



# ANÁLISIS ESTRUCTURAL DEL CRÁNEO DEL TUCO TUCO DE LOS TALAS, *CTENOMYS TALARUM* (RODENTIA, CAVIOMORPHA) ANTE ESFUERZOS DE MORDIDA

Guido N. Buezas<sup>1</sup>, Federico Becerra<sup>1</sup>, & Aldo I. Vassallo<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), Universidad Nacional de Mar del Plata (UNMdP)-Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). [Correspondencia: Aldo I. Vassallo <[avassallo@mdp.edu.ar](mailto:avassallo@mdp.edu.ar)>]

**RESUMEN.** *Ctenomys talarum* (peso corporal ~150 g) puede morder con los incisivos con una fuerza mayor de 3 kg<sub>f</sub>, por lo que estas piezas dentarias soportan un esfuerzo (fuerza de reacción) unas 20 veces mayor que su peso corporal. Las fuerzas de reacción que reciben los dientes al morder son transmitidas al resto del cráneo por los huesos y otros tejidos que lo constituyen. ¿Cómo se comporta estructuralmente el cráneo ante estos esfuerzos? Mediante el análisis de elementos finitos se estimó la tensión en el cráneo de *C. talarum* ante fuerzas de mordida aplicadas tanto sobre los incisivos superiores, al simular la acción de roer, como sobre el premolar 4 superior, al simular la trituración de alimentos. La mordida con incisivos produjo una tensión elevada en la cavidad glenoidea y en la arcada cigomática de 47,8 y 17,8 megapascales (MPa), respectivamente. La masticación unilateral (i.e., fuerza aplicada sobre el premolar 4 de un único lado del cráneo) generó valores de tensión relativamente mayores, comparados con los de roedura, entre los que se destacan los incrementos en la barra preorbitaria y en la arcada cigomática, con valores de 27,5 y 31,5 MPa, respectivamente. En ambas simulaciones de mordida, los factores de seguridad (i.e., cociente entre la capacidad máxima de soporte estructural y el esfuerzo real al que se ve sometido el cráneo) fueron elevados, y ningún valor fue inferior a 3. Los valores de tensión disímiles entre regiones equivalentes a derecha e izquierda, alternadamente mayores de uno u otro lado a lo largo del cráneo y durante la masticación unilateral, sugieren la existencia de un esfuerzo de torsión que actúa sobre el eje longitudinal del cráneo.

**ABSTRACT. STRUCTURAL ANALYSIS OF THE SKULL OF THE TALAS TUCO TUCO, *CTENOMYS TALARUM* (RODENTIA, CAVIOMORPHA) UNDER BITE EFFORTS.** An incisor bite by a Talas' tuco tuco (*Ctenomys talarum*, body weight ~150 g) may reach values over 3 kg<sub>f</sub> so that the incisor supports an effort (reaction force) about 20 times greater than the body weight of the animal. Reaction forces that teeth locally receive while biting are transmitted to the rest of the skull by the bones and other constitutive tissues. Thus, a question arises about how the skull structurally behaves at facing these mechanical stresses. Finite element analyses were used to estimate stresses in the cranium of *C. talarum* under biting efforts on either the upper incisors when simulating gnawing or the upper premolar 4 when simulating grinding foods. Incisor biting produced relatively high stresses in the glenoid cavity and in the zygomatic arch, 47.8 and 17.8 megapascals (MPa), respectively. Unilateral chewing (i.e., force being applied to premolar 4 only on one side of the skull) yielded relatively higher stress values compared to gnawing. Increases in stress at the preorbital bar and the anterior region of the zygomatic arch stand out, with values of 27.5 and 31.5 MPa, respectively. In both biting simulations, safety factors (i.e., the quotient between the maximum structural capacity and the real stress produced by loadings upon the cranium) were high, not observing any value lower than 3. Dissimilar stress values between equivalent left- and right-sided regions, being alternatively higher on one side or the other across the skull and during unilateral chewing, suggest the existence of torsional forces acting along the

longitudinal axis of the skull.

