

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

REVISTA DEL MUSEO DE LA PLATA
(NUEVA SERIE)

TOMO IX

1992

Paleontología 57

ORIENTACION DE LAS CRESTAS CORTANTES EN EL MOLAR TRIBOSFENICO. SUS IMPLICANCIAS FUNCIONALES EN DIDELFOIDEOS (MARSUPIALIA) FOSILES Y VIVIENTES

FRANCISCO J. GOIN¹, † CARLOS VELAZQUEZ²
y ORLANDO SCAGLIA²

RESUMEN

Se compararon parámetros angulares indicativos de la disposición espacial de las crestas cortantes de los molares superiores (metacristas) e inferiores (paracrístidas) de algunos didelfoideos sudamericanos, con datos conocidos sobre sus hábitos alimentarios. Se analizaron ejemplares de las especies vivientes *Didelphis albiventris* Lund, *Lutreolina crassicaudata* (Desmarest), y *Monodelphis dimidiata* (Wagner), así como también especímenes fósiles asignables a *Thylatheridium cristatum* Reig y *Sparassocynus* Mercerat. (1) Los valores angulares de las crestas cortantes superiores (AS) e inferiores (AI) son relativamente constantes y característicos de cada una de las especies analizadas. (2) Dichos valores son más bajos en las formas carnívoras que en las insectívoras y omnívoras. (3) Por motivos no completamente esclarecidos, los registros de Alm1 de los Didelphoidea estudiados muestran una llamativa variabilidad. (4) Todos los valores de AI y AS tienden a aumentar desde los primeros hasta los últimos molares, si bien la amplitud de dicho aumento depende de los distintos tipos adaptativos: es mayor en los insectívoros y menor en los carnívoros y omnívoros. (5) Se comprobó una clara asimetría bilateral en los valores de AI y AS en todos los didelfoideos estudiados: por lo general, los AI y AS izquierdos son mayores que los derechos. (6) En los ejemplares analizados de *Monodelphis dimidiata* se comprobó que los AI y AS no muestran variaciones significativas entre machos y hembras, aunque sí lo hacen (sobre todo en los Alm1) en función del peso de dichos especímenes. (7) Por último, las relaciones oclusales entre las crestas cortantes superiores e inferiores de los molares de *M. dimidiata* muestran un más ajustado "efecto tijera" en los individuos adultos que en los juveniles, lo cual parece corresponderse con cambios en los hábitos alimentarios de esta especie durante la ontogenia -más insectívoros en los juveniles y más carnívoros en los adultos-.

Palabras clave: Marsupialia. Didelphoidea. Hábitos alimentarios. Anatomía funcional.

ABSTRACT

SHEARING GREST ORIENTATION IN THE TRIBOSPHENIC MOLAR. ITS FUNCTIONAL IMPLICANCES IN LIVING AND FOSSIL DIDELPHOIDEA (MARSUPIALIA). Angles indicative of the spatial orientation of upper and lower shearing crests of several South American Didelphoidea were

(1) Museo de Ciencias Naturales de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata. Investigador CONICET; (2) Museo de Ciencias Naturales de Mar del Plata, Plaza España, (7600) Mar del Plata

compared. Living species included in this study were: *Didelphis albiventris* Lund, *Lutreolina crassicaudata* (Desmarest) and *Monodelphis dimidiata* (Wagner). Fossil remains assigned to *Thylatheridium cristatum* Reig and *Sparassocynus* Mercerat were also studied. (1) Angles indicating the spatial orientation of metacristae (AS) and paracristids (AI) are relatively constant and characteristic of each of the studied species. (2) Angles are larger in insectivore and omnivore than in carnivore forms. (3) Results of AI_{m1} in all Didelphoidea show a notable variability. (4) All AI and AS increase their amplitudes from first to last molars, although these values are variable among the different adaptive tendencies shown by the studied Didelphoidea: they are larger in insectivores and smaller in carnivores and omnivores. (5) A clear bilateral asymmetry was observed in the orientation of crests: in general, left AI and AS are than right ones. (6) The studied specimens of *Monodelphis dimidiata* showed no correlation between males and females in their AI and AS, but significant variations related to their weights. (7) Occlusal relationships between upper and lower shearing crests of *M. dimidiata* show an enhanced "scissors effect" among adult specimens as compared to juveniles. This seems to coincide with changes in the feeding habits of this species during its ontogeny -more insectivore in juveniles and more carnivore in adults-.

INTRODUCCION

La batería molar de las "comadrejas" (Marsupialia, Didelphoidea) fósiles y vivientes está constituida por una misma estructura básica repetida serialmente. Dicha estructura, el molar tribosfénico, probablemente alcanzó su completo desarrollo evolutivo hacia el Cretácico temprano, entre los mamíferos Theria de grado Metatheria-Eutheria (Bown y Kraus, 1979). Su persistencia con pocas modificaciones en numerosas líneas de mamíferos cenozoicos-incluyendo actuales, como todos los marsupiales sudamericanos vivientes-prueba su extraordinario valor adaptativo. Ello es en parte debido a su carácter generalizado y de uso múltiple en el tratamiento de alimentos de distintas consistencias.

El contacto oclusal entre las crestas cortantes (o "sectoriales"), las metacristas y las paracristidas (Fig.1), constituye una -si bien muy importante- entre varias áreas de contacto de los molares tribosfénicos superiores e inferiores durante la oclusión (véase Crompton y Hiiemae, 1969, 1970). Durante el desarrollo de una secuencia masticatoria, los primeros ciclos masticatorios actúan con los molares punzando y moliendo sin que ocurra una verdadera intercuspidación o contacto entre crestas antagónicas; la degradación inicial del alimento corre por cuenta de las cúspides y de la acción moledora de los protoconos de los molares superiores contra los talónidos de los inferiores. En la medida que el alimento se fracciona en tamaños cada vez más pequeños, las relaciones intercuspidales se incrementan, permitiendo los complejos contactos oclusivos entre las crestas de los molares antagónicos. Es en estos ciclos masticatorios donde las relaciones de contacto entre paracristidas y metacristas -que tienen lugar durante la "fase oclusal" (Hiiemae, 1978: 365, Tabla II)- permiten un fraccionamiento más minucioso del alimento, provocando comúnmente el desarrollo de facetas de desgaste en sus superficies de oclusión.

La tendencia a la modificación de la primitiva estructura molar tribosfénica ha sido registrada repetidas veces en la historia de los marsupiales. Los cambios en el tamaño relativo y orientación espacial de las metacristas y paracristidas no constituyen una excepción, y se asocian a distintas especializaciones en los hábitos alimentarios. El conocimiento de estas variaciones y de su significado funcional permite inferir probables hábitos alimentarios en taxones fósiles. Sin embargo, la falta de datos sobre la variabilidad intra- e interespecífica en las denticiones de las comadrejas fósiles y actuales limita este tipo de consideraciones, provocando muchas veces distorsiones en el análisis comparativo.

En este trabajo se realizó un análisis cuantitativo preliminar sobre la disposición espacial de las metacristas y paracristidas de algunos Didelphoidea fósiles y vivientes. El objetivo del mismo fue comparar dicha disposición espacial entre didélfidos vivientes que representan distintas tendencias en sus hábitos alimentarios. En consecuencia, fueron examinadas las dentaduras de una serie de especímenes de *Didelphis albiventris* Lund -de hábitos básicamente omnívoros-, *Lutreolina crassicaudata* (Desmarest) -predominantemente carnívoros-, y de *Monodelphis dimidiata* (Wagner) -predominantemente insectívoros-. Por otra parte, se cotejaron los valores obtenidos en una de las especies estudiadas (*M. dimidiata*) con datos cuantitativos sobre el sexo y peso de más de un centenar de ejemplares. Por último, se compararon estos resultados con los valores obtenidos en dos taxones de Didelphoidea fósiles del Cenozoico tardío de la Región Pampeana: *Thylatheridium*, Reig y *Sparassocynus*, Mercerat. (ver Láminas I y II al final del trabajo).

La aplicación de parámetros angulares como instrumentos cuantitativos en la inferencia funcional masticatoria no es nueva. Ya en 1953, Crusafont Pairó y Truylols Santonja definían un módulo angular (el ángulo α) que relacionaba entre sí la altura del protocónido con la longitud del talónido en los ml de los carnívoros fisipedios. En este mismo trabajo, ambos autores (op.cit.:228) acuñaron el término Masterometría, "...destinada a esta clase de expresiones ponderales del proceso de masticación que rehúyan las interpretaciones subjetivas".

Abreviaturas más usadas.

MLP: Museo de Ciencias Naturales de La Plata; **MMP:** Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata; **m1, m2, m3 y m4:** molares inferiores; **M1, M2 y M3:** molares superiores; **AI:** ángulos inferiores; **AS:** ángulos superiores; \bar{X} : media; S^2 : varianza; **S:** desviación standard; **CV:** coeficiente de variabilidad; S_x : error standard; **L1 y L2:** límites de confianza para la media poblacional (95 %); **N:** tamaño de la muestra.

