroposterior del húmero* (DAPH): es el diámetro anteroposterior de la diáfisis en el punto medio de la diáfisis o inmediatamente debajo del proceso deltoideo (Scott, 1990; Biknevicus *et al.*, 1993).

*Circunferencia del húmero* (circH): es la circunferencia del húmero en el punto medio de la diáfisis o inmediatamente debajo del proceso deltoideo (Anderson *et al.*, 1985; Roth, 1990).

*Diámetro epicondilar del húmero* (DEH): es la distancia transversa del húmero a la altura de los epicóndilos (Scott, 1990).

*Diámetro troclear del húmero* (DtrH): es la distancia transversa de la superficie articular distal del húmero (Scott, 1990).

*Longitud total de la ulna* (LTU): es la distancia desde el extremo del olécranon hasta la superficie articular distal de la ulna (Scott, 1990).

*Longitud funcional de la ulna* (LFU): es la distancia desde el punto medio de la superficie articular proximal de la ulna hasta la superficie articular distal de la ulna (Scott, 1990).

*Longitud funcional del fémur* (LFF): es la distancia desde el punto proximal de la cabeza femoral hasta el punto distal de los cóndilos femorales (Roth, 1990; Scott, 1990).

*Diámetro transverso del fémur* (DTF): es el diámetro transverso de la diáfisis en el punto medio de la misma (Scott, 1990; Biknevicus, 1999).

*Diámetro anteroposterior del fémur* (DAPF): es el diámetro anteroposterior de la diáfisis en el punto medio de la misma (Scott, 1990).

*Circunferencia del fémur* (circF): es la circunferencia tomada en el punto medio de la diáfisis (Anderson *et al.*, 1985; Roth, 1990; Anyonge, 1993).

*Diámetro epicondilar del fémur* (DEF): es el diámetro transverso del fémur a la altura de los epicóndilos (Scott, 1990).

**Área condilar del fémur (ACF):** es el área de los cóndilos calculada como la suma del área condilar lateral (producto del diámetro transversal (DTCF(lat)) y anteroposterior (DAPCF(lat)) del cóndilo lateral) y medial (DTCF(med)xDAPCF(med)) del fémur (Anyonge, 1993).

**Diámetro transversal proximal de la tibia (DTpT):** es el diámetro transversal de la tibia a la altura de la epífisis proximal (Scott, 1990).

**Longitud de las raíces de los molares inferiores (LMRL):** es la longitud total de los molares inferiores tomada en la inserción ósea de la raíz (Janis, 1990).

**Longitud del primer molar inferior (FLML):** es la longitud anteroposterior del primer molar inferior (Janis, 1990).

**Longitud del segundo molar superior (SUML):** es la longitud anteroposterior del segundo molar superior (Janis, 1990).

Con cada ecuación se obtuvieron estimaciones de masa para cada uno de los ejemplares y se calculó el promedio y desvío estándar para cada género por ecuación. Se compararon los valores obtenidos de las medias por cada ecuación y se analizó la distribución de frecuencias de las mismas, para seleccionar las que mejor responden, y utilizarlas posteriormente en la estimación del promedio final de la masa corporal de los géneros de cada familia.

Como el valor promedio de todas las ecuaciones puede no representar el valor medio de cada género, debido principalmente al desvío en el cálculo que generan las sobre- y subestimaciones, se identificó el intervalo de valores más frecuentes dentro de cada género como referencia de los valores más probables de estimación. Como sucede en mamíferos actuales, es probable que diferentes medidas apendiculares y dentarias den valores acertados de la masa corporal del individuo en cuestión. En trabajos exploratorios sobre la estimación de masa corporal en ungulados (Janis, 1990; Scott, 1990) un 38% de las medidas craneodentarias analizadas (15 de 39 medidas) y 80% de las medidas apendiculares (36 de 45 medidas en ungulados en general) resultaron ser buenos estimadores de la masa corporal, mientras que en carnívoros (Anyonge, 1993) el 82% de las medidas evaluadas (9 de 11 medidas apendiculares) resultaron ser buenos estimadores. Tomando este patrón de referencia, y considerando que la masa corporal tiende a distribuirse normalmente cuando no hay competencia intraespecífica (Begon *et al.*, 1995), se detectaron las ecuaciones que arrojaban sobre- y subestimaciones en relación con este intervalo más frecuente, reconociéndolas como aquellas que se apartaban más de la distribución normal de los datos.

Las ecuaciones se seleccionaron teniendo en cuenta el análisis de la distribución de frecuencias y los límites de confianza de la media al 99% (Zar, 1984), para lograr la menor eliminación de ecuaciones posible, con el método que se describe a continuación. En un primer paso se eliminaron las ecuaciones que quedaban fuera del intervalo de confianza del 99% (? : 0,01) y se volvió a calcular la distribución y el límite de confianza (99%) del nuevo valor de la media. En un segundo paso se reincorporaron las ecuaciones que caían dentro del nuevo intervalo de confianza y se eliminaron las que quedaban fuera, recalculando nuevamente la media y los límites de confianza (99%) con estos nuevos valores. El análisis fue iterativo, alternando los pasos 1 y 2 hasta que la distribución quedó estable, esto es, sin eliminación ni incorporación de datos. Los casos en los que las estimaciones coincidían con los valores límites, se

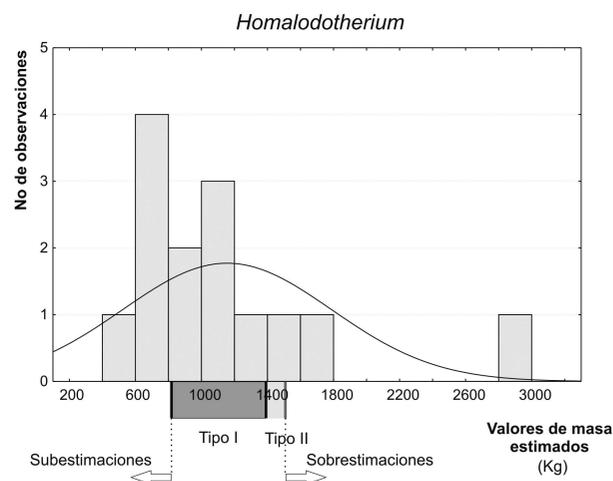


Fig. 2.—Distribución de frecuencias de los valores de masa estimados para *Homalodotherium*. Se indican los límites de las ecuaciones de tipo I, tipo II y de las sobre- y subestimaciones.

excluyeron si eran valores únicos y se incluyeron si el desvío estándar de la estimación lo incluía en la distribución. Esta técnica permitió eliminar los valores sobre- y subestimados de la distribución y centrar la media en los valores de mayor frecuencia con un método objetivo. Asimismo, se compararon las medias entre cada paso de selección para identificar el momento en que la variación, entre un paso y el siguiente, ya no era significativa.

Se identificaron dos tipos de ecuaciones, las que arrojan una mejor predicción (con un valor más próximo a la media de la distribución), referidas como "tipo I", y las que sin dar los valores más próximos a la media generan valores probables de estimación (estas son las que, al haber quedado fuera de la distribución, no varían notoriamente la media general de los datos), referidas como "tipo II".

De esta manera, el método permite seleccionar aquellas ecuaciones que arrojan un valor más probable de estimación, eliminando las sobre- o subestimaciones. La masa final estimada para cada género corresponde al promedio de las ecuaciones seleccionadas como mejores estimadoras en cada caso (tipo I y tipo II).

Como prueba de la efectividad del método se seleccionaron las ecuaciones para estimar la masa corporal de *Bison bison* Linnaeus 1758 tomando los datos y las ecuaciones exploratorias de Scott (1990). El método presentado seleccionó el 95% de las ecuaciones con mayor valor del coeficiente de determinación ( $r^2$ ) y menor error de estimación, mientras que el 5% correspondió a ecuaciones con  $r^2$  entre 0,85 y 0,9 (una ecuación,  $r^2$ : 0,88). Estos datos se corresponden con el 53% de las ecuaciones testeadas por Scott (1990) con  $r^2$  mayor que 0,94, al 44,5% de las ecuaciones con  $r^2$  mayor que 0,9 y al 20% con  $r^2$  mayor que 0,8, mientras que el método no seleccionó ninguna con valores de  $r^2$  menores que 0,8.

## Resultados

En la figura 2, como ejemplo del método utilizado, se muestra la distribución de frecuencias de los

Tabla 2.—Valores promedio de masa corporal (kg) obtenidos con cada ecuación y promedio total por género sin considerar las sobre- y subestimaciones