**Palabras clave:** Masticación, excavación, fuerza de mordida, análisis de elementos finitos, cráneo mamífero.

**Key words:** Chewing, digging, biting force, Finite Element Analysis, mammalian skull.

**Citar como:** Buezas G. N., F. Becerra, & A. I. Vassallo. 2023. Análisis estructural del cráneo del tuco tuco de Los Talas, *Ctenomys talarum* (Rodentia, caviomorpha) ante esfuerzos de mordida. Mastozoología Neotropical, 30(2):e0968. <https://doi.org/10.31687/saremMN.23.30.2.07.e0968>

## INTRODUCCIÓN

Los esfuerzos mecánicos que debe soportar el cráneo de los mamíferos durante la masticación no son despreciables cuando se los compara con los esfuerzos que soportan los huesos de las extremidades durante la locomoción. Mediciones experimentales muestran que la mara patagónica, *Dolichotis patagonum*, de 8 kg de peso corporal, al correr experimenta una fuerza de reacción del suelo de  $\sim 10$  kg<sub>f</sub> sobre cada una de sus extremidades (Vassallo & Rocha-Barbosa 2020), mientras que uno de sus incisivos, al morder puede experimentar una fuerza de reacción de 13 kg<sub>f</sub> (Becerra 2015); es decir 1,6 veces su peso corporal. Pese a que es un roedor caviomorfo de gran tamaño, la mara ejerce una fuerza de mordida relativamente baja. Por el contrario, el mucho más pequeño roedor subterráneo, conocido como tuco tuco de Los Talas, *C. talarum* (peso corporal  $\sim 150$  g), puede morder con una fuerza superior a 3 kg<sub>f</sub>, por lo que sus incisivos soportan un esfuerzo mecánico (i.e., fuerza de reacción) unas 20 veces mayor que su peso corporal (Becerra et al. 2011). Esta diferencia se debe no solo a que el tuco tuco posee un aparato masticatorio robusto con una fuerte musculatura aductora mandibular, sino, además, por la alometría negativa que existe entre la fuerza de mordida y la masa corporal (Van Daele et al. 2009). *C. talarum* se aparta de la relación entre fuerza de mordida y peso corporal obtenida para varias especies de mamíferos (Fig. 5 en Becerra et al. 2013); es decir, que muerde con una fuerza mayor de la esperada según su tamaño. Otras especies de mamíferos de relativamente pequeño tamaño corporal y elevada fuerza de mordida se encuentran entre los quirópteros, como *Trachops cirrhosus*: peso corporal 28 g, fuerza de mordida 1,4 kg<sub>f</sub> (Santana & Dumont 2009) y carnívoros vivérridos, como *Nandinia binotata*: peso corporal 1,5-3 kg, fuerza de mordida 3,9 kg<sub>f</sub> (Christiansen & Adolffsen 2005).

Las fuerzas de reacción que reciben localmente las piezas dentarias durante los eventos de mordida y

masticación son transmitidas al resto del cráneo por los huesos y otros tejidos que lo constituyen (Rafferty & Herring 1999; Buezas et al. 2017). Estudios realizados en diferentes especies de vertebrados muestran que estos esfuerzos pueden ser importantes (e.g., Herring & Teng 2000; Soons et al. 2010). Mantener la integridad estructural de los huesos craneales y espacios que alojan a los delicados órganos de los sentidos y al cerebro ante esfuerzos masticatorios y de otros tipos, como aquellos que resultan de impactos ocasionales o accidentales (e.g., encuentros agonísticos; caídas), es uno de los aspectos centrales del diseño del cráneo de los vertebrados (Hanken & Hall 1993).