Sobre la nomenclatura dentaria utilizada en este trabajo, véase Goin (1991).

METODOLOGIA EMPLEADA

A los efectos de determinar la orientación de las crestas cortantes de los didelfoideos estudiados, se midieron ángulos que representan la posición, en vista oclusiva, de dichas crestas en los dientes superiores e inferiores con respecto al eje dentario (Fig.1). Estos ángulos (o parámetros goniométricos) fueron medidos en ejemplares de *Didelphis albiventris*, *Lutreolina crassicaudata*, *Monodelphis dimidiata*, *Thylamys* (= "Marmosa") *pusillus*, y varios especímenes fósiles asignables a *Thylatheridium cristatum* y *Sparassocynus* sp. Fueron obtenidos alrededor de 2.200 valores angulares sobre un total de 194 especímenes, los cuales se tabularon para su posterior análisis estadístico. Se establecieron los siguientes estadísticos básicos para cada uno de los taxones analizados: media (\bar{X}), varianza (S^2), desviación standard (S), coeficiente de variabilidad (CV), error standard (S_x) y los límites de confianza L1 y L2 para la media poblacional (o paramétrica), con una probabilidad del 95 % (Tabla I). Parte de los resultados obtenidos se expresan gráficamente en las Figs. 2 y 3. En las Tablas II, III y IV se expresan algunos resultados del análisis comparativo entre los valores de AI y AS y aquéllos conocidos sobre sexo y peso de los especímenes de *Monodelphis dimidiata*.

Los ángulos medidos representan la posición, en vista oclusiva, de las crestas cortantes de los molares superiores (M1-3, ángulos AS) e inferiores (m1-4, ángulos AI) con respecto al eje dentario. Este último se representó como la línea de unión de las puntas de los metaconos (en los molares superiores) y de los protocónidos (en los inferiores). Las crestas fueron idealizadas mediante líneas que unen, en los molares superiores, el metacono y el vértice posterolabial de cada uno de los M1-3 (el M4, al carecer de metacrista, no fue considerado) y, en los molares inferiores, las cúspides del paracónido y el protocónido (ver Fig.1). Previamente, fueron desechados del análisis aquellos individuos que mostraban un pronunciado desgaste en las coronas de sus molares, dado que esto no permite la correcta visualización de las cúspides bajo estudio. Para la obtención de los ángulos AI y AS fueron utilizados dos procedimientos básicos: (a) en los ejemplares de mayor tamaño -como aquéllos de las especies *Lutreolina crassicaudata* y *Didelphis albiventris*- se proyectó una imagen ampliada de las series dentarias en las cuales se habían marcado las cúspides involucradas en los ángulos a medir. El marcado de las mismas se realizó con tinta blanca o negra según el tono claro u oscuro de los dientes, con el fin de obtener una mejor visualización. Para la obtención de una imagen ampliada de los molares, se utilizó una cámara fotográfica con aditivos para macrofotografía. Las series dentarias se dispusieron con sus caras oclusivas frente a la cámara, y su control se realizó a través de la misma. Sobre el plano focal se colocaron tiras de papel transparente sobre las cuales se puntearon las imágenes marcadas de los vértices de las cúspides. En base a la proyección de tales puntos se obtuvieron los ángulos AI y AS de cada uno de los molares superiores e inferiores de los ejemplares analizados. (b) En cuanto a los especímenes más pequeños, como *Monodelphis dimidiata* y *Thylamys pusillus*, las observaciones fueron realizadas por medio de una lupa binocular provista de cámara clara, por medio de la cual se proyectaron sobre un papel los puntos intervinientes en la elaboración de los ángulos.

Los ejemplares medidos pertenecen a las colecciones del Museo de La Plata (División Zoología Vertebrados y División Paleontología Vertebrados) y del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata.

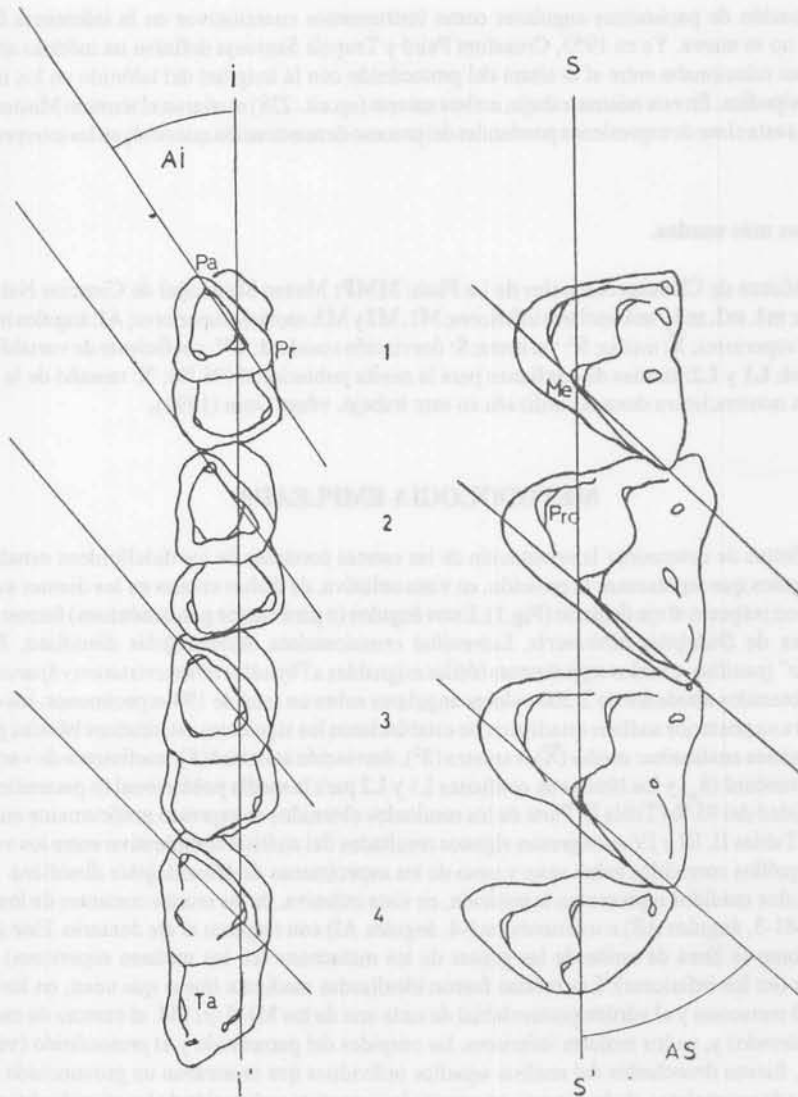


FIG. 1 - Representación de los ángulos AI y AS en los molares inferiores (izquierda) y superiores (derecha) en *Didelphis albiventris*. 1, 2, 3 y 4: series molares m1-4 (izquierda) y M1-4 (derecha) en vista oclusal; I-I': eje dentario inferior; S-S': eje dentario superior; AI: ángulo inferior; AS: ángulo superior; Pa: paracono; Pr: protocono; Ta: talónido; Me: metacono; Pro: protocono.

RESULTADOS

(1) Los valores AI y AS son relativamente constantes y característicos de cada una de las especies analizadas. La orientación de las crestas cortantes de los Didelphoidea no es de ningún modo aleatoria, sino que tiende a orientarse en torno a valores promedio característicos de cada uno de los taxones analizados. Como era de esperar, los valores angulares más bajos se corresponden con aquellos taxones de hábitos alimentarios más carnívoros. (Fig. 2).

(2) La mayor variabilidad en los parámetros goniométricos se registra en los Alm1.

Si se consideran los coeficientes de variabilidad exhibidos por el conjunto de las especies analizadas se observa que, en promedio, los m1 presentan CV cercanos al 20% (Tabla I). Por el contrario, los CV del resto de los molares (superiores e inferiores) arrojan valores por lo general cercanos al 10%.

TABLA I: Estadísticas principales resultantes del análisis de los AI y AS de *Lutreolina crassicaudata*, *Didelphis albiventris*, *Monodelphis dimidiata*, *Thylamys pusillus*, *Sparassocynus* sp. y *Thylatheridium cristatum*. N: número muestral; \bar{X} media; S^2 : varianza; S: desviación standard; CV: coeficiente de variabilidad; S_x : error standard; L1 y L2: límites de confianza para la media poblacional (95 % de probabilidad); i: promedio de los valores angulares izquierdos; d: promedio de los valores derechos; (*) promedios totales.