Género	Scott (1990)												Janis (1990)		
	LFH	DTH	DtrH	DEH	DAPH	LTU	LFU	LFF	DTF	DEF	DAPF	DTPT	LMRL	FLML	SUML
<b>O. Notoungulata</b>															
<b>Notostylopidae</b>															
<i>Homalostylops</i>													4,15 (I) (1)	5,66 (I) (1)	
<i>Notostylops</i>													10,98 (I) (9) (1,46)	14,27 (I) (9) (3,37)	10,49 (I) (5) (4,2)
<b>SO. Toxodontia</b>															
<b>Isotemnidae</b>															
<i>Pleurostylydon</i>	23,27 (1)	269,47 (1)	61,03 (I) (1)	183,48 (1)	137,10 (1)			20,26 (1)	33,32 (1)	36,88 (1)	14,53 (1)	15,10 (2) (9,3)	50,57 (I) (3) (20,7)	60,77 (I) (3) (25,5)	50,27 (I) (6) (12,9)
<i>Thomashuxleya</i>	156,15 (II) (1)	484,72 (I) (1)	224,51 (II) (1)	408,81 (I) (1)	527,76 (1)	29,93 (2) (19,2)	26,83 (2) (14,2)						353,1 (I) (4) (46,2)	386,05 (I) (4) (135,7)	351,56 (I) (1)
<i>Periphragis</i>													317,70 (I) (10) (66,6)	386,22 (I) (10) (78,5)	
<b>Homalodotheriidae</b>															
<i>Asmodeus</i>								2394 (I) (1)	15684 (1)	3594,2 (1)	588,36 (1)	434,96 (1)	1676,9 (I) (1)	1575,6 (I) (2) (562)	2207,5 (I) (1)
<i>Homalodotherium</i>	1719,4 (2) (1034)	2942,7 (2) (1634)	1164,2 (I) (4) (669,6)	3549,6 (3) (631,8)	1163,7(I) (2) (524,1)	693,46 (2) (307)	686,87 (2) (274,8)	918,46 (I) (2) (253,7)	4145,9 (2) (1573)	880,81 (I) (3) (161,9)	510,93 (2) (99,9)	663,95 (2) (343,3)			1330,3 (I) (1)
<i>Chasicotherium</i>	1479,3 (I) (1)	2541,2 (I) (1)	1158,8 (I) (2) (1097)	3496,6 (2) (1376)	2640 (I) (1)					2039,8 (I) (1)		723,04 (I) (1)			
<b>Leontiniidae</b>															
<i>Scarritia</i>	2159,8 (II) (1)	4324,9 (1)	907,44 (II) (1)	2354,8 (1)	250,04 (1)		719,37 (1)	1255,4 (I) (1)	2363,8 (1)	1370,7 (I) (1)	517,82 (1)	402,29 (1)	1214,3 (I) (5) (273,8)	1125,8 (I) (5) (159)	1571,2 (II) (6) (515)
<i>Leontinia</i>	473,07 (I) (1)	465,12 (I) (1)	153,49 (II) (1)	1065,4 (II) (1)			357,13 (I) (1)	436,53 (I) (1)					835,73 (I) (8) (324,3)	679,26 (I) (8) (229,8)	1814 (4) (276)
<i>Colpodon</i>													306,40 (I) (1)	326,84 (I) (2) (124,3)	
<i>Ancylocoelus</i>													415,09 (I) (5) (92,4)	341,94 (I) (5) (52)	571,91 (I) (4) (106,1)
<b>Notohippidae</b>															
<i>Eomorhippus</i>													48,22 (I) (1)	29,83 (I) (1)	173,43 (I) (1)
<b>Sf. Rhynchipiinae</b>															
<i>Rhynchippus pumilus</i>	11,23 (2) (0,18)		10,69 (1)	16,94 (I) (1)	24,91 (I) (1)					26,78 (I) (1)			24,84 (I) (1)	21,30 (I) (1)	44,94 (1)
<i>Rhynchippus equinus</i>		113,04 (I) (1)	75,12 (1)	118,43 (I) (1)	99,19 (I) (1)		42,45 (1)	43,89 (1)	143,58 (1)	97,47 (I) (1)	70,72 (1)	48,12 (1)	134,9 (3) (21,5)	126,49 (3) (10,28)	183,16 (4) (29,1)

Tabla 2. (continuación).—Valores promedio de masa corporal (kg) obtenidos con cada ecuación y promedio total por género sin considerar las sobre- y subestimaciones

Género	Scott (1990)												Janis (1990)		
	LFH	DTH	DtrH	DEH	DAPH	LTU	LFU	LFF	DTF	DEF	DAPF	DTPT	LMRL	FLML	SUML
													38,77 (I) (2) (9,29)	99,52 (I) (2) (14,23)	155,12 (I) (1)
<i>Morphippus</i>															
<b>Sf. Notohipinae</b>															
<i>Argyrohippus</i>													77,2 (I) (1)	95,46 (I) (1)	97,76 (I) (1)
<i>Perhippidion</i>													76,69 (I) (1)	64,83 (I) (1)	
<b>Toxodontidae</b>															
<i>Proadinothierium</i>		63,78 (1)	75,78 (II) (2) (56,7)	159,26 (2) (70,35)	66,29 (I) (1)		41,86 (1)	46,24 (1)	311,72 (1)	129,89 (II) (1)	84,10 (I) (1)	76 (1)	107,77 (I) (3) (76,22)	133,32 (II) (3) (163,2)	242,90 (4) (123,8)
<b>Sf. Nesodontinae</b>															
<i>Adinothierium</i>	60,33 (2) (5,3)	191,03 (2) (69,8)	106,93 (I) (19) (25,5)	140,82 (I) (19) (31,7)	150,85 (II) (2) (30,42)	32,50 (2) (8,45)	24,78 (3) (3,51)	39,74 (5) (6,3)	180,27 (7) (43,2)	153,78 (II) (8) (171,2)	61,97 (7) (16,74)	58,23 (4) (9,57)	90,51 (I) (5) (67,87)	96,63 (I) (5) (50,36)	201,92 (17) (148,7)
<i>Nesodon</i>	572,12 (I) (7) (94,1)	669,27 (I) (7) (301,3)	576,04 (I) (18) (127,6)	852,12 (19) (206,1)	834,28 (7) (204)	226,57 (9) (39,76)	162,48 (10) (31,73)	322,16 (6) (59,2)	1069,7 (6) (291,5)	483,95 (8) (87,7)	258,73 (6) (60,1)	304,37 (7) (107,2)	1050,1 (3) (384)	554,83 (I) (3) (121,5)	1874,3 (4) (285,8)
<b>Sf. Toxodontinae</b>															
<i>Xotodon</i>			583,66 (I) (1)	667,47 (I) (1)											
<i>Toxodon</i>	1354,7 (II) (12) (404)	3494,9 (17) (804,9)	1899,9 (I) (36) (405)	4550,3 (36) (1171)	2095,7 (I) (17) (801,5)	427,44 (11) (71,2)	226,45 (11) (43)	1669,5 (I) (8) (531,6)	3537 (9) (1152)	2015,5 (I) (13) (578)	1050 (9) (338,8)	1242,1 (14) (287,9)	297,40 (1) (1)	954,95 (1)	
<i>Trigodon</i>	1613,7 (1)	8419,7 (1)	2386,3 (1)	6209 (1)									1427,3 (1)		
<i>Mixotoxodon</i>													2880,6 (I) (3) (1292)	4713,6 (I) (3) (609,6)	
<b>SO. Typotheria</b>															
<b>Oldfieldthomasiidae</b>															
<i>Oldfieldthomasia</i>													4,939 (I) (2) (1,98)	6,68 (I) (2) (2,89)	5,08 (I) (5) (2,28)
<i>Maxschlosseria</i>													3,43 (I) (6) (1,57)	4,91 (I) (6) (2,69)	8,85 (I) (1)
<i>Colbertia</i>													3,023 (I) (5) (1,28)	4,95 (I) (7) (1,65)	
<i>Ultrapitecus</i>															5,98 (I) (4) (1,35)
<b>Archaeopithecidae</b>															
<i>Acropithecus</i>													1,55 (I) (1)	2,84 (I) (1)	0,86 (I) (1)
<b>Interatheriidae</b>															
<b>Sf. Notopithecinae</b>															
<i>Notopithecus</i>	2,2 (I) (1)	2,14 (I) (1)	3,18 (II) (1)	5,96 (1)	6,12 (1)								0,76 (I) (1)	0,96 (I) (1)	0,54 (I) (2) (0,08)

Tabla 2. (continuación).—Valores promedio de masa corporal (kg) obtenidos con cada ecuación y promedio total por género sin considerar las sobre- y subestimaciones

Género	Scott (1990)												Janis (1990)		
	LFH	DTH	DtrH	DEH	DAPH	LTU	LFU	LFF	DTF	DEF	DAPF	DTPT	LMRL	FLML	SUML
<b>Sf. Interatheriinae</b>															
<i>Cochilius</i>													1,36 (I) (5) (0,2)	2,61 (I) (5) (0,7)	1,6 (I) (2) (0,4)
<i>Archaeophylus</i>															0,57 (I) (1)
<i>Plagiarthrus</i>													2,30 (I) (1)	5,44 (I) (1)	3,34 (I) (2) (0,12)
<i>Miocochilius</i>	13,59 (1)	23,94 (I) (1)	22,44 (I) (1)	36,48 (1)	35,37 (1)	11,71 (1)	10,82 (1)	7,64 (1)	39,96 (1)	16,54 (II) (1)	15,61 (II) (1)		8,59 (1)	15,57 (II) (1)	12,65 (1)
<i>Protypotherium</i>	6,33 (I) (11) (3,24)	11,12 (13) (16,85)	6,88 (I) (20) (2,9)	12,72 (21) (5,56)	7,17 (I) (13) (3,18)	3,03 (6) (1,46)	3,69 (6) (1,69)	2,67 (11) (1,11)	7,98 (I) (14) (4,22)	9,22 (II) (17) (3,5)	5,45 (II) (14) (2,35)	5,42 (II) (13) (1,89)	3,43 (17) (1,27)	7,48 (I) (17) (4,41)	4,08 (24) (1,59)
<i>Interatherium</i>	1,95 (II) (1)	3,12 (I) (2) (0,3)	4,02 (I) (2) (0,91)	7,36 (II) (2) (1,57)	4,40 (I) (2) (0,49)	0,85 (2) (0,07)	0,97 (2) (0,07)	0,82 (4) (0,18)	3,72 (I) (4) (1,28)	3,56 (I) (4) (0,95)	1,74 (II) (4) (0,19)	1,96 (II) (4) (0,9)	18,66 (9) (53,3)	27,85 (9) (79,4)	23,18 (14) (83,7)
<b>Archaeohyracidae</b>															
<i>Archaeohyrax</i>															26,73 (I) (1)
<i>Eohyrax</i>													12,01 (I) (3) (2,28)	9,56 (I) (3) (2,51)	
<b>Mesotheriidae</b>															
<b>Sf. Trachytheriinae</b>															
<i>Trachytherus</i>															407,96 (I) (1)
<b>Sf. Mesotheriinae</b>															
<i>Eutypotherium</i>									22,48 (I) (1)	52,40 (1)	54,42 (1)	14,89 (I) (1)			
<i>Mesotherium</i>	143,93 (I) (2) (23,29)	167,56 (II) (2) (70,42)	216,51 (4) (87,97)	357,19 (4) (51,7)	209,97 (2) (11,78)	87,16 (1)	78,14 (2) (16,94)	83,04 (2) (3,7)	183,17 (2) (7,97)	132,6 (I) (2) (59,62)	59,49 (2) (1,07)	62,73 (3) (30,65)	131,75 (I) (1)	137,18 (I) (1)	195,06 (2) (49,14)
<i>Typotheriopsis</i>		232,5 (I) (1)	312,3 (1)	291,74 (1)	190,27 (I) (1)	104,14 (1)	93,96 (1)		265,09 (1)		92,57 (1)		168,28 (I) (3) (108,6)	201,49 (I) (3) (124)	154,64 (I) (5) (109)
<b>Hegetotheriidae</b>															
<i>Propachyrukos</i>													2,33 (I) (1)	3,82 (I) (1)	
<i>Prosotherium</i>															1,98 (I) (1)
<b>Sf. Hegetotheriinae</b>															
<i>Prohegetotherium</i>													3,39 (I) (1)	8,28 (I) (1)	
<i>Hegetotherium</i>	9,68 (I) (4) (0,37)	8,85 (I) (5) (3,66)	9,23 (I) (18) (2,4)	17,9 (17) (6,39)	16,15 (4) (2,35)	5,04 (2) (0,32)	5,84 (3) (0,8)	5,77 (3) (1,33)	11,75 (II) (4) (4,87)	15,39 (6) (2,45)	7,57 (I) (4) (2,9)	10,07 (I) (7) (2,77)	3,96 (2) (1,5)	6,42 (2) (0,39)	4,42 (8) (1,05)
<i>Hemihegetotherium</i>		10,22 (I) (1)			13,94 (I) (1)				15,71 (I) (1)		10,54 (I) (1)	5,09 (II) (1)	15,58 (I) (1)	21,73 (II) (1)	12,33 (I) (1)
<b>Sf. Pachyrukhinae</b>															
<i>Pachyrukhos</i>	1,77 (I) (5) (0,34)	1,81 (I) (5) (0,36)	2,81 (9) (0,98)	4,65 (11) (1,74)	3,57 (6) (1,18)	1,11 (3) (0,1)	1,55 (I) (3) (0,16)	0,89 (9) (0,3)	3,14 (12) (1,12)	3,65 (13) (0,8)	1,45 (I) (10) (0,27)	2,44 (II) (6) (0,74)			1,07 (4) (0,44)