Los esfuerzos sobre las piezas dentarias y la contracción de la musculatura masticatoria generan tensiones sobre el cráneo, que se cuantifican como fuerza por unidad de área (e.g., megapascales, 1MPa = 1 N/mm<sup>2</sup>). Según el punto de aplicación, la dirección y el sentido de los esfuerzos, existen tres tipos de tensión: de tracción, de compresión y de corte (Ortiz Berrocal 2007). El hueso se comporta como un material elástico que puede sufrir deformación y, eventualmente, falla estructural bajo la forma de fracturas o microfracturas si la tensión supera cierto valor, el cual varía según los diferentes tipos de hueso y especies (Currey 2006). Para caracterizar el desempeño estructural del cráneo ante esos esfuerzos, pueden estimarse los factores de seguridad presentes en diferentes regiones craneales. Cabe señalar que el factor de seguridad, concepto tomado de la ingeniería y la biomecánica, se refiere a la relación existente entre el esfuerzo máximo que puede soportar un elemento estructural, en este caso los huesos del cráneo, y el esfuerzo al que está sometido en condiciones biológicas reales (Alexander 1981). El tamaño, la forma y las propiedades mecánicas de los huesos determinan su capacidad para resistir estos esfuerzos (Currey 2006).

En los roedores existe una separación física (i.e., diastema) entre las piezas dentarias que roen y disgregan, los incisivos y aquellas que trituran el alimento,

los molariformes. El aparato masticatorio de los roedores es comparativamente robusto, con fuertes músculos masetéricos y pterigoideos (Turnbull 1970; Druzinsky 2015). La composición en tipos de fibras musculares es también un factor determinante de la capacidad para ejercer fuerzas elevadas o sostenidas. En un estudio reciente se encontró que los músculos aductores masetéricos profundo y superficial de *C. talarum* poseen un área relativa mayor de fibras musculares rápidas glicolíticas que el cuis pampeano, *Cavia aperea*, no excavador, lo que probablemente esté relacionado con la capacidad de ejercer fuerzas de mordida relativamente mayores respecto de otros roedores caviomorfos (Longo et al. 2021). La mandíbula y el cráneo de los roedores pueden estar sujetos a esfuerzos mecánicos elevados, a su vez aplicados repetidamente, que resultan de su modo de alimentación único: roer. La relativa mayor ventaja mecánica de la mordida con los molariformes, debido a su cercanía respecto de la articulación témporo-mandibular, determina que puedan ejercer mayores fuerzas con estas piezas dentarias. La trituración de alimentos abrasivos no depende únicamente de estas fuerzas elevadas, sino también de la morfología oclusal de los molares, que es en extremo diversa en los roedores (Ungar 2010).

El género *Ctenomys* ha evolucionado y diversificado en la porción sur de Sudamérica (Verzi et al. 2015), caracterizada, en gran parte, por ambientes relativamente abiertos como pastizales y estepas. Las especies del género poseen dietas abrasivas compuestas por una fracción importante de gramíneas (Comparatore et al. 1995), en comparación con otras especies de roedores caviomorfos en cuyas dietas predominan especies no graminosas y frutos (Ojeda et al. 2015). El tuco tuco de Los Talas es una especie herbívora subterránea que utiliza las patas y los incisivos para excavar sus galerías, por lo cual se la considera una especie braqui y dento excavadora. De forma particular, utiliza la excavación con incisivos cuando debe desagregar suelos compactos o cortar raíces fibrosas que se interponen en sus galerías (Vassallo 1998). Por tal motivo, además de los esfuerzos resultantes de roer con los incisivos y triturar con los molariformes ítems vegetales abrasivos, el cráneo y la mandíbula deben ser capaces de soportar los importantes esfuerzos provenientes de la dentoexcavación. Existen numerosos estudios previos sobre la anatomía del cráneo y postcráneo de varias especies del género *Ctenomys*, así como también de formas extintas de la familia Ctenomyidae (e.g., Reig & Quintana 1992; Lessa et al. 2008; Morgan et al. 2017). Estos estudios han puesto en evidencia