TAXON		INFERIORES				SUPERIORES				
		1	2	3	4	1	2	3		
<i>Lutreolina crassicaudata</i>	N	27	29	29	23	35	35	36		
	\bar{X}	*	30.5	34.2	40.5	43.0	37.7	41.0	45.2	
		i	31.1	35.8	41.7	45.5	37.5	40.6	45.2	
	S^2	d	29.8	32.8	39.2	41.2	37.9	41.4	45.4	
		*	23.0	19.6	17.5	22.1	22.3	14.9	16.7	
	S	i	21.0	23.9	12.8	24.5	17.3	15.9	20.8	
		d	26.3	12.4	20.5	13.3	28.3	14.4	13.5	
	CV	*	4.8	4.4	4.2	4.7	4.7	3.9	4.1	
		i	4.6	4.9	3.6	4.9	4.2	4.0	4.6	
	S_x	d	5.1	3.5	4.5	3.6	5.3	3.8	3.7	
		*	15.7	12.9	10.3	10.9	12.5	9.4	9.0	
	L1	i	14.7	13.6	8.6	10.8	11.1	9.8	10.1	
d		17.2	10.7	11.5	8.8	14.0	9.1	8.1		
L2	*	0.92	0.81	0.78	0.98	0.79	0.65	0.68		
<i>Didelphis albiventris</i>	N	32	34	37	36	41	41	42		
	\bar{X}	*	41.4	42.9	45.0	45.5	43.2	46.7	50.5	
		i	41.2	43.3	45.6	46.8	42.2	45.8	50.3	
	S^2	d	41.6	42.6	44.5	44.2	44.3	47.8	50.7	
		*	32.4	16.2	19.0	20.2	24.1	13.7	15.2	
	S	i	42.5	13.5	30.1	20.4	26.6	14.2	7.3	
		d	24.4	20.1	8.9	17.4	20.4	11.8	23.8	
	CV	*	5.7	4.0	4.4	4.5	4.9	3.7	3.9	
		i	6.5	3.7	5.5	4.5	5.2	3.8	2.7	
	S_x	d	4.9	4.5	3.0	4.2	4.5	3.4	4.9	
		*	13.7	9.4	9.7	9.9	11.3	7.9	7.7	
	L1	i	15.8	8.5	12.0	9.6	12.2	8.2	5.4	
d		11.8	10.5	6.7	9.4	10.2	7.2	9.6		
L2	*	1.0	0.68	0.72	0.75	0.76	0.57	0.60		
<i>Monodelphis dimidiata</i>	N	210	209	210	188	197	197	197		
	\bar{X}	*	29.3	39.7	45.2	49.1	48.7	52.8	55.9	
		i	33.0	42.2	47.7	50.9	50.0	54.5	58.3	
	S^2	d	27.0	37.9	44.0	47.2	47.2	51.5	55.2	
		*	81.9	30.2	54.6	23.2	12.7	49.1	60.6	
	S	i	47.5	10.5	10.6	16.5	9.0	8.9	11.6	
		d	47.5	20.5	12.6	18.9	11.7	9.9	12.1	
	CV	*	9.0	5.5	7.4	4.8	3.5	7.0	7.8	
		i	6.9	3.2	3.2	4.7	3.0	3.0	3.4	
	S_x	d	7.5	4.5	3.5	4.3	3.3	3.1	3.5	
		*	30.7	13.8	16.3	9.7	7.1	13.2	13.9	
	L1	i	20.8	7.6	6.8	7.9	5.9	5.5	5.8	
d		27.7	11.9	8.0	9.0	7.0	6.1	6.2		
L2	*	0.62	0.38	0.54	0.35	0.24	0.49	0.55		
<i>Thylamys pusillus</i>	N	19	20	20	20	20	20	20		
	\bar{X}	*	32.7	40.2	44.9	48.4	43.9	49.5	54.9	
		i	35.0	42.3	46.1	50.3	45.9	51.2	55.7	
	S^2	d	30.6	38.2	43.8	46.5	42.0	47.9	54.1	
		*	34.8	17.1	16.3	19.9	20.5	14.9	19.9	
	S	i	5.9	4.1	4.0	4.5	4.5	3.8	4.4	
		d	18.0	10.1	8.9	9.2	10.2	7.6	8.0	
	CV	*	1.35	0.93	0.91	1.02	1.02	0.86	1.00	
		i	35.5	42.1	46.8	50.5	46.0	51.3	57.0	
	L1	d	29.9	38.3	43.0	46.3	41.8	47.7	52.8	
		*	28.1	39.0	44.1	48.4	48.2	51.8	54.8	
	<i>Sparassocynus</i> sp.	N	7	7	7	5	11	11	11	
\bar{X}		*	24.7	32.3	35.5	37.8	36.8	41.0	46.6	
		i	14.5	21.4	19.7	16.9	19.7	39.2	40.4	
S^2		d	3.8	4.6	4.4	4.1	4.4	6.2	6.3	
		*	15.3	14.2	12.3	10.8	11.9	15.1	13.5	
S		i	1.34	1.63	1.56	1.68	1.32	1.87	1.90	
		d	27.8	36.2	39.2	42.1	39.7	45.1	50.8	
CV		*	21.6	28.4	31.8	33.5	33.9	36.9	42.4	
		i	18	18	18	18	11	11	10	
<i>Thylatheridium cristatum</i>		N	18	18	18	18	11	11	10	
		\bar{X}	*	33.8	38.6	42.2	43.5	44.4	49.8	50.2
			i	56.5	28.4	17.7	13.0	15.4	8.5	15.7
	S^2	d	7.5	5.3	4.2	3.6	3.9	2.9	3.9	
		*	22.1	13.7	9.9	8.2	8.7	5.8	7.7	
	S	i	1.76	1.25	0.99	0.84	1.17	0.87	1.23	
		d	37.5	41.2	44.3	45.3	47.0	51.7	52.9	
	CV	*	30.1	36.0	40.1	41.7	41.8	47.9	47.5	
		i	30.1	36.0	40.1	41.7	41.8	47.9	47.5	

(3) *Los valores de AI y AS aumentan progresivamente de adelante hacia atrás.* Las crestas cortantes de los molares superiores e inferiores de todos los taxones analizados son invariablemente más "agudas" - esto es, tienden a orientarse más paralelamente al eje dentario- en los molares anteriores que en los posteriores. En algunos casos -e.g., *M. dimidiata*, *T. pusillus*- las diferencias relativas entre los AI de los m1 y m2 son las más significativas, mientras que en otros -como *L. crassicaudata*- las mayores diferencias relativas se ubican entre los AI de los m2 y m3. En la serie dentaria inferior pudo constatar una marcada diferencia de amplitud ($\bar{X}AI_{m4} - \bar{X}AI_{m1}$) en los distintos taxones analizados. Las diferencias angulares mostradas por el grupo de hábitos alimentarios más omnívoros -representado por *D. albiventris*- no llegan a 4°, en promedio, mientras que aquéllos de hábitos predominantemente insectívoros -*M. dimidiata* y *T. pusillus*- muestran amplitudes mucho mayores, entre 15 y 20°.

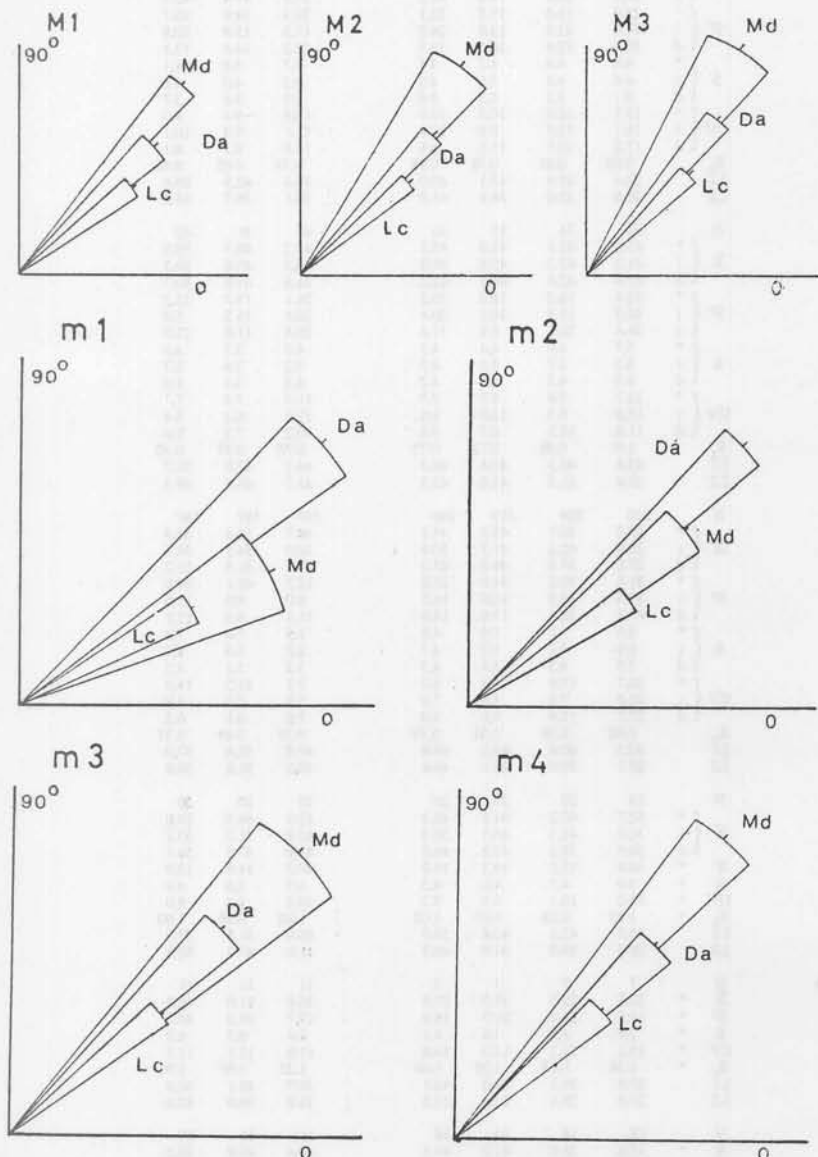


FIG. 2 - Representación de los parámetros angulares AI y AS en *Monodelphis dimidiata*, (*Md*), *Didelphis albiventris* (*Da*) y *Lutreolina crassicaudata* (*Lc*). Los rangos de variabilidad a partir de las respectivas medias (representadas por las marcas medianas a dichos rangos) fueron obtenidos mediante la ecuación $R\bar{V} \pm S$. A: molares superiores; B: molares inferiores.