Tabla 2. (continuación).—Valores promedio de masa corporal (kg) obtenidos con cada ecuación y promedio total por género sin considerar las sobre- y subestimaciones

Género	Scott (1990)												Janis (1990)		
	LFH	DTH	DtrH	DEH	DAPH	LTU	LFU	LFF	DTF	DEF	DAPF	DTPT	LMRL	FLML	SUML
<i>Paedotherium typicum</i>	<b>1,787</b> (I) (10) (0,34)	<b>2,09</b> (I) (10) (0,33)	2,98 (5) (0,52)	5,01 (13) (0,54)	3,67 (10) (0,88)	1,35 (5) (0,31)	<b>1,67</b> (I) (5) (0,38)	1,31 (10) (0,18)	3,79 (11) (1,37)	4,46 (11) (0,79)	<b>1,58</b> (I) (11) (0,23)	2,96 (1)	1,04 (1)		1,43 (1)
<i>Paedotherium bonaerense</i>	<b>1,56</b> (I) (10) (0,21)	<b>2,02</b> (I) (10) (0,29)	4,05 (5) (0,75)	6,28 (11) (0,99)	4,35 (10) (1,27)	1,17 (2) (0,01)	1,51 (3) (0,09)	0,73 (12) (0,26)	2,99 (12) (0,19)	3,95 (11) (0,77)	<b>1,63</b> (I) (12) (0,5)	<b>2,48</b> (I) (2) (0,13)	1,17 (6) (0,5)	<b>2,48</b> (I) (2) (0,55)	1,07 (6) (0,37)
<i>Tremacyllus</i>	0,69 (2) (0,12)	<b>0,95</b> (I) (2) (0,17)	<b>1,16</b> (I) (2) (0,3)	1,83 (2) (0,23)	1,63 (2) (0,34)			0,38 (1)	1,75 (1)	<b>1,49</b> (II) (1)	<b>1,02</b> (I) (1)		0,65 (1)	0,77 (1)	0,54 (1)
Género	Biknevicius (1993, 1999)		Roth (1990)				Anderson (1985)	Anyonge (1993)		Promedio final					
	DAPH	DTF	circH	circF	LFH	LFF	circ H+F	circF	ACF						
<b>O. Notoungulata</b>															
<b>Notostylopidae</b>															
<i>Homalostylops</i>										4,90 (2) (1,06)					
<i>Notostylops</i>										11,91 (3) (2,06)					
<b>SO. Toxodontia</b>															
<b>Isotemnidae</b>															
<i>Pleurostylodon</i>	187,56 (1)	14,06 (1)	287,5 (1)	36,33 (1)	11,36 (1)	13,02 (1)	69,46 (1)	<b>47,32</b> (I) (1)	<b>50,86</b> (I) (1)	53,47 (6) (5,9)					
<i>Thomashuxleya</i>	718,22 (1)		598,05 (1)		50,73 (1)					337,84 (7) (111,96)					
<i>Periphragnis</i>										351,96 (2) (48,45)					
<b>Homalodotheriidae</b>															
<i>Asmodeus</i>		3954,3 (1)		4109,3 (1)		492,79 (1)		5848,3 (1)	<b>1074,5</b> (I) (1)	1785,7 (5) (526,72)					
<i>Homalodotherium</i>		<b>1578,4</b> (II) (2) (708)	<b>1165,1</b> (I) (2) (406,6)	7739,1 (1)	3341,8 (2) (251,7)	329,12 (2) (159,6)	236,77 (2) (50)	4737,7 (2) (363,5)	682 (4) (207)	1171,6 (7) (237,9)					
<i>Chasicotherium</i>		3570,3 (1)		9390,2 (1)		297,13 (1)			<b>877,97</b> (I) (2) (99,6)	1637,16 (7) (780)					
<b>Leontiniidae</b>															
<i>Scarrittia</i>		341,26 (1)	698,21 (1)	5141,1 (1)	<b>1354,6</b> (I) (1)	400,1 (1)	301,43 (1)	<b>1534,09</b> (1)	<b>1888,1</b> (II) (1)	<b>1066,6</b> (II) (2) (69,5)	1404,36 (11) (367,42)				
<i>Leontinia</i>						121,25 (1)				558,19 (8) (288,8)					
<i>Colpodon</i>										316,62 (2) (14,45)					

Tabla 2. (continuación).—Valores promedio de masa corporal (kg) obtenidos con cada ecuación y promedio total por género sin considerar las sobre- y subestimaciones

Género	Biknevicius (1993, 1999)		Roth (1990)				Anderson (1985)	Anyonge (1993)		Promedio final
	DAPH	DTF	circH	circF	LFH	LFF	circ H+F	circF	ACF	
<i>Ancylucoelus</i>										442,98 (3) (117,5)
<b>Notohippidae</b>										
<i>Eomorhippus</i>										83,83 (3) (78,14)
<b>Sf. Rhynchiinae</b>										
<i>Rhynchippus pumilus</i>	34,31 (1)				6,41 (2) (0,08)				16,18 (1) (1)	21,83 (6) (4,45)
<i>Rhynchippus equinus</i>	135,87 (1)	53,61 (1)		81,62 (1) (1)			23,45 (1)	107,92 (1) (1)	80,01 (1) (1)	99,67 (7) (14,82)
<i>Morphippus</i>										97,8 (3) (58,19)
<b>Sf. Notohipinae</b>										
<i>Argyrohippus</i>										90,14 (3) (11,26)
<i>Perhippidion</i>										70,76 (2) (8,39)
<b>Toxodontidae</b>										
<i>Proadinothierium</i>	90,94 (1) (1)	109,08 (1) (1)		156,76 (1)			24,40 (1)	209,85 (1)	99,05 (1) (1)	103,74 (8) (20,55)
<b>Sf. Nesodontinae</b>										
<i>Adinothierium</i>	206,29 (2) (41,4)	65,92 (7) (14,5)	350,7 (2) (32,7)	101,87 (1) (4) (33,8)	24,01 (2) (1,66)	21,71 (5) (2,6)	131,43 (1) (1)	135,37 (1) (4) (45,8)	86,31 (11) (8) (50,9)	119,45 (10) (25,69)
<i>Nesodon</i>	1133,2 (7) (276,1)	336,87 (6) (84)	2073,8 (7) (499,6)	496,37 (1) (6) (67,8)	140,53 (7) (18,1)	106,74 (6) (14,9)	567,6 (1) (2) (3,45)	679,08 (1) (6) (94,4)	299,19 (11) (81,1)	587,9 (7) (64,82)
<b>Sf. Toxodontinae</b>										
<i>Xotodon</i>										625,57 (2) (59,26)
<i>Toxodon</i>	2835,9 (17) (1081)	1006,9 (9) (297)	10249 (17) (2091)	2059,9 (1) (9) (720,6)	275,44 (12) (64,2)	371,69 (8) (88,8)	3329,8 (2) (967)	2896,5 (9) (1035)	1440,6 (1) (16) (340,8)	1790,8 (7) (304,22)
<i>Trigodon</i>			4206,7 (1)		318,15 (1)					1809,09 (3) (508,5)
<i>Mixotoxodon</i>										3797,06 (2) (1296)
<b>SO. Typotheria</b>										
<b>Oldfieldthomasiidae</b>										

Tabla 2. (continuación).—Valores promedio de masa corporal (kg) obtenidos con cada ecuación y promedio total por género sin considerar las sobre- y subestimaciones