conspicuas adaptaciones morfológicas y funcionales relacionadas con la excavación y el modo de vida subterráneo. Entre estas cabe mencionar la robustez de los huesos de las extremidades (Morgan & Verzi 2006), la elevada ventaja mecánica de los músculos involucrados en la excavación y su composición en tipos de fibras musculares (Longo et al. 2021; Vassallo et al. 2021a,b), la elevada procumbencia y las propiedades del esmalte de los incisivos (De Santis et al. 2001; Vieytes et al. 2007; Borges et al. 2016; ver Echeverría et al. 2017 por un desacoplamiento entre ventajas mecánicas y procumbencia en tuco-tucos), entre otros caracteres.

El objetivo de este estudio fue analizar la tensión, medida como fuerza por unidad de área, generada en los huesos del cráneo del tuco tuco de Los Talas ante esfuerzos masticatorios que actúan sobre los incisivos y premolares. Para analizar el desempeño estructural del cráneo se estimaron los factores de seguridad en diferentes regiones, tanto del rostro como de la caja craneana. El estudio se basa, en gran parte, en el conocimiento de la fuerza de mordida que puede ejercer *C. talarum*, medida en vida mediante transductores de fuerza (Becerra et al. 2011; Vassallo et al. 2016). Si bien la elevada fuerza de mordida que ejercen los tuco tucos es conocida (Becerra 2015; Mora et al. 2018), no existen hasta el momento estudios que analicen las tensiones que debe soportar el cráneo durante los eventos de mordida realizados con los incisivos o bien con los molares. La aproximación utilizada en este estudio fue el análisis de elementos finitos, una técnica de simulación computacional desarrollada originalmente por la ingeniería y luego aplicada a estudios biológicos tanto anatómicos como paleontológicos (e.g., Mazzetta et al. 2004; Cox et al. 2015; Morales-García et al. 2019). Una de las ventajas que posee este análisis es que permite efectuar ensayos no destructivos del material o espécimen en estudio (e.g., Rayfield 2007).

## MATERIALES Y MÉTODOS

Escaneo MicroCT y reconstrucción de la geometría craneana. El cráneo y la mandíbula de un espécimen macho adulto (N° D8 10-12-01 Laboratorio Morfología Funcional y Comportamiento, IIMyC; peso 152,7 g) proveniente de la población natural de Mar de Cobo, Provincia de Buenos Aires (37° 45' S, 57° 56' O), fue tomografiado con un escáner de rayos X  $\mu$ CT SkyScan 1172 en el Laboratório de Técnicas Nucleares da Embrapa Instrumentação Agropecuária/CNPDA (São Carlos, SP, Brasil). Los parámetros utilizados para la adquisición de imágenes fueron: voltaje del tubo de rayos X 100 kV, 0-250

$\mu\text{A}$ , tamaño de pixel de la cámara de  $11,38 \mu\text{m}$ , y tamaño de vóxel de  $22,15 \mu\text{m}$ . Para las reconstrucciones de las imágenes transversales se utilizó el *software* NRecon v1.6 Bruker (2012), obteniéndose un total de 1861 cortes transversales.