(4) *En general, los valores de AI y AS izquierdos son mayores que los derechos.* En aquellos ejemplares de hábitos más insectívoros las diferencias son muy notorias, tanto en los molares superiores como en los inferiores, sobre todo en los M1/m1. En los especímenes de *L. crassicaudata* y *D. albiventris*, por el contrario, las diferencias entre los molares inferiores izquierdos y derechos son menores -aunque los primeros presentan valores siempre mayores-, mientras que en los molares superiores los registros angulares AS derechos son, en promedio, algo mayores que los izquierdos. (Ver tabla I).

En el caso de *M. dimidiata*, el gran tamaño de la muestra, así como los abundantes datos disponibles sobre sexo, peso y hábitos alimentarios, permitieron un análisis más pormenorizado de dichos factores en relación con los parámetros AI y AS.

(5) *No se constataron agrupamientos preferidos en función del sexo de los especímenes de Monodelphis dimidiata.* En la Tabla II se muestran los resultados del análisis comparativo entre los AI m1 y ASM1 izquierdos y derechos de 48 hembras y 55 machos de esta especie. Como se mencionó anteriormente, los valores angulares de M1/m1 presentan una alta variabilidad relativa, cercana al 20 %, en oposición al resto de los molares superiores e inferiores. A pesar de esto, la variabilidad encontrada no parece tener relación alguna con el sexo. En efecto, los valores promedio -discriminados previamente en izquierdos y derechos, ver Tabla IV- no muestran diferencias significativas entre machos y hembras.

(6) *Por el contrario, fueron encontradas llamativas diferencias en los AI m1 en función del peso de los especímenes analizados.* Los pesos conocidos de unos 87 individuos de *M. dimidiata* fueron divididos en tres grupos: I- menos de 30 gramos de peso (N = 59); II- entre 30 y 60 gramos (N = 20); III- más de 60 gramos (N = 8). El grupo III está compuesto casi exclusivamente por machos adultos, dado que las hembras adultas raramente superan los 60 gramos. La Tabla III muestra que en los AI m1 se produce un importante cambio progresivo en cada uno de los grupos, con una diferencia entre los grupos I y III de casi 10°, y un estadio intermedio representado por el grupo II. Como puede apreciarse en dicha Tabla, la asimetría bilateral entre las series dentarias derecha e izquierda se mantiene en todos los grupos. En lo que respecta a los valores de ASM1-3, se comprobó que en los ejemplares de esta especie la amplitud registrada en cada uno de los tres grupos discriminados es mínima, mientras que en los AI m2-4 se va haciendo progresivamente menos significativa hacia los últimos molares que en los AI m1.

(7) Por último, e íntimamente relacionado con lo anterior, *se constató una significativa variación en las relaciones espaciales de las paracrístidas y metacrístas de M. dimidiata en función de la edad de los especímenes.* Dicha variación puede expresarse del siguiente modo: las crestas cortantes de los molares superiores e inferiores que entran en contacto durante la oclusión mandibular (a saber: M1 con m2, M2 con m3 y M3 con m4) tienden a ubicarse más paralelamente entre sí en los individuos adultos que en los juveniles. Esto se comprobó mediante la comparación de las diferencias entre los valores de M1 con m2, M2 con m3, y M3 con m4 en dos grupos definidos por sus distintas edades (a saber, el grupo I de la Tabla III y el conjunto de los grupos II y III de la misma Tabla). En la Tabla IV se resumen los datos referidos a las variaciones encontradas en los especímenes de *M. dimidiata*.

DISCUSION

Las siguientes consideraciones se exponen según el orden expresado en los Resultados:

1. La Tabla I resume los resultados del análisis estadístico realizado sobre 2.188 observaciones en ejemplares de seis especies de Didelphoidea fósiles y vivientes. En primer lugar, puede apreciarse que los valores angulares promedio obtenidos son, en términos generales, constantes y característicos de cada una de las especies consideradas. Aunque resulta dudoso el valor taxonómico de este rasgo -en algunas especies el AI m1 muestra un coeficiente de variabilidad cercano e incluso superior al 20 %-, existe una clara correlación entre dichos valores y las tendencias alimentarias manifestadas por las distintas especies. Los valores angulares más bajos fueron obtenidos entre las formas más carnívoras *Lutreolina crassicaudata* y *Sparassocynus* sp. Esto es, sus paracrístidas y metacrístas se orientan más paralelamente al eje dentario, lo cual aumenta el poder de corte de las mismas (Van Valen, 1969). Los valores angulares más bajos fueron encontrados en los especímenes de *Sparassocynus* sp., hecho que concuerda con el resto de las especializaciones craneomandibulares y dentarias que permitieron inferir hábitos alimentarios básicamente carnívoros en este grupo de marsupiales fósiles (Reig y Simpson, 1972). Por el contrario, las formas más insectívoras -i. e., *Monodelphis dimidiata* y *Thylamys pusillus*- mostraron los registros angulares más altos -excepto en los

AI_{m1} y AI_{m2}, lo cual se comenta más adelante-. Finalmente, los representantes de *Didelphis albiventris*, de hábitos omnívoros, mostraron valores angulares intermedios (Tabla I).

Parece clara la significación de los resultados expresados en la Tabla I con respecto a las formas más carnívoras. Las crestas carniceras de los mamíferos carnívoros muestran siempre una mayor tendencia a disponerse paralelamente al eje dentario -entre otros cambios de similar valor adaptativo (véase Van Valen, op.cit.). La condición intermedia en los registros promedio de *Didelphis albiventris* también parece justificable, al tratarse de organismos omnívoros y oportunistas cuya utilización de paracristidas y metacristas debe responder a diversas durezas de los componentes de la dieta. Pero resulta poco claro el significado funcional de crestas orientadas más transversalmente en las especies insectívoras -sobre todo en los M1-4 y m3-4-. Como ha hecho notar Sanson (1985) es todavía pobre la información referida a las relaciones entre la estructura dentaria, dieta y selección en organismos insectívoros. Más probablemente, la ruptura del exoesqueleto quitinoso de los insectos depende de otros factores estructurales de los dientes, como la altura de las cúspides o el número de crestas funcionales por cada diente, antes que en la orientación de las mismas. Nótese que es precisamente en las especies de hábitos insectívoros donde los valores angulares mostraron su mayor variabilidad.

2. Es destacable la gran variabilidad de los valores de AI_{m1} y AI_{m4}, con respecto a sus valores promedio, en todas las especies encuestadas. El caso extremo lo constituye *Monodelphis dimidiata*, con 19,8 grados de diferencia entre AI_{m1} y AI_{m4}, seguida por *Thylamys pusillus* (15,7 grados). En *M. dimidiata*, el coeficiente de variabilidad (CV) resultó significativamente alto (30,7). Por el contrario, *Didelphis albiventris* mostró los valores de desviación más bajos (CV: 13,7). Por su parte, las formas carnívoras presentaron resultados intermedios. En términos generales, los CV en los AI_{m1} se acercan más al 20%, mientras que en el resto de los AI oscilan alrededor del 10%, al igual que todos los AS. La mayor variabilidad observada en la orientación espacial de los primeros molares inferiores podría obedecer a eventuales desviaciones en su posición durante la erupción e implantación definitiva del tercer premolar, único diente que en los marsupiales reemplaza a una pieza caduca, el M/m0 (Véase Goin, 1991). En varios restos craneanos ya preparados y secos se observó que el cingulo posterobasal del p3, a pesar de estar casi totalmente erupcionado, no "encajaba" normalmente en la base del cingulo anterolabial del m1, sino que lo hacía algo labialmente a este último.

3. El progresivo aumento de los AI y AS desde los primeros molares (M1/m1) hasta los últimos (M3/m4) fue constatado en todas las especies analizadas. Los M1/m1 muestran sus crestas más paralelas al eje dentario, mientras que en los últimos molares las crestas se orientan más transversalmente. Esto concuerda con la gran importancia relativa que tienen los primeros molares en los procesos masticatorios. Estos, al estar más cerca del límite premolar-molar, son los primeros en recibir el alimento ingerido, además de actuar como piezas funcionales mucho antes de haber completado su erupción los M/m3-4.