Género	Biknevicius (1993, 1999)		Roth (1990)				Anderson (1985)	Anyonge (1993)		Promedio final
	DAPH	DTF	circH	circF	LFH	LFF	circ H+F	circF	ACF	
										5,567 (3) (0,97)
<i>Oldfieldthomasia</i>										5,73 (3) (2,8)
<i>Maxschlosseria</i>										3,98 (2) (1,36)
<i>Colbertia</i>										5,98 (1)
<i>Ultrapitecus</i>										
<b>Archaeopithecidae</b>										
										1,75 (3) (1,01)
<i>Acropithecus</i>										
<b>Interatheriidae</b>										
<b>Sf. Notopithecinae</b>										
	8,48 (1)		5,61 (1)		1,78 (I) (1)					1,65 (7) (0,95)
<i>Notopithecus</i>										
<b>Sf. Interatheriinae</b>										
										1,86 (3) (0,66)
<i>Cochilius</i>										0,57 (1)
<i>Archaeophylus</i>										3,69 (3) (1,6)
<i>Plagiarthrus</i>										
	48,65 (1)	16,60 (I) (1)	57,56 (1)	21,95 (I) (1)	7,44 (1)	6,19 (1)	23,41 (I) (1)	28,32 (II) (1)	22,15 (I) (1)	20,66 (10) (4,33)
<i>Miocochilius</i>										
	9,92 (13) (4,39)	3,76 (14) (1,8)	12,02 (11) (6,7)	5,3 (II) (17) (1,9)	4,01 (11) (1,6)	2,747 (11) (0,85)	4,88 (II) (7) (2,3)	6,66 (I) (17) (2,48)	8,09 (II) (20) (3,19)	6,74 (12) (1,33)
<i>Protypotherium</i>										
	6,12 (II) (2) (0,68)	1,88 (II) (4) (0,59)	4,6 (II) (1)	2,01 (II) (4) (0,34)	1,62 (II) (1)	1,13 (4) (0,18)		2,48 (I) (4) (0,43)	2,71 (I) (4) (0,17)	3,33 (16) (1,67)
<i>Interatherium</i>										
<b>Archaeohyracidae</b>										
										26,73 (1)
<i>Archaeohyrax</i>										10,79 (2) (1,73)
<i>Eohyrax</i>										
<b>Mesotheriidae</b>										
<b>Sf. Trachytheriinae</b>										
										407,96 (1)
<i>Trachytherus</i>										
<b>Sf. Mesotheriinae</b>										
		21,29 (I) (1)		26,90 (I) (1)		14,09 (I) (1)		34,84 (I) (1)	40,11 (1)	22,42 (6) (7,77)
<i>Eutypotherium</i>										

Tabla 2. (continuación).—Valores promedio de masa corporal (kg) obtenidos con cada ecuación y promedio total por género sin considerar las sobre- y subestimaciones

Género	Biknevicius (1993, 1999)		Roth (1990)				Anderson (1985)	Anyonge (1993)		Promedio final
	DAPH	DTF	circH	circF	LFH	LFF	circ H+F	circF	ACF	
<i>Mesotherium</i>	286,77 (2) (16)	67,01 (2) (2,7)	444,4 (2) (84,48)	86,93 (4) (26,95)	47,53 (2) (6,1)	38,11 (2) (1,29)		<b>115,18</b> (I) (4) (36,28)	95,69 (2) (46,36)	<b>138,03</b> (6) (17,31)
<i>Typotheriopsis</i>	259,97 (1)	94,03 (1)							54,33 (1)	<b>189,44</b> (5) (30,24)
<b>Hegetotheriidae</b>										
<i>Propachyrukos</i>										<b>3,075</b> (2) (1,05)
<i>Prosotherium</i>										<b>1,98</b> (1)
<b>Sf. Hegetotheriinae</b>										
<i>Prohegetotherium</i>										<b>5,83</b> (2) (3,46)
<i>Hegetotherium</i>	22,27 (4) (3,2)	5,39 (4) (2)	19,64 (3) (1,8)	<b>8,98</b> (I) (4) (0,68)	5,7 (4) (0,17)	4,99 (3) (0,87)		<b>11,39</b> (II) (4) (0,88)	15,18 (5) (6,62)	<b>9,69</b> (8) (1,37)
<i>Hemihegetotherium</i>	<b>19,24</b> (II) (1)	<b>7,06</b> (II) (1)							548,85 (1)	<b>13,14</b> (10) (5,18)
<b>Sf. Pachyrukhinae</b>										
<i>Pachyrukhos</i>	4,96 (6) (1,6)	<b>1,60</b> (I) (12) (0,52)	3,64 (4) (0,95)	<b>1,69</b> (I) (7) (0,36)	<b>1,5</b> (I) (5) (0,22)	1,2 (9) (0,31)		<b>2,08</b> (I) (7) (0,45)	2,93 (7) (0,68)	<b>1,77</b> (9) (0,32)
<i>Paedotherium typicum</i>	4,92 (10) (1,2)	<b>1,91</b> (I) (11) (0,6)	4,94 (4) (0,54)	<b>1,82</b> (I) (2) (0,36)	<b>1,49</b> (I) (10) (0,22)	<b>1,62</b> (I) (10) (0,17)	<b>1,99</b> (I) (1)	<b>2,24</b> (I) (2) (0,45)	3,45 (3) (0,4)	<b>1,82</b> (10) (0,24)
<i>Paedotherium bonaerense</i>	5,87 (10) (1,76)	1,53 (12) (0,57)	3,86 (2) (0,2)	<b>1,95</b> (I) (3) (0,34)	1,35 (10) (0,14)	1,03 (12) (0,26)	<b>1,73</b> (I) (1)	<b>2,4</b> (I) (3) (0,43)	3,48 (3) (0,5)	<b>2,03</b> (8) (0,38)
<i>Tremacyllus</i>	2,27 (2) (0,48)	<b>0,94</b> (I) (1)	2,38 (2) (1,14)	<b>1,14</b> (I) (1)	0,72 (2) (0,09)	0,63 (1)	<b>1,38</b> (I) (1)	<b>1,39</b> (I) (1)	1,65 (1)	<b>1,19</b> (8) (0,21)

Debajo del promedio se da el número muestral (n) y el desvío estándar (SD) para cada ecuación. En negrita se indican las ecuaciones consideradas para obtener el promedio final en cada caso.

valores de masa corporal estimados con todas las ecuaciones alométricas para el género *Homalodotherium* Flower 1873-1874 y se indican los intervalos correspondientes a las ecuaciones de tipo I, tipo II y las sobre- y subestimaciones. En el caso de *Trigodon* Ameghino 1882 el método no pudo ser aplicado por falta de datos que delimiten una distribución normal, por lo que se seleccionaron como mejores estimadores las ecuaciones que arrojaron valores estimados de masa más frecuentes y con una distribución de frecuencias continua entre los valores de estimación.

En la tabla 2 se muestran los valores promedio obtenidos con cada una de las ecuaciones para cada género, se identifican las ecuaciones de tipo I y II y se presenta el promedio total de cada género sin considerar las ecuaciones que producen valores sobrestimados y subestimados de la masa corporal. En la tabla 3 se presentan los intervalos de masa corporal promedio estimados para cada familia del orden.

Para cada familia se analizan los valores estimados y se estudian en particular las medidas que generan sobre- y subestimaciones de la masa corpo-

Tabla 3.—Intervalo de masa corporal estimado para cada familia

Familia	Intervalo de masa corporal
Notostylopidae	4,90 kg - 11,91 kg
Isotemnidae	53,47 kg - 351,96 kg
Homalodotheriidae	1172 kg - 1786 kg
Leontiniidae	316,6 kg - 1404,4 kg
Notohippidae	21,8 kg - 99,67 kg
Toxodontidae	103,74 kg - 3797 kg
Oldfieldthomasiidae	3,98 kg - 6 kg
Archaeopithecidae	1,75 kg
Interatheriidae	0,57 kg - 20,66 kg
Archaeohyracidae	10,8 kg - 26,7 kg
Mesotheriidae	22,42 kg - 408 kg
Hegetotheriidae	1 kg - 13,14 kg

ral, ya que no se comportan de acuerdo a lo observado en los grupos a partir de los cuales se construyeron las ecuaciones alométricas respectivas. Dichas medidas son importantes para el análisis comparativo morfológico y funcional y se discuten más abajo en la sección correspondiente.

En la familia Notostylopidae solo se dispone de estimaciones basadas en medidas dentarias (LMRL, FLML, SUML) (Janis, 1990) con valores que son próximos entre sí para cada género.

Dentro del Suborden Toxodontia, en la familia Isothemniidae, las mejores estimaciones se obtienen con las ecuaciones construidas a partir de medidas dentarias de ungulados (LMRL, FLML, SUML) de Janis (1990). Para *Pleurostylodon* Ameghino 1897 se suman la ecuación basada en el diámetro troclear del húmero (DtrH) de Scott (1990) y las de Anyonge (1993) construidas a partir de medidas de carnívoros (circF, ACF); las ecuaciones de tipo II comprenden aquellas basadas en el diámetro transversal (DTF) y epicondilar del fémur (DEF) (Scott, 1990), en la circunferencia del fémur (circF) (Roth, 1990) y en la circunferencia del húmero (circH) y fémur (circF) (Anderson *et al.*, 1985). Para *Thomashuxleya* Ameghino 1901 se suman las ecuaciones basadas en el diámetro transversal (DTH) y el desarrollo epicondilar del húmero (DEH) (Scott, 1990); la del diámetro troclear del húmero (DtrH) se incorpora como de tipo II, por lo que queda incluida como una de las ecuaciones que generan buenas estimaciones a nivel de familia, aunque con mayor precisión de estimación para *Pleurostylodon*.

A partir de las sobre- y subestimaciones de la masa corporal obtenidas en la familia Isothemniidae se infiere que el húmero tiene un diámetro anteroposterior (DAPH) mayor que el observado en ungu-

lados actuales y roedores caviomorfos. La longitud de la ulna (LFU) (al menos en *Thomashuxleya*), así como el desarrollo anteroposterior del fémur (DAPF) y diámetro transversal proximal de la tibia (DTpT) (en *Pleurostylodon*) son menores que lo observado en ungulados. Las longitudes del húmero (LFH) y fémur (LFF) son menores que lo observado en mamíferos en general (para *Pleurostylodon* también menores que en ungulados) y la circunferencia del húmero (circH) mayor. Con respecto a los roedores caviomorfos, éstos no son buenos referentes para la estimación; además de lo mencionado más arriba sobre el DAPH, el diámetro transversal del fémur (DTF) es menor que lo observado en estos roedores.