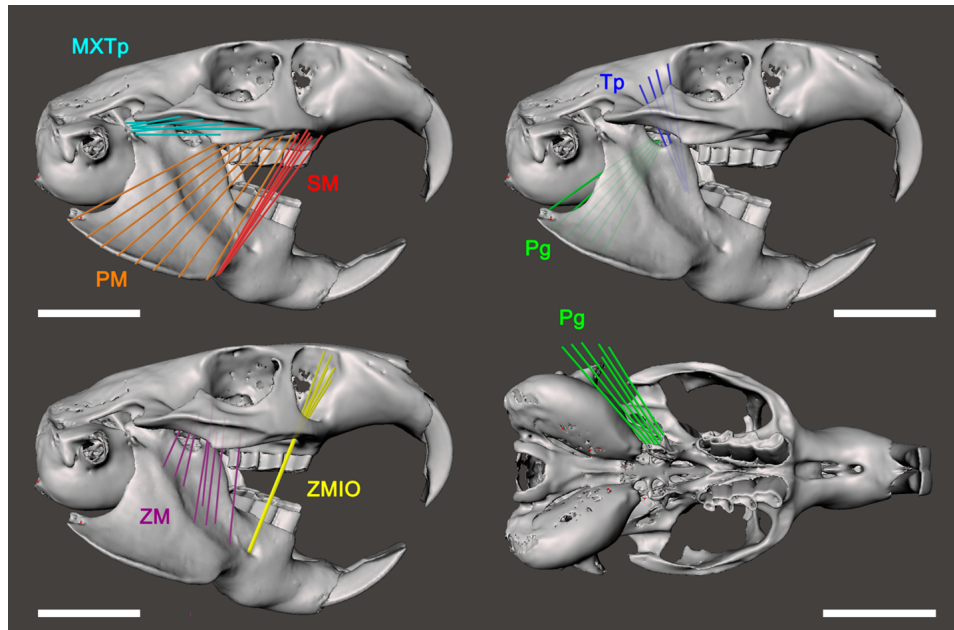
Propiedades óseas. El hueso del cráneo fue asumido como un material isotrópico lineal y elástico. El módulo de Young, proveniente de mediciones previas (Agüero 2013), fue  $E = 25,83$ , lo cual concuerda con los valores medidos en estudios previos en roedores (Cox et al. 2012). Se adoptó un valor de 0,3 para el coeficiente de Poisson (Vogel 2003; Currey 2006). Siguiendo a Keyak & Rossi (2000), se asumió que la falla ósea ocurre en el límite elástico crítico  $\sigma_{yc} = 163 \text{ MPa}$  (el promedio entre  $133 \text{ MPa}$  en tracción y  $193 \text{ MPa}$  en compresión; datos recopilados por Currey 2006). Las propiedades del hueso cortical fueron asignadas a las piezas dentarias. Esta simplificación en las propiedades del material dental se basa en los resultados de Cox et al. (2011), quienes concluyeron que las propiedades del material de los dientes tienen escaso efecto sobre los patrones de tensión en el cráneo, salvo en las piezas dentarias en sí mismas. Fuerzas musculares. Se consideraron los siguientes músculos aductores mandibulares: masetero superficial (SM), masetero profundo (PM), cigomático mandibular infraorbitario (ZMIO), cigomático mandibular (ZM), temporal (T), extensión posterior del músculo masetero (MXTp) y pterigoides (Pg). Las líneas de acción de la musculatura aductora mandibular (Fig. 1) fueron establecidas en base a estudios previos sobre la especie realizados por Becerra et al. (2011). Para establecer las líneas de acción de los músculos, se articuló el modelo de cráneo y de mandíbula de acuerdo a una mordida de incisivos con un ángulo de apertura de  $10^\circ$ , siguiendo a Becerra et al. (2011, 2014). Los módulos de fuerza muscular, estimados a partir del área transversal fisiológica de los músculos aductores mandibulares disecados, se tomaron de Becerra et al. (2011) y se informan en la **Tabla 1**.

Modelado de elementos finitos. Para este análisis se siguieron los procedimientos detallados en Buezas et al. (2019). Se segmentaron las imágenes de  $\mu\text{CT}$  y se construyó una malla superficial del cráneo. Las cavidades mayores de  $0,5 \text{ mm}$  de diámetro se incorporaron al modelo y se asimilaron como vacíos; las cavidades menores de  $0,5 \text{ mm}$  y otras discontinuidades geométricas se eliminaron utilizando herramientas de reparación de geometría tanto automáticas como manuales. Para discretizar el cráneo se usaron mallas superficiales con elementos tetraédricos de 10 nodos. Para todos estos pasos se utilizó el *software* AMIRA 5.4 4 (Thermo Fischer

Scientific, EE. UU.) y, finalmente, la discretización resultante (1.300.342 elementos tetraedros con un tamaño medio de elemento de  $0,2 \text{ mm}$ ; 2 159 040 nodos) se importó a Abaqus v6.12 (Simulia, Rhode Island, EE. UU.) para realizar la simulación y el análisis del modelo de elementos finitos. El número de elementos fue similar al utilizado en estudios previos (Cox et al. 2011) focalizados en estructuras óseas similares en tamaño y complejidad.