Las diferencias de amplitud entre los primeros y últimos molares inferiores (expresadas como $\bar{X}AI_{m4} - \bar{X}AI_{m1}$) fueron muy variables entre las distintas especies analizadas. *Didelphis albiventris* mostró la menor diferencia de amplitud, mientras que las mayores fueron observadas en *M. dimidiata* y *T. pusillus*. Las formas más carnívoras presentaron valores intermedios y muy próximos entre sí (ver Tabla I). En estos últimos, los AI_{m2} mantuvieron registros promedio siempre por debajo de los 35 grados, mucho más bajos que los del resto de los didelfoideos estudiados. Entre los molares superiores, los valores resultaron mucho más uniformes y similares entre sí en todas las especies estudiadas, aunque se mantuvieron siempre más bajos en las especies carnívoras, intermedios en *D. albiventris* y altos en las especies insectívoras. Esto coincide con la gran variabilidad encontrada en la ubicación espacial de las crestas cortantes de las especies básicamente insectívoras, ya mencionado en el punto anterior. Por último, y en concordancia con sus preferencias alimentarias, se destacan los bajos valores registrados en los primeros molares de las formas más carnívoras -el caso de *Thylatheridium cristatum* se comenta por separado-.

En varios casos se comprobó que los valores de AI_{m4} eran mayores que los de AI_{m3}. Estas excepciones al patrón común podrían obedecer a que los m4 de estos ejemplares no habían completado sus desplazamientos eruptivos.

4. Es notoria la asimetría bilateral observada en los valores de AI y AS de las especies estudiadas. Con muy pocas excepciones, los AI izquierdos fueron siempre mayores que los derechos. En *Monodelphis dimidiata* y *Thylamys pusillus* las diferencias fueron más notorias, en *Lutreolina crassicaudata* intermedias, y en *Didelphis albiventris* más uniformes. Con respecto a los molares superiores, en las formas insectívoras los AS izquierdos son también mayores que los derechos, en *L. crassicaudata* son casi uniformes, mientras que

en *D. albiventris* los AS derechos fueron levemente superiores. La asimetría bilateral observada es difícil de explicar desde un punto de vista funcional. Las asimetrías métricas y morfológicas no son infrecuentes en los sistemas dentarios mamalianos, y suelen producirse o incrementarse ante determinadas patologías o un empobrecimiento nutricional (Butler, 1983). En términos generales, representan cierto grado de descontrol del genotipo en la canalización ontogenética de caracteres bilaterales, como consecuencia de "ruido" o stress ambiental durante su desarrollo (véase Nass, 1982, y bibliografía citada). Según Nass (op.cit.) las asimetrías dentarias pueden ser discernibles como efectos de "campo" morfogenético (*sensu* Butler, 1939).

Si bien no se han realizado hasta ahora estudios comparados entre las asimetrías de los molares de los didelfoideos con la distribución de sus movimientos masticatorios, no deberían descartarse correlaciones entre los mismos. Es probable, por ejemplo, que el menor grado de asimetría bilateral de los molares de las especies más carnívoras -respecto de las más insectívoras- se corresponda con una mayor homogeneidad en las fuerzas masticatorias ejercidas en ambas hemimandíbulas -esto es, el lado activo y el lado de "balanceo"-, concomitantemente con un componente ortal más pronunciado durante la fase oclusal del cierre masticatorio.

Debido al mayor número de especímenes disponibles de *Monodelphis dimidiata* en las colecciones estudiadas, y a los abundantes datos disponibles sobre peso, sexo y longitud M/m1-4 de los mismos, se intentó correlacionar dichos datos con los valores angulares AI y AS (puntos 5, 6 y 7 de los Resultados; ver Tablas II, III y IV).

5. En primer lugar, pudo comprobarse que los registros de AI y AS izquierdos y derechos de los machos de esta especie son, en promedio, iguales a los valores respectivos de las hembras. La Tabla II muestra los resultados obtenidos al comparar los promedios de AI_{m1} y ASM₁ izquierdos y derechos de 54 machos y 48 hembras de *Monodelphis dimidiata*. Como puede apreciarse, los valores confrontables casi no difieren entre sí. Por su parte, las asimetrías entre los registros izquierdos y derechos persisten en ambos sexos, manteniendo valores muy similares entre ellos.

TABLA II: Variabilidad de los valores angulares AI_{m1} y ASM₁ en relación con el sexo de los especímenes analizados de *Monodelphis dimidiata*. M: machos; H: hembras; \bar{X} : media; S²: varianza; S: desviación standard. Los valores AI y AS de los m1/M1 fueron discriminados previamente en izquierdos y derechos.

	m1				M1			
	IZQUIERDA		DERECHA		IZQUIERDA		DERECHA	
	M	H	M	H	M	H	M	H
\bar{X}	33.5	32.4	26.7	26.9	50.5	49.6	46.7	46.8
S ²	44.2	44.6	71.9	57.9	8.1	10.8	53.8	12.3
S	6.6	6.6	8.4	7.6	2.8	3.3	7.3	3.5

6. Por el contrario, se constató que los registros angulares de los molares de esta especie mostraban significativas variaciones en términos absolutos, en función del peso de los especímenes, si bien las diferencias relativas entre los valores izquierdos y derechos se mantuvieron constantes. La Tabla III muestra los resultados promedio obtenidos luego de haber discriminado la muestra de *Monodelphis dimidiata* -96 ejemplares provenientes de distintas localidades de la Región Pampeana- en tres clases diferenciadas por sus pesos: el grupo I reúne a aquellos especímenes cuyo peso no superaba los 30 gramos; el grupo II a los ejemplares cuyos pesos oscilaban entre los 30 y 60 gramos, y el grupo III a aquellos mayores de 60 gramos. Debe aclararse que los grupos conformados no constituyen una estricta categorización de edades en los representantes de esta especie -al respecto, véase Pine, Dalby y Matson, 1985-. Más bien, reflejan en forma aproximada los profundos cambios ocurridos en el metabolismo, comportamiento y diferenciación sexual en estos organismos a lo largo de su peculiar ciclo biológico (Reig, 1964, 1965; Pine *et al.*, op.cit.). La Fig.3 muestra las variaciones registradas en los pesos de los representantes de esta especie a lo largo del año (cuadro modificado de Pine *et al.*, 1985), y las diferencias observables en los tres grupos diferenciados en base a sus pesos, en lo que respecta a sus parámetros angulares. En el grupo I se incluyen los individuos juveniles y subadultos de ambos sexos, los cuales tienen un crecimiento relativamente lento hasta comienzos de la

primavera. A partir de este momento, y concomitantemente con el advenimiento de la madurez sexual, se produce un brusco y acelerado cambio en la curva de crecimiento, sobre todo de los machos, que llegan a duplicar en peso a las hembras (grupo II, machos y hembras de entre 30 y 60 gramos). Finalmente, hacia los meses de verano -Diciembre a Marzo- se registran las mayores diferencias morfométricas entre machos y hembras: estas últimas raramente sobrepasan los 60 gramos, mientras que los machos por lo común superan dicho peso -grupo III-. Siguiendo el esquema de división de edades en siete clases aplicado por Pine *et al.* (1985) a los representantes de esta especie, puede apreciarse que el grupo I aquí propuesto incluye a las clases 1 a 5 de los autores mencionados, mientras que los grupos II y III reúnen a los individuos machos o hembras correspondientes a las clases 6 o 7 de dicho esquema. Como puede apreciarse, el grupo III no representa un estadio posterior del desarrollo de esta especie, sino una clase que incluye a los ejemplares de mayor tamaño -casi siempre machos mayores de 60 gramos- con respecto a otros machos o hembras de similar edad. Precisamente, la inclusión de los machos de gran tamaño en un grupo aparte se justifica no sólo por las extremas diferencias esqueléticas existentes con respecto a las hembras de similar edad -crestas sagital y lambdaideas más fuertes, gran desarrollo de los caninos, ramas mandibulares más altas, etc., sino a una probable separación de los papeles ecológicos entre los machos y hembras adultos de esta especie (véase Pine *et al.*, op.cit.).