Dentro de la familia Homalodotheriidae, las mejores estimaciones se obtienen con las ecuaciones construidas a partir de las medidas dentarias de ungulados de Janis (SUML; 1990) y las de Scott (1990) basadas en el diámetro troclear (DtrH) y anteroposterior del húmero (DAPH) y longitud del fémur (LFF). Para *Asmodeus* Ameghino 1895 se suman además las restantes ecuaciones de Janis (LMRL, FLML; 1990) y la de Anyonge (1993) basada en el área condilar del fémur (ACF) de carnívoros. Para *Homalodotherium* y *Chasicotherium* Cabrera y Kraglievich 1931 se suma la ecuación basada en el diámetro epicondilar del fémur (DEF) (Scott, 1990). Para la estimación de masa de *Homalodotherium* resultan útiles además aquellas basadas en el diámetro transversal del fémur (DTF) y anteroposterior del húmero (DAPH) (ésta como tipo II) de roedores caviomorfos (Biknevicius *et al.*, 1993; Biknevicius, 1999). En *Chasicotherium* las mejores estimaciones de masa se obtienen con las ecuaciones de Scott (1990) basadas en el diámetro transversal (DTH) y longitud del húmero (LFH) y diámetro transversal proximal de la tibia (DTpT) y la de Anyonge (1993) basada en ACF.

Las sobre- y subestimaciones de la masa corporal obtenidas en la familia Homalodotheriidae permiten inferir que en comparación con lo observado en ungulados actuales, estos taxones presentan un mayor diámetro epicondilar del húmero (DEH) y transversal del fémur (DTF), y menor diámetro anteroposterior del fémur (DAPF); la circunferencia del fémur (circF) es mayor que la observada en carnívoros. En *Chasicotherium* y *Asmodeus*, el diámetro anteroposterior del húmero (DAPH) y el diámetro transversal del fémur (DTF), respectivamente, son mayores que lo observado en el grupo de roedores caviomorfos. En estos géneros los valores de masa

corporal estimados distan mucho de los valores máximos de masa corporal de los roedores caviomorfos a partir de los cuales se construyó la ecuación alométrica, por lo que los errores de estimación pueden ser mayores a lo esperado.

En la familia Leontiniidae, las mejores estimaciones de la masa corporal a nivel de familia se obtienen con las ecuaciones construidas a partir de la longitud de la raíz de los molares inferiores (LMRL) y del primer molar inferior (FLML) en ungulados (Janis, 1990). Para cada uno de los géneros de la familia se reconocen ecuaciones de tipo I y tipo II, como se detalla en la tabla 2.

Las sobrestimaciones de la masa sugieren que *Scarrittia* Simpson 1934 presenta el diámetro transversal (DTH) y epicondilar del húmero (DEH) y transversal del fémur (DTF) mayor que lo observado en ungulados actuales, y el diámetro anteroposterior del húmero (DAPH) y fémur (DAPF) y la longitud funcional de la ulna (LFU), menor que lo observado en ungulados y roedores caviomorfos. *Leontinia* Ameghino 1895 tiene menor diámetro troclear (DtrH) y mayor diámetro epicondilar (DEH) del húmero y longitud del segundo molar superior (SUML) que lo observado para ungulados actuales.

En la familia Notohippidae, las ecuaciones que mejor responden para estimar la masa corporal a nivel de familia corresponden a las construidas a partir del diámetro anteroposterior (DAPH) y epicondilar del húmero (DEH) y diámetro epicondilar del fémur (DEF) en ungulados (Scott, 1990) y la de Anyonge (1983) basada en la superficie condilar del fémur (ACF) de carnívoros. En los distintos géneros se reconocen ecuaciones de tipo I como se detalla en la tabla 2. Con excepción del género *Rhynchippus* Ameghino 1897 para los restantes géneros solo se dispone de las estimaciones sobre medidas dentarias (LMRL, FLML, SUML).

Las sobrestimaciones observadas en las especies de este género indican que el diámetro anteroposterior del húmero (DAPH) es mayor que lo observado en roedores caviomorfos. En *R. pumilus* Ameghino 1897, en comparación con ungulados actuales, la longitud (LFH) y diámetro troclear del húmero (DtrH) es menor que lo observado, y la longitud del segundo molar superior (SUML) mayor. En *R. equinus* Ameghino 1897, la longitud del fémur (LFF) y la ulna (LFU) son menores y el diámetro transversal del fémur (DTF) y medidas dentarias (LMRL, FLML, SUML) mayores que lo observado en ungulados; por otro lado, el diámetro transversal del fémur (DTF) es menor que en roedores.

Para la familia Toxodontidae, las mejores estimaciones de la masa corporal, se obtienen con la ecuación de mamíferos de Roth (1990), construida a partir de la circunferencia del fémur (circF) y la de Scott (1990) basada en el diámetro troclear del húmero (DtrH). Para cada uno de los géneros de la familia se detectan ecuaciones de tipo I y en algunos casos de tipo II, como se detalla en la tabla 2. En el caso particular de *Trigodon*, se seleccionaron las ecuaciones que arrojaron valores estimados de masa más frecuentes y con una distribución de frecuencias continua entre los valores de estimación, ya que no fue posible aplicar el método como en los demás géneros; en este caso las ecuaciones se indican sin diferenciarlas de acuerdo a la precisión de estimación.

En la subfamilia Nesodontinae, las sobre- y subestimaciones de la masa corporal sugieren que, en general, presenta menor longitud del fémur (LFF) y de la ulna (LFU) y mayor diámetro transversal del fémur (DTF) y longitud del segundo molar superior (SUML) que lo observado en ungulados actuales. En particular *Adinotherium* Ameghino 1887 tiene mayor diámetro transversal (DTH) y menor longitud del húmero (LFH) que lo observado en ungulados actuales y *Nesodon* Owen 1846 una mayor longitud de las raíces de los molares inferiores (LMRL). La subfamilia Toxodontinae presenta, en general, un mayor desarrollo epicondilar del húmero (DEH) que lo observado en ungulados actuales. En particular, *Toxodon* Owen 1840 presenta mayor DTH y DTF y menor LFU y LMRL que lo observado en ungulados.

Dentro del Suborden Typotheria, las estimaciones de las familias Oldfieldthomasiidae y Archaeopithecidae se basan en las ecuaciones construidas a partir de medidas del material dentario (LMRL, FLML, SUML; Janis, 1990), para las que se obtienen valores similares entre sí.

En la familia Interatheriidae, subfamilia Notopithecinae, las mejores estimaciones se obtienen con las ecuaciones de mamíferos de Roth (1990) construidas a partir de la longitud del húmero (LFH), las construidas para ungulados (Scott, 1990) basadas en LFH y diámetro transversal del húmero (DTH) y aquellas basadas en medidas dentarias de Janis (LMRL, FLML, SUML; 1990). Como ecuación de tipo II se encuentra aquella basada en el diámetro troclear del húmero (DtrH) de ungulados (Scott, 1990). En la subfamilia Interatheriinae, las mejores estimaciones de la masa corporal se obtuvieron a partir de las ecuaciones basadas en DtrH de ungulados (Scott, 1990) y en el área condilar del fémur

(ACF) de carnívoros (Anyonge, 1993). Para cada uno de los géneros se diferencian ecuaciones de tipo I y II, como se detalla en la tabla 2.

Las sobre- y subestimaciones observadas en esta familia indican que, en general, existe una menor longitud del fémur (LFF) y de la ulna (LFU) y mayor desarrollo epicondilar del húmero (DEH) que lo observado en ungulados actuales. En particular para *Miocochilius* Stirton 1953 se encuentra un mayor diámetro transverso del fémur (DTF) y menor longitud de las raíces de los molares inferiores (LMRL) y segundo molar superior (SUML) que lo observado en ungulados actuales y, en comparación con roedores caviomorfos, mayor diámetro anteroposterior del húmero (DAPH) que lo observado. *Protypotherium* Ameghino 1887 presenta mayor diámetro transverso del húmero (DTH) y menor LMRL y SUML que lo observado en ungulados actuales, y mayor DAPH y menor DTF que lo observado en roedores caviomorfos. En *Interatherium* Ameghino 1887 se encuentran mayores dimensiones en las medidas dentarias (LMRL, FLML, SUML) que en ungulados vivos.

En la familia Archaeohyracidae solo se dispone de algunas estimaciones de la masa corporal a partir de las ecuaciones basadas en material dentario (LMRL, FLML, SUML; Janis, 1990) y no pueden hacerse demasiadas apreciaciones.

En la familia Mesotheriidae no se diferencian ecuaciones que tengan alcance para estimar la masa corporal a nivel de familia, aunque sí para cada uno de los géneros en particular, con ecuaciones de tipo I y tipo II, como se detalla en la tabla 2.

Las sobrestimaciones indican que en general los Mesotheriidae presentan un mayor diámetro epicondilar del húmero (DEH) y transverso del fémur (DTF) y menor longitud de la ulna (LFU) que lo observado en ungulados actuales. *Mesotherium* Serres 1867 presenta además un diámetro anteroposterior del húmero (DAPH) mayor que lo observado en ungulados y roedores caviomorfos, y menor longitud (LFF) y diámetro anteroposterior (DAPF) del fémur que lo observado en esos dos grupos de mamíferos actuales. El diámetro transverso del fémur (DTF) es mayor a lo observado en ungulados y menor a lo observado en roedores caviomorfos vivos. *Typotheriopsis* Cabrera y Kraglievich 1931 tiene menor DAPF que lo observado en ungulados actuales y menor área condilar del fémur (ACF) que la observada en carnívoros.