Condiciones de contorno. La fuerza de mordida en los incisivos y en el premolar 4 se calculó asumiendo la activación simultánea de los músculos aductores en ambos lados del cráneo. En la mordida con los incisivos, el modelo se configuró de la siguiente manera: las articulaciones témporomandibulares se restringieron totalmente en el desplazamiento de los nodos del centro de curvatura de la cavidad glenoidea; las fuerzas musculares se aplicaron como fuerzas distribuidas sobre las áreas de inserción muscular; el desplazamiento del nodo ubicado entre los incisivos se restringió en la dirección perpendicular al plano que contiene las cavidades glenoideas y el extremo de los incisivos. Estudios previos muestran que la masticación molar en los tuco tucos es oblicua y unilateral (Olivares et al. 2004). Por consiguiente, la masticación unilateral se modeló sobre la serie molariforme derecha, específicamente en el premolar 4, restringiéndose dos puntos sobre esta pieza dentaria. Es importante señalar que el premolar 4 en los tuco tucos es prácticamente indistinguible, tanto en tamaño como en forma, de los molares 1 y 2, mientras que el molar 3 está reducido.

Estimación de fuerzas. Para calcular las fuerzas de mordida en los incisivos y el premolar 4, así como los factores de seguridad en el cráneo, se cargó el modelo con los módulos de fuerzas correspondientes a los músculos aductores, y se especificaron los sitios de origen, inserción y líneas de acción muscular según se muestra en la **Fig. 1**. De esta manera, la fuerza de mordida es una resultante calculada a partir de los valores de fuerza de cada músculo y de su posición topográfica en el cráneo. Debido a las condiciones de contorno especificadas en la sección previa, las fuerzas de mordida resultaron en fuerzas de reacción sobre el modelo, específicamente sobre los incisivos y el premolar 4 superior. Los factores de seguridad (FS) fueron calculados como el cociente entre la tensión crítica en el límite elástico  $\sigma_{yc}$  (i.e., la capacidad máxima de soporte estructural) y la tensión de von Mises local  $\sigma_{VM}$  (i.e., la tensión a la que se ve sometida esa región particular durante su desempeño), es decir,



**Fig. 1.** Líneas de acción de la musculatura aductora mandibular de *Ctenomys talarum* utilizadas en el modelado por elementos finitos. Las líneas translúcidas indican el paso muscular por detrás de las estructuras óseas correspondientes. Referencias: SM, masetero superficial; PM, masetero profundo; ZM, cigomático mandibular; ZMIO, rama infraorbital del ZM; MXTp, extensión posterior del masetero; Tp, temporal; Pg, pterigoides. Escala: 1 cm.