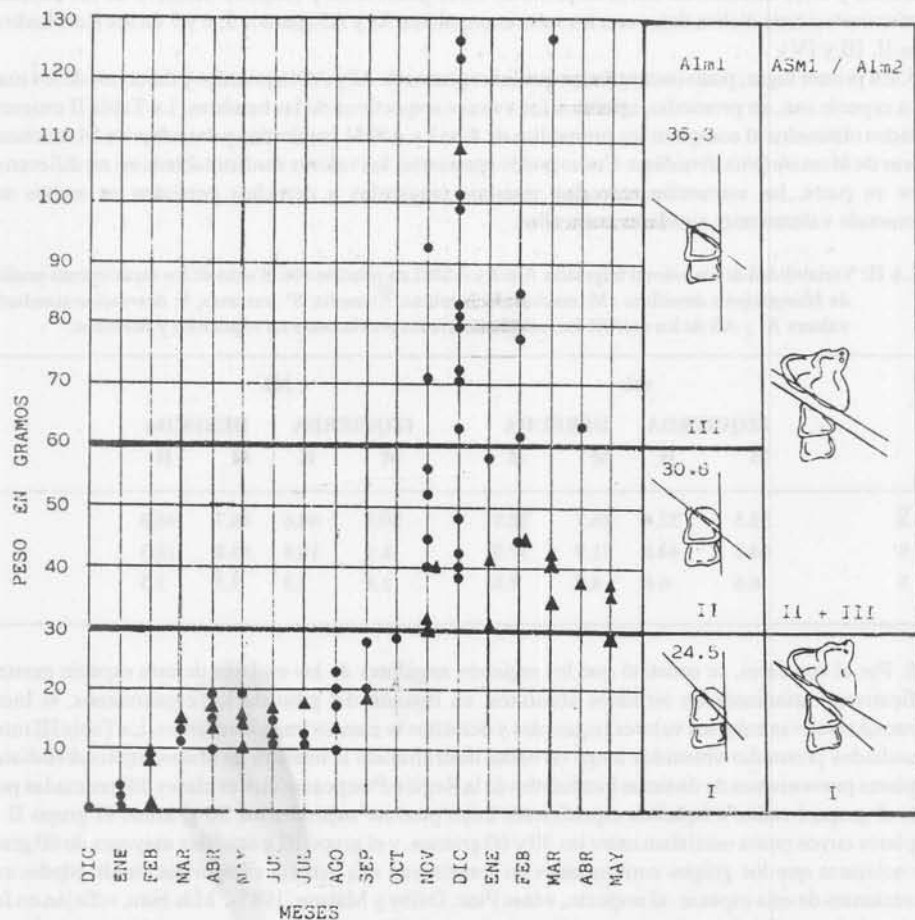


FIG. 3 - Representación de los cambios de AIm1 y de las relaciones oclusales entre los molares superiores e inferiores en función de la edad de los ejemplares analizados de *Monodelphis dimidiata*. La tabla de pesos ha sido parcialmente modificada de Pine *et al.* 1985. Los círculos representan a los machos; los triángulos, a las hembras. AIm1: variación de los valores de AIm1 en los grupos I, II y III (véase el texto); ASM1/ AIm2: modificación de las relaciones oclusales en función de la edad de los mismos especímenes. En este último caso, los valores son hipotéticos. Los datos sobre peso han sido tomados de Pine *et al.* (1985).

En este contexto, resultan sumamente llamativos los resultados expresados en la Tabla III sobre los valores AIm1 izquierdos y derechos en cada uno de los grupos diferenciados. En efecto, la diferencia angular entre los AIm1 izquierdos del grupo I y los correspondientes valores del grupo III es de casi diez grados, con registros intermedios para los representantes del grupo II. Algo similar ocurre con los valores de AIm1 derechos en los tres grupos mencionados, si bien, en términos absolutos, éstos siempre fueron significativamente menores que los izquierdos. Esto significa que la asimetría bilateral en la orientación de las crestas cortantes se mantiene a lo largo de la vida del individuo, pero al mismo tiempo las crestas se orientan cada vez más transversalmente con la edad, y todavía más en los machos adultos de gran tamaño (grupo III). En lo que respecta a los AIm2-4, los datos indican diferencias más atenuadas, sobre todo en los últimos molares, mientras que la variación de los AS en función del peso de los ejemplares resultó ser muy pequeña.

TABLA III: Variabilidad de los valores angulares AIm1 en función del peso de los especímenes de *Monodelphis dimidiata*. Grupo I: peso menor de 30 gramos; grupo II: entre 30 y 60; grupo III: más de 60 gramos. Los valores fueron discriminados en izquierdos y derechos en cada uno de los grupos comparados.

	I		II		III	
	IZQ.	DER.	IZQ.	DER.	IZQ.	DER.
\bar{X}	30,2	24,5	36,6	30,6	40,1	36,3
S ²	52,4	53,1	13,8	24,04	3,55	30,8
S	7,2	7,2	3,7	4,9	1,8	5,5

Este "desplazamiento" en la orientación de las paracrístidas es una consecuencia del autoafilamiento (atrición o tegosis) entre estas crestas y sus antagonistas funcionales, las metacristas. Al ser los molares anteriores los primeros en erupcionar, sus paracrístidas muestran un mayor grado de "desplazamiento" que en los molares posteriores, en los cuales la abrasión y atrición han sido menores.

7. Las consecuencias funcionales de esto último son muy sugestivas. En la Tabla IV se muestran los resultados promedio obtenidos al establecer las diferencias angulares entre los pares de crestas que interactúan entre sí durante la fase oclusiva del ciclo masticatorio (véase Crompton y Hiiemae, 1969, 1970). Al producirse la intercuspidadación entre los molares inferiores y superiores, la paracrístida del m2 se contraponen a la metacrística del M1, la del m3 con la del M2, y la del m4 con la del M3. Como se mencionó anteriormente, la orientación espacial de las metacristas no parece variar significativamente con la edad en *Monodelphis dimidiata*, a diferencia de las paracrístidas, sobre todo las de los m1 y m2. Los valores promedio de los AS son siempre mayores que los de AI -si fuera a la inversa, no habría oclusión posible-; sin embargo, ya se ha visto que los ejemplares adultos de esta especie presentan valores angulares AI más altos que los correspondientes a los juveniles. Comparados con los valores de AS, esto implica que las crestas superiores e inferiores que se contraponen entre sí durante los ciclos masticatorios tienden a ser paralelas en los individuos adultos. El mayor paralelismo entre las crestas superiores e inferiores puede analogarse con la mayor eficiencia de corte existente en las tijeras ajustadas -es decir, con los planos de corte igualmente orientados- con respecto a las tijeras desajustadas -con los planos de corte menos paralelos entre sí-. Este "efecto tijera" es análogo al ocurrido en las relaciones entre metacrística y paracrístida, y está íntimamente relacionado con la eficacia carnívora de dichas estructuras dentarias. La separación de los ejemplares por edades se realizó entre aquellos grupos definidos por sus pesos en la Tabla III.

Fueron definidos dos grupos: I (juveniles) y II + III (adultos). El límite está dado por el acercamiento de los individuos a la edad reproductiva y a los bruscos cambios metabólicos registrados en las poblaciones de esta especie entre finales del invierno y principios del verano (véase Pine *et al.*, 1985). También son destacables las variaciones observadas en la estructura craneomandibular entre los individuos juveniles y los adultos. Estos últimos muestran un marcado aumento de tamaño en las estructuras relacionadas con la masticación. Así, el cuerpo mandibular es más alto y robusto, las crestas sagital y lambdaoidea alcanzan un mayor desarrollo, y los caninos aumentan de tamaño. Todos estos rasgos alcanzan un desarrollo extremo en

los machos adultos, tanto que en opinión de Pine *et al.* (op. cit.) ambos sexos deberían ser tratados por separado en los análisis sistemáticos. Ahora bien, ¿existe alguna relación entre el mayor (grupos II + III) o menor (grupo I) paralelismo de las crestas cortantes y los hábitos alimentarios de los representantes de *M. dimidiata*? El examen de restos estomacales de 51 individuos de esta especie (24 machos y 27 hembras) reveló una mayor proporción de vertebrados en las dietas de los adultos y un casi exclusivo contenido de insectos (fundamentalmente coleópteros) y arácnidos en los estómagos de los juveniles, según el siguiente detalle: (1) juveniles (hasta 30 gramos de peso; 11 machos y 10 hembras): alrededor del 95 % de insectos y arácnidos, y 5 % de leguminosas, gramíneas y compuestas; (2) adultos (entre 30 y 60 gramos; 12 machos y 15 hembras): alrededor de 75 % de insectos y arácnidos y 25 % de gramíneas y leguminosas; (3) adultos (más de 60 gramos; un macho y dos hembras): 100 % de vertebrados (aves y roedores).

TABLA IV: Variabilidad de los resultados de $\bar{X}ASM1-\bar{X}AI m2$, $\bar{X}ASM2-\bar{X}AI m3$ y $\bar{X}ASM3-\bar{X}AI m4$, en función de la edad de los especímenes analizados de *Monodelphis dimidiata*. Los grupos discriminados son: I: menos de 30 gramos de peso; y II+III: más de 30 gramos.