En la familia Hegetotheriidae, subfamilia Hegetotheriinae, las mejores estimaciones a nivel de

familia se obtienen con las ecuaciones construidas a partir de medidas de ungulados actuales de Scott (1990), basadas en el diámetro transverso del húmero (DTH) y anteroposterior del fémur (DAPF). Para cada uno de los géneros de la subfamilia se detectan ecuaciones de tipo I y tipo II, como se detalla en la tabla 2. En la subfamilia Pachyrukhinae, las mejores estimaciones de la masa corporal están dadas por las ecuaciones basadas en la circunferencia del fémur (circF) de mamíferos de Roth (1990) y carnívoros de Anyonge (1993), y las de Scott (1990) basadas en el diámetro transverso del húmero (DTH) y en el diámetro anteroposterior del fémur (DAPF), así como la ecuación basada en el diámetro transverso del fémur (DTF) de roedores caviomorfos (Biknevicius, 1999). En particular para cada género, se detallan las ecuaciones de tipo I y II en la tabla 2.

Las sobre- y subestimaciones muestran que los Hegetotheriidae, en general, tienen menor longitud del fémur (LFF) y de la ulna (LFU), y mayor diámetro epicondilar del húmero (DEH) y fémur (DEF) que lo observado en ungulados actuales y mayor diámetro anteroposterior del húmero (DAPH) a lo observado en roedores caviomorfos. En la subfamilia Hegetotheriinae, *Hegetotherium* Ameghino 1887 presenta mayor DAPH y las medidas dentarias (LMRL, FLML, SUML) menores que lo observado en ungulados actuales. Los Pakyrukhinae presentan mayor DAPH y diámetro transverso del fémur (DTF) y, en general, menores medidas dentarias que lo observado en ungulados actuales.

## Discusión

Si bien no están incluidos todos los géneros de notoungulados presentes en el registro fósil, el intervalo de masa corporal dado por los valores estimados para el orden se encuentra entre 0,57 kg en *Archaeophylus* Ameghino 1897 (Interatheriidae) y 3797 Kg en *Mixotoxodon* Van Frank 1957 (Toxodontidae), lo que refleja la gran diversidad de tamaños corporales que caracteriza al grupo. El orden Notoungulata se presenta como más amplio y variable hacia las formas de menor tamaño que el de los ungulados holárticos vivos (2,5 kg a 4500kg; Nowak, 1999), característica que concuerda además con la mayor diversidad de formas y especializaciones funcionales en el grupo fósil (Elissamburu, 2007).

El menor tamaño corporal se da en las familias Notostylopidae (4,90 kg-11,91 kg), Oldfieldthoma-

siidae (3,98 kg-5,98 kg), Archaeopithecidae (1,75 kg), Interatheriidae (0,57 kg-20,66 kg), Archaeohyracidae (10,8 kg-26,7 kg) y Hegetotheriidae (1 kg-13,14 kg). Las familias Notohippidae (21,8 kg-99,67 kg), Isotemnidae (53,47 kg-351,96 kg) y Mesotheriidae (22,42 kg-408 kg) presentan tamaños intermedios y la familia Homalodotheriidae (1172 kg-1786 kg) tamaños grandes. En las familias Leontiniidae (316,6 kg-1404,4 kg) y Toxodontidae (103,74 kg-3797 kg) hay variación de tamaño de intermedios a grandes, siendo esta última la de mayor variación de masa y la que presenta los taxones de mayor tamaño.

Esta diversidad de tamaños dentro del Orden da una idea de la gran variedad de nichos ecológicos a los que estaba asociado el grupo (Bond *et al.*, 1995), por lo que resulta de suma importancia para interpretar los paleoambientes y paleocomunidades en relación con su hábitat y modo de vida, en particular con la locomoción, dieta y uso de ambientes. Además, esta variedad de nichos ecológicos queda reflejada en la gran diversidad de adaptaciones funcionales del esqueleto apendicular (Elissamburu, 2007). Entre éstas se encuentran formas de pequeño, mediano y gran tamaño, algunas de ellas con las extremidades especializadas para desarrollar velocidad en la locomoción, otras para generar fuerza en funciones locomotoras, soporte del peso o funciones accesorias como en la actividad cavadora, otras con una conformación generalizada, o con especializaciones al salto o graviportales (Elissamburu, 2007). La variedad de ambientes surgidos en América del Sur a lo largo del período de aislamiento geográfico (Alberdi *et al.*, 1995; Pascual & Odreman Rivas, 1971; Pascual *et al.*, 1996) es congruente con la gran diversidad adaptativa propia de los Notoungulata.

En relación con las variaciones en el tamaño corporal surgidas a lo largo del tiempo para cada familia, sobre los géneros estudiados existe una tendencia al incremento de masa en los Interatheriidae (Eoceno Medio-Mioceno Superior), Toxodontidae (Oligoceno tardío-Pleistoceno) y Mesotheriidae Mesotheriinae (Oligoceno tardío-Pleistoceno temprano). Hay una tendencia a la disminución del tamaño corporal en la familia Leontinidae (Oligoceno tardío-Mioceno Medio) y éste se mantiene estable en los Oldfieldthomasiidae (Paleoceno Superior-Eoceno Superior), Isothemniidae (Eoceno Inferior-Oligoceno tardío), Notohippidae (Oligoceno-Mioceno Medio), Homalodotheriidae (Oligoceno tardío-Mioceno Superior) y Hegetothe-

riidae (Oligoceno tardío-Plioceno). Si bien es necesario incluir todos los géneros del orden para tener una apreciación concluyente, la variación de las distintas familias consideradas muestra un panorama interesante al momento de comparar las distintas líneas adaptativas, ecológicas y evolutivas dentro del Orden, tanto desde el punto de vista funcional como asociado a la evolución de paleoambientes.

En relación con las sobre- y subestimaciones, el patrón que se observa para todo el grupo de notoungulados es que, en general, las diferencias más notorias respecto a lo observado en ungulados vivientes (ecuaciones de Scott, 1990) están dadas por el mayor desarrollo epicondilar (DEH) y anteroposterior del húmero (DAPH) y la menor longitud de la ulna (LFU). Estas diferencias responden a una extremidad anterior más robusta y no tan especializada a la locomoción cursorial y al desarrollo de velocidades como se da en ungulados vivientes. Dentro del orden Notoungulata, las extremidades son más generalizadas en comparación con ungulados vivientes y, si bien existen adaptaciones para realizar movimientos veloces en algunos de los integrantes del orden, en varios de los géneros se observan morfologías relacionadas con el desarrollo de fuerza en las extremidades, en asociación con el modo de locomoción y soporte del peso corporal, o con funciones accesorias como la capacidad de cavar o la alimentación (Elissamburu, 2007). Alguno de los géneros especializados en el desarrollo de fuerza en la locomoción o soporte de la masa corporal comprenden a *Thomashuxleya* (Isotemnidae), *Toxodon* (Toxodontidae) e *Interatherium* (Interatheriidae), este último posiblemente desarrollase fuerza en funciones accesorias a las citadas como puede ser la actividad cavadora (Elissamburu, 2007). Entre los Typotheria se ha propuesto además la capacidad de cavar para los mesotéridos (Shockey *et al.*, 2007; Elissamburu, 2007) y los géneros de la familia Hegetotheriidae *Paedotherium* (Elissamburu, 2004; Elissamburu y Vizcaíno, 2005) y *Hemihegetotherium* Rovereto 1914 (Elissamburu, 2007).

En segunda instancia, los diámetros del fémur (DAPF, DTF) suelen ser mayores o menores que lo observado en ungulados y en roedores caviomorfos, respectivamente (ecuaciones de Scott, 1990, y Biknevicius, 1999). Estas diferencias y la variación observada en relación con las medidas citadas, sugieren que no son fiables para considerar en la estimación de masa, sobre todo si son las

únicas medidas disponibles. Dichas variaciones son de esperar debido a las distintas respuestas funcionales que presenta la extremidad posterior al soporte del cuerpo, vinculadas con la masa corporal y con la locomoción. Además, debe considerarse la posible influencia de la filogenia entre los distintos grupos.

En las restantes ecuaciones el comportamiento es variable entre los géneros, pero se puede observar que las ecuaciones de Roth (1990) basadas en mamíferos tienden a dar subestimaciones de la masa corporal con la longitud del húmero (LFH) y fémur (LFF) y sobreestimaciones con la circunferencia del húmero (circH). Las ecuaciones construidas a partir de carnívoros (Anyonge, 1993) tienden a dar valores próximos al intervalo medio, con algunas excepciones que sobreestiman o subestiman la masa corporal. Las ecuaciones basadas en medidas dentarias de ungulados actuales (LMRL, FLML, SUML; Janis, 1990), con algunas excepciones, dadas en general por sobreestimaciones con el segundo molar superior (SUML) para algunos de los géneros estudiados (*Leontinia*, *Rhynchippus*, y géneros de las familias Toxodontidae e Interatheriidae), o con prácticamente todas las medidas dentarias para los casos de *Hegetotherium* y los Pachyrhukhinae, tienden a dar valores comprendidos dentro del intervalo medio. Las estimaciones obtenidas a partir de las ecuaciones de Anderson *et al.* (1985) presentan algunas sobreestimaciones, pero los datos disponibles son escasos como para realizar una comparación dentro de todo el grupo de Notoungulados.

Las diferencias morfológicas entre los Notoungulata y los mamíferos vivientes analizados pueden indicar distintas tendencias evolutivas dentro del orden, en comparación con lo observado en los mamíferos vivientes en general. En relación con los carnívoros, las tendencias de los notoungulados son similares, posiblemente por la amplia diversidad morfológica de ambos grupos. Esta diversidad estaría reflejada en la mayor variabilidad de formas consideradas dentro de la ecuación alométrica, aunque igualmente hay géneros que, en particular, se apartan de lo observado en este grupo de mamíferos actuales. Por último, en relación con las estimaciones basadas en medidas dentarias de ungulados actuales, no todas responden de forma similar. No obstante, si bien pueden estar influenciadas por otro tipo de factores asociados con el hábito alimenticio además de la masa corporal, las ecuaciones basadas en la longitud de las raíces de los

molares inferiores (LMRL) y la del primer molar inferior (FLML) suelen dar valores de estimación próximos al promedio final de cada taxón y, salvo excepciones, tienden a presentar valores bastante estables entre sí. De acuerdo con esto, estas medidas podrían ser de las más adecuadas para hacer una estimación general de la masa corporal en este grupo de mamíferos fósiles si no se dispone de material de postcráneo.