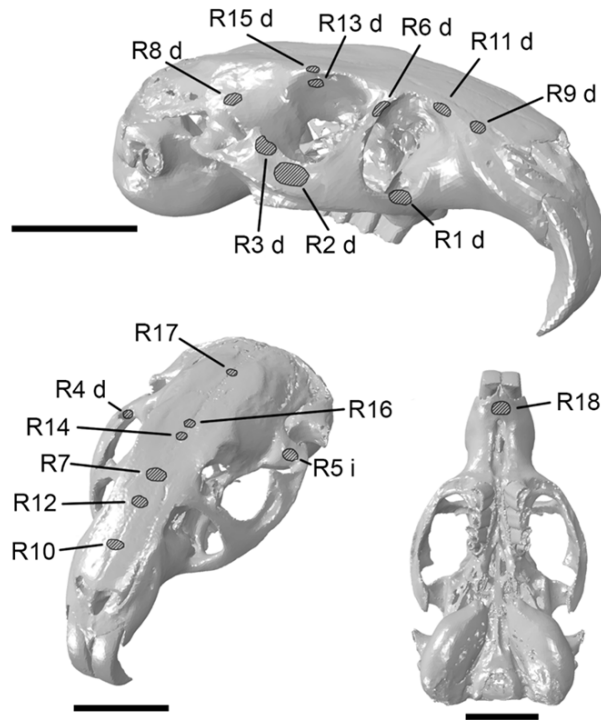
$FS = \sigma_{yc} / \sigma_{VM}$ . Los FS se calcularon en varias regiones craneales que abarcaron el diastema, la arcada cigomática y la bóveda (Fig. 2). Para evaluar la tensión multidireccional (i.e., compresión, tracción y corte) y eventual falla del material que compone una estructura, como puede ser el cráneo o un hueso de las extremidades, se suele utilizar, en los análisis de elementos finitos, la *tensión equivalente de von Mises*, que es útil como predictor de falla en una fractura dúctil, como la que puede tener lugar en el hueso (Rayfield 2007).

La fuerza de mordida a la altura de los incisivos, estimada por el modelo de elementos finitos, fue de 54,05 N. Al igual que en análisis previos (Buezas et al. 2019), la fuerza de mordida calculada mediante el modelo sobrestimó en  $\sim 70\%$  las mediciones experimentales en vida realizadas con transductores de fuerza (Becerra et al. 2011). Esta sobrestimación podría explicarse principalmente por las incertidumbres asociadas con la medición experimental de las fuerzas de mordida. Cuando se estudian desempeños en vida o parámetros fisiológicos, se debe tener en cuenta que existe un factor motivacional o comportamental en los animales (e.g., nivel de agresividad) que puede afectar los resultados, por lo que no es posible

garantizar que estos hayan ejercido sus máximas fuerzas de mordida durante un experimento (Becerra et al. 2011). Otra fuente de variación corresponde a la hipótesis sobre la activación simultánea de todos los músculos aductores (Weijjs 1994; Langenbach & van Eijden 2001) y a la estimación de las fuerzas musculares a partir del área de sección fisiológica de los músculos (Alexander 1983). Las incertidumbres asociadas con las áreas de inserción muscular y las direcciones de la fuerza muscular se consideran menores, ya que se establecieron directamente en base al espécimen disecado y tomografiado en este estudio.

En base a lo anterior, la discrepancia del valor arrojado por el modelo respecto de las fuerzas de mordida experimentales se asoció con una sobreestimación de las fuerzas musculares. Por lo tanto, en base a Buezas et al. (2019), las fuerzas musculares se redujeron de manera proporcional hasta que la fuerza de mordida obtenida, luego de realizar la simulación mediante el modelo, coincidió en magnitud con los valores registrados por Becerra et al. (2011). Las fuerzas, tanto iniciales como re escaladas, se informan en la **Tabla 1**. De esta manera, los valores de tensión en el cráneo que se informan en este estudio son coherentes con la fuerza de *C. talarum*.





**Fig. 2.** Diferentes regiones (R) del cráneo de *Ctenomys talarum* en donde se calculó la tensión generada ante la mordida con los incisivos y el premolar 4. En las **Tablas 2 y 3** se presentan los valores de tensión promedio para cada región. Escala 1 cm.

## RESULTADOS

Para la representación de las tensiones y su distribución en el cráneo del tuco tuco de Los Talas, se optó por presentar los resultados sobre vistas frontolaterales y mostrar el mapeo de las tensiones de von Mises (**Figs. 4 y 5**). Esta representación gráfica se complementa con los valores promedio de tensión (**Tablas 2 y 3**) calculados para cada región seleccionada, que se muestran en el **Fig. 2**. Para mostrar la anatomía interna correspondiente a estas regiones se provee una serie de secciones coronales microtomográficas del cráneo (**Fig. 3**), en las cuales puede apreciarse la distribución y masividad del tejido óseo.