	M1- m2	M2- m3	M3 - m4
I	9,05	7,6	7,2
II + III	5,3	5,8	7,6

Sobre la base de estos datos preliminares, formulamos la siguiente hipótesis: la ajustada relación oclusal verificada en los molares antagónicos de los individuos adultos de *M. dimidiata* se corresponde con una mayor tendencia carnívora en sus hábitos alimentarios, en relación a los juveniles (de hábitos fundamentalmente insectívoros). En este sentido, llama la atención el gigantismo de los caninos en los machos adultos de esta especie. Según Mellet (1985), el papel más importante de los caninos en los organismos carnívoros es el de asegurar el ajustado contacto oclusivo de los molares, actuando los caninos superiores e inferiores como guías del cierre oclusal. Este mecanismo ha sido también verificado entre los marsupiales (Goin y Pascual, 1987). Byrd *et al.* (1978) señalan que la erupción de los caninos y la orientación de la musculatura masticatoria en primates del género *Macaca*, actuarían como aumentadores o modificadores ontogenéticos secundarios del patrón masticatorio original. De un modo similar, y en base a las importantes variaciones ocurridas en las estructuras craneomandibulares y dentarias de *Monodelphis dimidiata*, es probable que dichos cambios estén relacionados con variaciones en el patrón masticatorio a lo largo de la ontogenia, sobre todo en el caso de los machos adultos. Tales variaciones podrían incluir, por ejemplo, un menor componente mediolateral en el ciclo masticatorio, un aumento de la presión mandibular en el golpe de fuerza masticatorio (power stroke), y una mayor intimidad de las relaciones de oposición entre paracristidas y metacristas.

Por último, se comentan brevemente los resultados obtenidos en los ejemplares fósiles analizados. Los representantes de *Thylatheridium cristatum* provienen de la Formación Chapadmalal (Plioceno tardío), en el Sudeste bonaerense, y constituyen los restos más abundantes de didelfidos en todos los niveles de dicha formación (Reig, 1958 a). Varios de sus rasgos craneomandibulares y dentarios permiten inferir hábitos alimentarios carnívoros, o al menos parcialmente carnívoros (véase Reig, 1952, 1958 b). En la Tabla I se expresan los resultados obtenidos en los registros angulares AI (N = 18) y AS (N = 11) de esta especie. Los valores promedio de los molares inferiores se aproximan a aquellos de los ejemplares de *Lutreolina crassicaudata*, si bien son algo mayores. Pero los valores promedio de AS -molares superiores- se aproximan más a aquellos encontrados en *Didelphis albiventris*. En un trabajo en preparación, Goin y Montalvo comprobaron que el patrón morfológico presente en *Thylatheridium cristatum* se ajusta más al tipo adaptativo denominado "animalívoro generalizado", a diferencia de "*T. dolgopola*" (del Mioceno tardío de Catamarca y La Pampa), más carnívoro, y de *T. pascuali* (del Plioceno de la Región Pampeana), más insectívoro. Probablemente, los representantes de *T. cristatum* fueron depredadores oportunistas antes que típicos carnívoros, cumpliendo el papel de animalívoros generalizados de pequeño tamaño.

En lo que respecta a los ejemplares de *Sparassocynus* sp., estos presentaron los valores promedio AI (N = 7) y AS (N = 11) más bajos de todos los didelfoideos analizados. Independientemente de los valores absolutos encontrados, la amplitud entre AI m1 y AI m4 y aquella correspondiente a los ASM1 y ASM3 se mantuvieron proporcionalmente muy similares a los valores de amplitud de la especie viviente de hábitos

alimentarios más carnívoros, *Lutreolina crassicaudata*. Esto concuerda con el conjunto de especializaciones craneomandibulares y dentarias observables en los Sparassocynidae. En opinión de Reig y Simpson (1972), *Sparassocynus* representó un papel ecológico intermedio entre el de los actuales didélfidos (como *Lutreolina*) y el de los más pequeños mustélidos carnívoros.

La orientación espacial de las crestas cortantes constituye un aspecto destacado y diferencial de la arquitectura molar de los didelfoideos fósiles y vivientes. Existe una relación definida entre dicha disposición y las distintas tendencias alimentarias de estos mamíferos sudamericanos generalizados y exitosos. La aplicación de los parámetros angulares AI y AS permite medir objetivamente un rasgo cuyas variaciones responden a distintas formas del tratamiento bucal del alimento. Algunos de los resultados obtenidos en este trabajo eran esperables desde el punto de vista de la mecánica oclusal masticatoria. Otros, por el contrario, plantean nuevos interrogantes cuya solución dependerá de un mejor conocimiento de los procesos involucrados en los mecanismos masticatorios, técnicas de depredación, tendencias adaptativas y variaciones ontogenéticas de estos organismos. Una mejor comprensión de estos factores y de las estructuras dentarias relacionadas permitirá incrementar considerablemente nuestro conocimiento sobre los hábitos alimentarios de las formas fósiles.

BIBLIOGRAFIA

- BOWN, T. H., y KRAUS, M. J., 1979. Origin of the tribosphenic molar and Metatherian and Eutherian dental formulae. En: *Mesozoic Mammals. The first two thirds of Mammalian History*. Lillegraven, J. A., Kielan-Jaworowska, Z. y Clemens, W. A. (Eds.). Univ. California Press, Berkeley.
- BUTLER, P. M., 1939. Studies of the mammalian dentition. Differentiation of the postcanine dentition. *Proc. Zool. Soc. London* 109: 1-36.
- - - 1983. Evolution and mammalian dental morphology. *J. Biol. Buccale*, 11: 285-302.
- BYRD, K. E., MILBERG, D. J. and LUSCHEI, E. S., 1978. Human and macaque mastication: a quantitative study. *J. Dental Res.* 57 (7-8): 834-843.
- CROMPTON, A. W. and HIIEMAE, K. M., 1969. Functional occlusion in tribosphenic molars. *Nature, Lond.*, 222: 678-679.
- CROMPTON, A. W. and HIIEMAE, K. M., 1970. Molar occlusion and mandibular movements during occlusion in the american opossum, *Didelphis marsupialis* L. *Zool. J. Linn. Soc.* 49: 21-27.
- CRUSAFONT PAIRO, M. y TRUYOLS SANTONJA, J., 1953. Un ensayo goniométrico sobre la carnívoría inferior de los Fisipedios. *Inst. Inv. Geol. L. Mallada* 18: 225-256
- GOIN, F. J., 1991. Los Didelphoidea (Mammalia, Marsupialia) del Cenozoico tardío de la Región Pampeana. Tesis Doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
- GOIN, F. J. Y PASCUAL, R., 1987. News on the biology and taxonomy of the marsupials Thylacosmilidae (late Tertiary of Argentina). *Anal. Acad. Nac. Cs. Ex. Fís. Nat.* 39: 219-246.
- HIIEMAE, K. M., 1978. Mammalian mastication: a review of the activity of the jaw muscles and the movements they produce in chewing. En: *Development, Function and Evolution of Teeth*. Butler, P. M., and Joysey, K. A. (Eds.). Academic Press, New York: 359-397.
- MELLET, J. S., 1985. Autoclusal mechanisms in the carnivore dentition. *Austr. Mammal.* 8 (3-4): 233-238.
- NASS, G. G., 1982. Dental Asymmetry as an indicator of developmental stress in a free-ranging troop of *Macaca fuscata*. En: Kurtén, B. (Ed.): *Teeth: Form, Function and Evolution*. Columbia Univ. Press, New York: 208-227.
- PINE, R. H., DALBY, P. L. and MATSON, J. O., 1985. Ecology, postnatal development, morphometrics, and taxonomic status of the short-tailed opossum, *Monodelphis dimidiata*, an apparently semelparous annual marsupial. *Ann. Carnegie Mus.* 54 (6): 195-231.
- REIG, O. A., 1952. Descripción previa de nuevos ungulados y marsupiales fósiles del Plioceno y del Eocuaternario argentinos. *Rev. Mus. Mun. Cs. Nat. Mar del Plata*, 1 (1): 119-129.
- - - 1958a. Comunicación preliminar sobre nuevas especies del género *Thylateridium*. Reig (Mammalia, Didelphidae). *Neotropica* 4 (15): 89-95.
- - - 1958b. Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la Formación Chapadmalal. II. Amphibia, Reptilia, Aves, Mammalia (Marsupialia: Didelphidae, Borhyaenidae). *Acta Geol.*

Lilloana, 2: 255-283.