Las estimaciones realizadas por Croft (2000) para algunos de los géneros de notoungulados a partir de medidas dentarias (basadas en su mayoría en el primer molar superior (M1)), son menores que las estimadas aquí, algunas con una diferencia muy notoria, con excepción de la masa de los géneros *Homalostylops* Ameghino 1901, *Oldfieldthomasia* Ameghino 1901, *Prohegetotherium* Ameghino 1897 y *Hegetotherium*, con valores próximos a los obtenidos. Si bien en el presente trabajo no se analiza el uso de ecuaciones alométricas basadas en la morfometría del M1, éste puede ser de utilidad para los géneros referidos, aunque habría que tener precauciones en los demás géneros.

En particular con el género *Toxodon*, el promedio de la masa corporal (1791 kg) es levemente mayor al valor estimado por Fariña *et al.* (1998) sobre la base de 58 ecuaciones alométricas que incluían medidas craneales, dentarias y de postcráneo (media aritmética: 1642 kg, desvío estándar: 1347 kg), y mayor al estimado por Jerison (1973) y Fariña & Álvarez (1994) sobre la base de modelos a escala (1100 kg). Fariña *et al.* (1998) observaron que las medidas correspondientes al esqueleto apendicular tendían a dar valores más elevados, mientras que las craneodentales daban valores bajos, con un intervalo total entre 213 kg y 6795 kg. Igualmente, en ese caso se utilizaron todos los valores de estimación para obtener el promedio final y no se seleccionaron las mejores ecuaciones predictivas, por lo que la diferencia en la estimación con relación a este trabajo puede ser debida principalmente al desvío generado por las sobre- y subestimaciones presentes en la muestra (como puede observarse dado el amplio intervalo de variación -6582kg- en los valores estimados).

En el caso particular de *Paedotherium*, en comparación con las estimaciones previas (Elissamburu, 2004), si bien el método de selección de estimadores es distinto, la masa estimada es similar y se mantiene la importancia de las ecuaciones basadas en el diámetro transversal del fémur (DTF) en roedores (Biknevicius, 1999) y en la longitud (LFH) y

diámetro transverso del húmero (DTH) en ungulados (Scott, 1990). En el caso particular del DTF, se diferencia su mayor eficacia para estimar la masa corporal de *P. typicum* Ameghino 1887. Para ambas especies se incorporan además nuevos estimadores (como se detalla en la tabla 2).

## Conclusión

Puede observarse que no todas las medidas morfométricas, tanto dentarias como de postcráneo, tienen el mismo comportamiento que lo esperado en mamíferos vivos y es necesario un estudio expeditivo de las mismas previo a la selección de estimadores de masa en grupos de mamíferos fósiles, principalmente en los que no tienen representantes vivos. Por otro lado, es recomendable el uso de más de un estimador de masa al momento de calcular la masa corporal de un mamífero fósil.

El método elegido mostró ser efectivo en la selección de las ecuaciones alométricas que generan mejores estimaciones de la masa corporal, por lo que se recomienda aplicarlo para evitar las sobre- o subestimaciones en los casos en que no se dispone de contrapartes actuales como punto de comparación.

Para cada familia y taxón en particular de notoungulados se obtuvo un grupo de ecuaciones que resultan ser las más apropiadas para estimar la masa corporal de los géneros fósiles representados, ya que se trata de las ecuaciones que dan los valores más probables de masa corporal para cada género.

A nivel de Orden, las ecuaciones que mantienen su eficacia para la mayoría de los géneros considerados son las basadas en el diámetro troclear del húmero (DtrH) (Scott, 1990) y en la longitud del primer molar inferior (FLML) (Janis, 1990). Además, para el suborden Toxodontia es útil aquella basada en el área condilar del fémur (ACF) (Anyonge, 1993) y para el suborden Typotheria aquella basada en la circunferencia del fémur (circF) (Anyonge, 1993). De acuerdo con esto, es recomendable el uso de estas ecuaciones en los taxones que no están incluidos en el presente estudio (sumadas a las correspondientes a la familia), si no es posible realizar previamente el análisis expeditivo de selección de estimadores.

El intervalo de masa corporal dado por los valores estimados para el orden se ubica entre 0,57 kg en *Archaeophylus* (Interatheriidae) y 3797 Kg en *Mixotoxodon* (Toxodontidae), lo que refleja la

gran diversidad de tamaños corporales que caracteriza al grupo; concordante con la gran variación funcional presente en el mismo. Sumado a esto, las variaciones ocurridas a lo largo del tiempo en el tamaño corporal presentan distintas tendencias en cada familia, lo que hace que sea un grupo de gran interés en los estudios evolutivos y paleoecológicos en relación con la ocupación de nichos ecológicos y evolución de paleocomunidades y paleoambientes.

En comparación con los ungulados holárticos, las sobre- y subestimaciones dan cuenta de algunos caracteres que se comportan de forma distinta. En particular, el desarrollo epicondilar (DEH) y antero-posterior del húmero (DAPH) y la longitud de la ulna (LFU), parecen ser caracteres con una historia evolutiva diferente y asociados a una funcionalidad propia de la extremidad anterior dentro del orden de ungulados nativos sudamericanos. Respecto a la masa corporal, los notoungulados presentan un intervalo más amplio y variable hacia las formas de menor tamaño que el de los ungulados holárticos vivos. Esta característica concuerda además con la mayor diversidad de formas y especializaciones funcionales en el grupo fósil.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Luciano De Santis por el apoyo académico, personal y la lectura del manuscrito. A Fernando Momo por sus comentarios. A Darin Croft y Esperanza Cerdeño por los constructivos comentarios sobre el trabajo. A los revisores Ada Czerwonogora y María Teresa Alberdi. A Alejandro Dondas (Museo de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia), Alejandro Kramarz (Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia), Marcelo Reguero (Museo de Ciencias Naturales de La Plata), Jin Meng y Susan Bell (American Museum of Natural History), William F. Simpson (Field Museum of Natural History), y a Daniel Brinkman (Yale Peabody Museum of Natural History), por el acceso a las respectivas colecciones. CONICET Argentina y el AMNH de New York (Study Grant) financiaron el trabajo.

## Referencias

- Alberdi, M.T.; Ortiz Jaureguizar, E. & Prado, J.L. (1995). Evolución de las comunidades de mamíferos continentales del Cenozoico Superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista Española de Paleontología*, 10: 30-36.
- Alexander, R. McNeill. (2000). Hovering and Jumping: Contrasting Problems in Scaling. In: *Scaling in Biology* (Brown, J.H. & West, G., eds.). Oxford University Press, Inc. Oxford, New York, 352 pp.

- Alston, E. (1876). On the classification of the order Glires. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 61-98.
- Ameghino, F. (1882). Catálogo de las colecciones de antropología prehistórica y paleontología de Florentino Ameghino, partido de Mercedes. En: *Catálogo de la selección de la provincia de Buenos Aires (Rep. Argentina)*. Exposición Continental Sudamericana, Anexo A: 35-42.
- Ameghino, F. (1887). Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos Eocenos de Patagonia Austral. *Boletín del Museo de La Plata*, 1: 1-26.
- Ameghino, F. (1894). Sur les ungulés fossiles de l'Argentine. *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Aires*, 2: 193-303.
- Ameghino, F. (1895). Sur les oiseaux fossils de patagonie et le faune mammalogique des couches á *Pyrotherium*. Première contribution á la connaissance de la faune mammalogique des couches á *Pyrotherium*. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*, 15: 603-660.
- Ameghino, F. (1897). Mamifères Crétacés de l'Argentine. Deuxième contribution á la connaissance de la faune mammalogique des couches á *Pyrotherium*. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*, 18: 351-521.
- Ameghino, F. (1901). Notices preliminaries sur des ongulés nouveaux des terrains Crétacés de patagonie. *Boletín Academia Nacional de Ciencias*, Córdoba, 16: 349-426.
- Anderson, J.F.; Hall-Martin, A. & Russell, D.A. (1985). Long bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs. *Journal of Zoology*, London, 207: 53-61. doi:10.1111/j.1469-7998.1985.tb04915.x
- Anyonge, W. (1993). Body mass in large extant and extinct carnivores. *Journal of Zoology*, London, 231: 339-350. doi:10.1111/j.1469-7998.1993.tb01922.x
- Begon, M.; Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1995). *Ecology: Individuals, Populations and communities*. Ed. S.A., Barcelona, España, 890 pp.
- Biewener, A. (1982). Bone strength in small mammals and bipedal birds: do safety factors change with body size? *Journal of experimental Biology*, 98: 289-301.
- Biewener, A. (2000). Scaling of Terrestrial Support: Differing Solutions to Mechanical Constraints of Size. In: *Scaling in Biology* (Brown, J.H. & West, G., eds.). Oxford University Press, Inc. Oxford, New York, 352 pp.
- Biknevicius, A.R. (1999). Body mass estimation in armoured mammals: cautions and encouragements for the use of parameters from the appendicular skeleton. *Journal of Zoology*, London, 248: 179-187. doi:10.1111/j.1469-7998.1999.tb01194.x
- Biknevicius, A.R.; NcFarmane, D.A. & MacPhee, R.D.E. (1993). Body size in *Amblyrhiza inundata* (Rodentia: Caviomorpha), an Extinct Megafaunal Rodent from the Anguilla Bank, West Indies: Estimates and Implications. *American Museum Novitates*, 3079: 1-25.
- Bond, M., Cerdeño, E. & López, G. (1995). Ungulados nativos de América del Sur. In: *Evolución Biológica y Climática de la región Pampeana durante los últimos Cinco Millones de Años*. (Alberdi, M.T., Leone, G. & Tonni, E.P., eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 257-275.
- Brown, J.H. & West, G.B. (2000). *Scaling in Biology*. Oxford University Press, Inc. Oxford, New York, 352 pp.
- Brown, J.H.; West, G.B. & Enquist, B.J. (2000). Scaling in biology: Patterns and Processes, Causes and Consequences. In: *Scaling in Biology* (Brown, J.H. & West, G., eds.). Oxford University Press, Inc. Oxford, New York, 1-24.
- Burmeister, G. (1888). Relación de un viaje a la gobernación del Chubut. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 3: 179.
- Cabrera, A. & Kraglievich, L. (1931). Diagnoses previas de los ungulados fósiles del Arroyo Chasicó. *Notas del Museo de La Plata*, 1: 107-113.
- Cifelli, R.L. (1993). The Phylogeny of the Native South American Ungulates. In: *Mammal Phylogeny* (Szalay, F.S., Novacek, M.J. & McKenna, M.C., eds.). Springer Verlag, New York, 195-216.
- Croft, D.A. (2000). Archaeohyracidae (Mammalia: Notoungulata) from the Tinguiririca fauna, central Chile, and the evolution and paleoecology of South American mammalian herbivores. PhD Dissertation, University of Chicago, Chicago, 311 pp.
- Croft, D.A. (2001). Cenozoic environmental change in South America as indicated by mammalian body size distributions (cenograms). *Diversity and Distributions*, 7: 271-287. doi:10.1046/j.1366-9516.2001.00117.x
- Croft, D.A. & Anderson, L.C. (2008). Locomotion in the extinct Notoungulate *Protypotherium*. *Paleontologia Electronica*, 11: 1-20.
- Croft, D.A., Radic, J.P., Zurita, E., Charrier, R., Flynn, J.J. & Wyss, A.R. (2003). A Miocene toxodontid (Mammalia Notoungulata) from the sedimentary series of the Cura-Mallín Formation, Lonquimay, Chile. *Revista Geológica de Chile*, 30: 284-298.
- Croft, D.A.; Flynn, J.J. & Wyss, A.R. (2004). Notoungulata and Litopterna of the early Miocene Chucal Fauna, northern Chile. *Fieldiana: Geology*, 50: 1-52.
- Damuth, J. (1990). Problems in estimating body masses of archaic ungulates using dental measurements. In: *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications* (Damuth, J. & MacFadden, B.J., eds.). Cambridge University Press, Cambridge, 229-253.
- Elissamburu, A. (2004). Análisis morfométrico y morfofuncional del esqueleto apendicular de *Paedotherium* (Mammalia, Notoungulata). *Ameghiniana*, 41: 363-380.
- Elissamburu, A. & Vizcaíno, S.F. (2005). Diferenciación morfológica del húmero y fémur de las especies de *Paedotherium* (Mammalia, Notoungulata) del Plioceno y Pleistoceno temprano. *Ameghiniana*, 42: 159-166.
- Elissamburu, A. (2007). *Estudio Biomecánico del Aparato Locomotor de Ungulados Nativos Sudamericanos (Notoungulata)*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de la Plata, 436 pp.