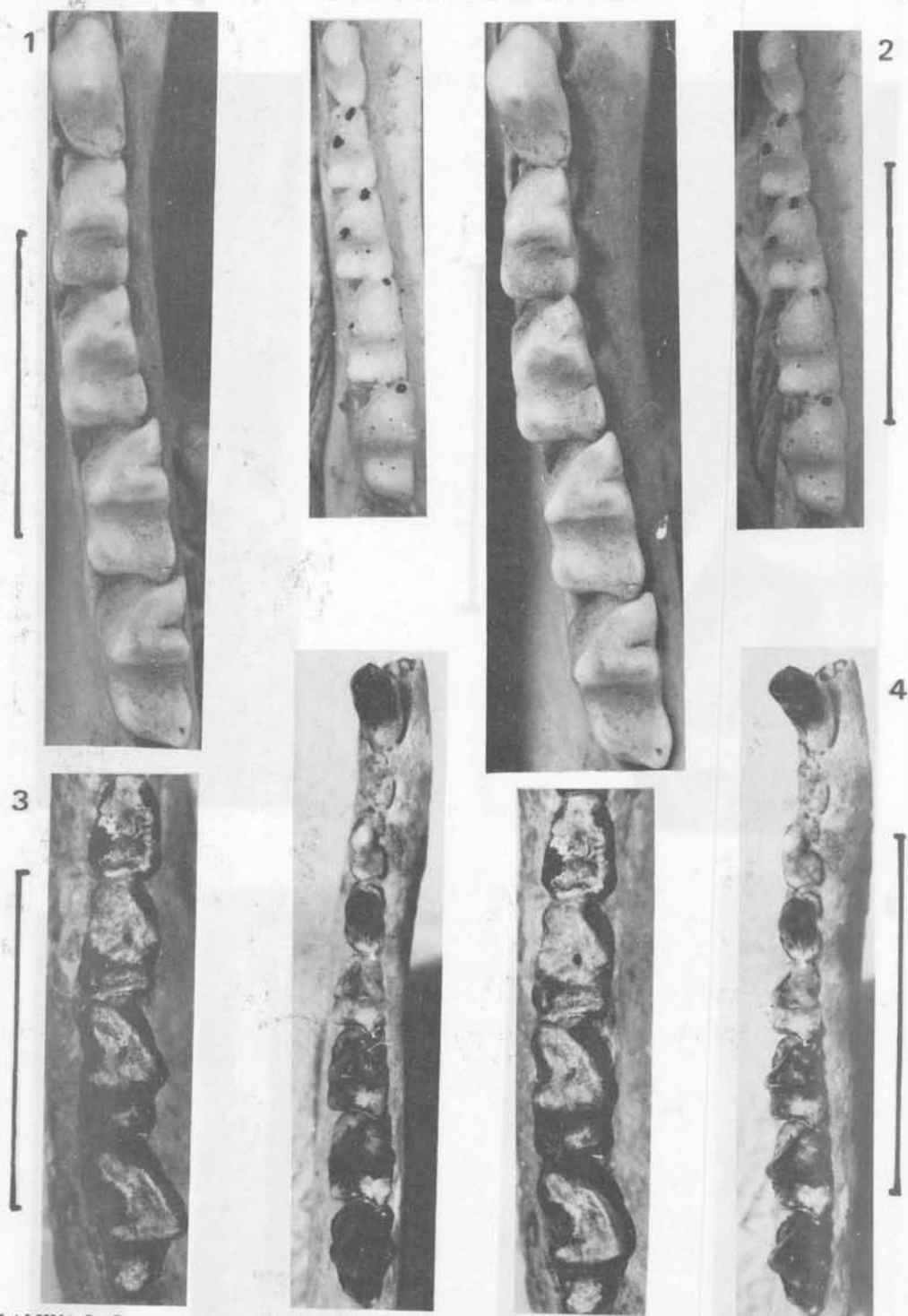
- - - - 1964. Roedores y marsupiales del partido de Gral. Pueyrredón y regiones adyacentes (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Publ. Mus. Mun. Cs. Nat. Mar del Plata*, 1:203-224.
- - - - 1965. Datos sobre la comunidad de pequeños mamíferos de la región costera del Partido de Gral. Pueyrredón y los partidos limítrofes. (Prov. de Buenos Aires, Argentina). *Physis*, 25: 205-211.
- REIG, O. A. y SIMPSON, G.G., 1972. *Sparassocynus* (Marsupialia, Didelphidae), a peculiar mammal from the late Cenozoic of Argentina. *J. Zool., Lond.*, 167: 511-539.
- SANSON, G. D., 1985. Functional dental morphology and diet selection in Dasyurids (Marsupialia, Dasyuridae). *Aust. Mammal.*, 8: 239-247.
- VAN VALEN, L., 1969. Evolution of dental growth and adaptation in mammalian carnivores. *Evolution*, 23 (1): 96-117.

AGRADECIMIENTOS

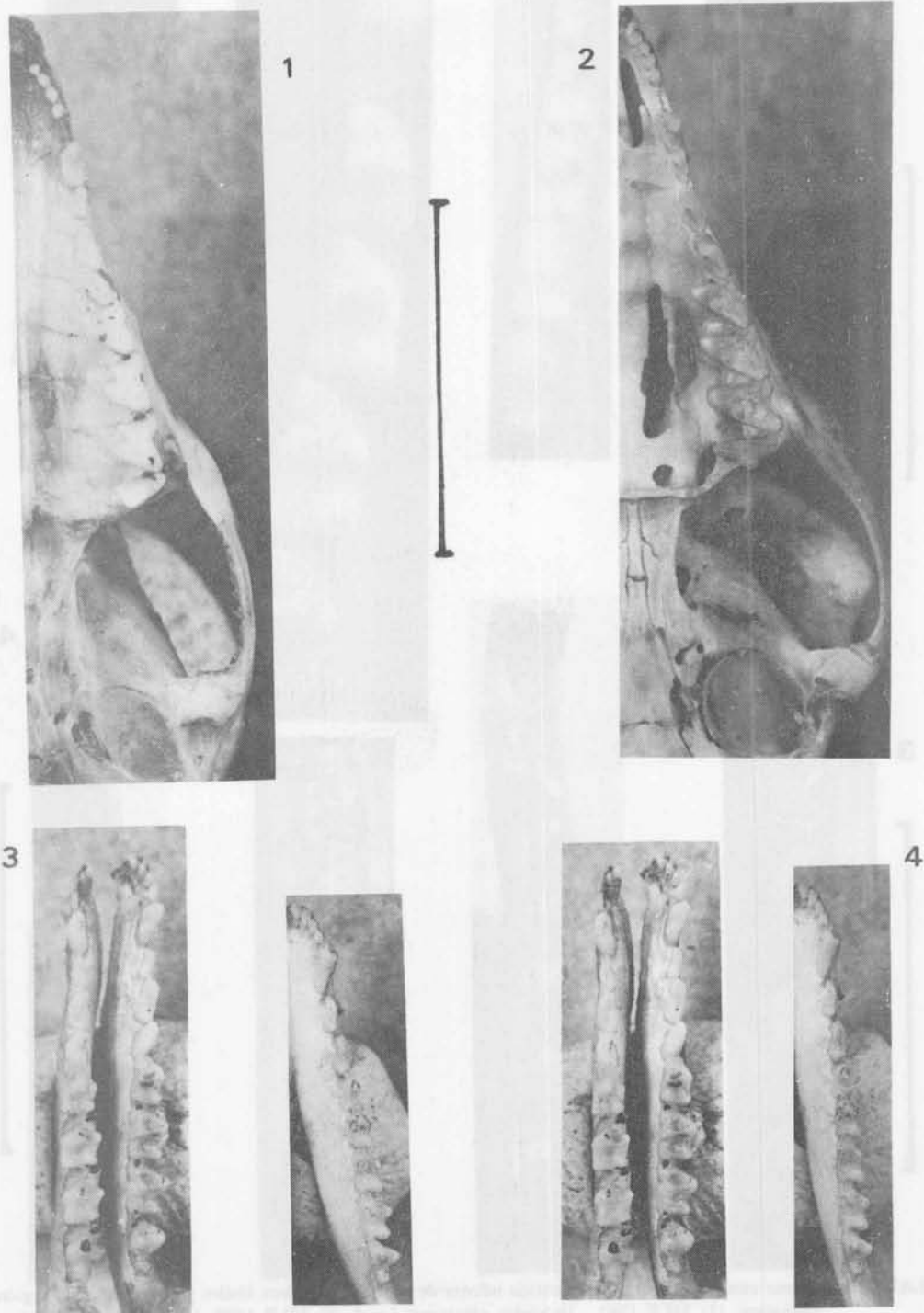
Agradecemos al Lic. Raúl Aramburu y Sr. Martín Galván, de la División Zoología Vertebrados del Museo de La Plata; al Sr. Raúl Vacca, por facilitarnos el material fósil de las colecciones del Museo de Ciencias Naturales de Mar del Plata; al Dr. Juan Quiroga, por su ayuda en la manipulación del instrumental microfotográfico, y al Lic. Mariano Bond y Dra. Zulma Gasparini por la lectura crítica del manuscrito.

Manuscrito recibido el 27 de marzo de 1987

Manuscrito revisado recibido el 15 de diciembre de 1989



LAMINA I - Pares estereoscópicas de la dentición inferior de varios didelfoideos fósiles y vivientes de la Región Pampeana: (1) MLP 1762, *Didelphis albiventris* Lund; (2) MLP 1438, *Lutreolina crassicaudata* (Desmarest) (pueden observarse varios de los puntos marcados en las cúspides para la determinación de los valores angulares AI); (3) MLP 11-119, Tipo de "*Perazoyphium brachygnathum*" Cabrera (*Sparassocynus bahiai* Mercerat); (4) MLP 46-V-13-52, Tipo de *Thylatheridium pascuali* Reig. Escala: 1 cm.



LAMINA II - (1) y (3) Vista palatal y par estereoscópico del ejemplar MLP 15-VII-81-1 de *Monodelphis dimidiata* (Wagner); (2) y (4) Vista palatal y par estereoscópico del ejemplar MLP 15-VII-81-422 de *Thylamys pusillus*. Escala: 1 cm.