- Fariña, R.A. & Álvarez, F. (1994). La postura de *Toxodon*: una nueva reconstrucción. *Acta Geológica Leopoldensia*, 39: 565-571.
- Fariña, R.A.; Vizcaíno, S.F. & Bargo, M.S. (1998). Body mass estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical*, 5: 87-108.
- Flower, W.H. (1873-1874). On a Newly Discovered Extinct Ungulate Mammal from Patagonia, *Homalodontotherium Cunninghamsi*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 164: 173-182. doi:10.1098/rstl.1874.0006
- Fortelius, M. (1990). Problems with using fossil teeth to estimate body sizes of extinct mammals. In: *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications* (Damuth, J. & Mac.Fadden, B.J., eds.). Cambridge University Press, 207-253.
- Gervais, F.L.P. (1847). Observations sur les mammifères fossiles du midi de la France. Deuxième partie. *Annales des Sciences Naturelles*, 8: 203-224.
- Gregory, W.K. (1910). The orders of mammals. *Bulletin American Museum of Natural History*, 27: 1-524.
- Janis, C.M. (1990). Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids. In: *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications* (Damuth, J. & Mac.Fadden, B.J., eds.). Cambridge University Press, 255-299.
- Jerison, H.J. (1973). *The evolution of the brain and intelligence*. Academic Press, New York, 482 pp.
- Kay, R.F.; Madden, R.H.; Cifelli, R.L. & Flynn, J.J. (ed.) (1997). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: the Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, 592 pp.
- Kleiber, M. (1961). *The Fire of Life. An Introduction to Animal Energetics*. New York, Wiley, 454 pp.
- Linnaeus, C. (1758). *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decima, reformata. Holmiae, Laurentii Salvii.
- Loomis, F.B. (1914). *The Deseado Formation of Patagonia*. The Rumford Press, Concord, 232 pp.
- Nasif, N.L., Musalem, S. & Cerdeño, E. (2000). A new Toxodont from the late Miocene of Catamarca, Argentina, and a Phylogenetic analysis of the Toxodontidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20: 591-600. doi:10.1671/0272-4634(2000)020[0591:ANTFTL]2.0.CO;2
- Nowak, R.M. (1999). *Walker's Mammals of the World*. Sixth Edition, Vol. II, The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2015 pp.
- Owen, R. (1840). The zoology of the II. M. S. Beagle, under command of capitán Fitzroy, R.N., during the years 1832 to 1836. Fossil mammalian, Elder and Company, London, 111 pp.
- Owen, R. (1846). Notices of some fossil mamalia of South America. *British association for the advancement of Science*, 16: 65-67.
- Paula Couto, C. (1979). *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciencias, Río de Janeiro, 590 pp.
- Pascual, R. & Odreman Rivas, O.E. (1971). Evolución de las comunidades del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana*, 8: 372-412.
- Pascual, R.; Ortiz Jaureguizar, E. & Prado, J.L. (1996). Land Mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. *Müncher Geowiss*, 30: 265-319.
- Reguero, M.A. & Castro, P.V. (2004). Un nuevo Trachytheriinae (Mammalia, Notoungulata) del Deseado (Oligoceno tardío) de la Patagonia, Argentina: implicancias en la filogenia, biogeografía y bioestratigrafía de los Mesotheriidae. *Revista Geológica de Chile*, 31: 45-64.
- Reguero, M.A., Ubilla, M. & Perea, D. (2003). A new species of Eopachyrucos (Mammalia, Notoungulata, Interatheriidae) from the Late Oligocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23: 445-457. doi:10.1671/0272-4634(2003)023[0445:ANSOEM]2.0.CO;2
- Roth, S. (1903). Noticias preliminares sobre nuevos mamíferos fósiles del Cretácico Superior y Terciario Inferior de la Patagonia. *Revista del Museo de La Plata*, 11: 1-26.
- Roth, V.L. (1990). Insular dwarf elephants: a case study in body mass estimation and ecological inference. In: *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications* (Damuth, J. & Mac.Fadden, B.J., eds.). Cambridge University Press, 151-205.
- Rovereto, C. (1914). Los estratos Araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, 25: 1-247.
- Ruff, C.B. (1987). Structural allometry of the femur and tibia in Hominoidea and *Macaca*. *Folia Primatologica*, 48: 9-49. doi:10.1159/000156283
- Ruff, C.B. (1988). Hind limb articular surface allometry in Hominoidea and *Macaca*, with comparison to diaphyseal scaling. *Journal of Human Evolution*, 17: 687-714. doi:10.1016/0047-2484(88)90025-5
- Ruff, C.B. (1989). New approaches to structural evolution of limbs bones in primates. *Folia Primatologica*, 53: 142-159. doi:10.1159/000156413
- Ruff, C.B.; Walker, A.C. & Teaford, M.F. (1989). Body mass, sexual dimorphism and femoral proportions of *Proconsul* from Rusinga and Mfangano Islands, Kenya. *Journal of Human Evolution*, 18: 515-536. doi:10.1016/0047-2484(89)90016-X
- Schmidt-Nielsen, K. (1993). *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge University Press, New York, 241 pp.
- Scott, K.M. (1990). Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. In: *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications* (Damuth, J. & Mac.Fadden, B.J., eds.). Cambridge University Press, 301-335.
- Serres, M. (1867). De l'ostéographie du *Mesotherium* et de ses affinités zoologiques. *Comptes Rendus*, 65/66.
- Shaffler, M.B.; Burr, D.B.; Jungers, W.L. & Ruff, C.B. (1985). Structural and mechanical indicators of limb

- specialization in primates. *Folia Primatologica*, 45: 61-75. doi:10.1159/000156218
- Shockey, B.J. (1997). Two new Notoungulates (family Notohippidae) from the Salla beds of Bolivia (Desaadán: Late Oligocene): systematics and functional morphology. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17: 584-599. doi:10.1080/02724634.1997.10011005
- Shockey, B.J.; Croft, D.A. & Anaya, F. (2007). Analysis of function in the absence of extant functional analogs: a case study using mesotheriid notoungulates. *Paleobiology*, 33: 227-247. doi:10.1666/05052.1
- Simpson, G.G. (1934). A new notoungulate from the early Tertiary of Patagonia. *American Museum Novitates*, 735: 1-3.
- Simpson, G.G. (1945). The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85: 1-350.
- Stirton, R.A. (1953). A new genus of Interatheres from the Miocene of Colombia. *Publications in Geological Sciences*, University of California, 29: 265-348.
- Van Frank, R. (1957). A fósil collection from Northern Venezuela. I. Toxodontidae (Mammalia: Notoungulata). *American Museum Novitates*, 1850: 1-38.
- Villarroel, C. & Danis, J.C. (1997). A new leontiniid notoungulate. In: *The Miocene Fauna of La Venta, Colombia* (Kay, R., Madden, R., Cifelli R. & Flynn J., eds.). Washington and London, Smithsonian Institution press, 303-318.
- Zar, J.H. (1984). *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, INC., Englewood Cliffs, New Jersey, 718 pp.

Recibido el 7 de junio de 2010

Aceptado el 2 de febrero de 2011

Publicado online el 7 de septiembre de 2011