La mordida en los incisivos produjo una tensión elevada en la cavidad glenoidea, donde articula la mandíbula, la cual está conformada por el proceso cigomático del escamoso. Se observaron valores de tensión relativamente elevados en el premaxilar, en adyacencia de los alvéolos de los incisivos, así como también en regiones posteriores del rostro, en la barra preorbitaria (R6) y en la región posterior de la arcada cigomática (R4; **Fig. 4; Tabla 2**). En

comparación con estos valores, el diastema no mostró tensiones importantes, con predominio de una coloración azul en el mapeo, salvo en los alvéolos de los incisivos (R18) donde la tensión fue mayor (**Fig. 4; Tabla 2**).

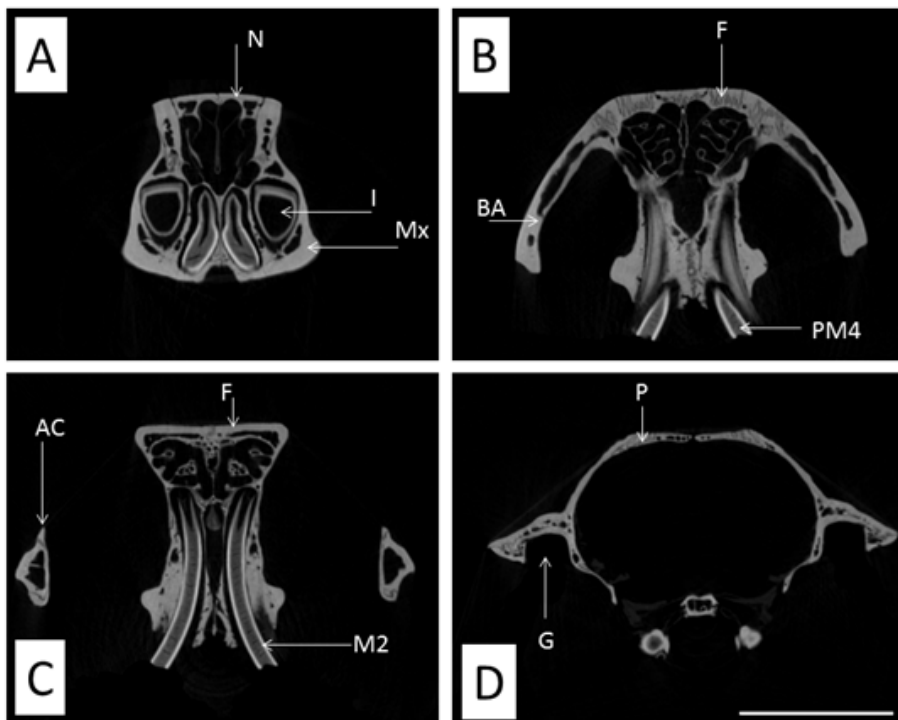
La mordida unilateral en el premolar 4 arrojó, para algunas regiones craneales, valores de tensión relativamente mayores de los encontrados para la mordida en incisivos (**Fig. 5; Tabla 3**). Se destacan los incrementos de tensión en la barra preorbitaria (**Fig. 2**, región R6d; **Fig. 5**) y en la región anterior de la arcada cigomática. De manera específica, en la porción anterior de la arcada cigomática del lado derecho (**Fig. 2** región R1d) -lado donde se simuló la masticación unilateral- se obtuvieron valores elevados de tensión (**Fig. 5; Tabla 3**). Esta simulación produjo asimetrías en los valores de tensión en regiones ubicadas a la derecha e izquierda del cráneo, por ejemplo en R1, 2, 3 y 13 (**Tabla 3**).

En ambas simulaciones de mordida a la altura de los incisivos y del premolar 4, los factores de seguridad fueron elevados, y no se observó ningún valor inferior a 3 (**Tablas 2 y 3**).

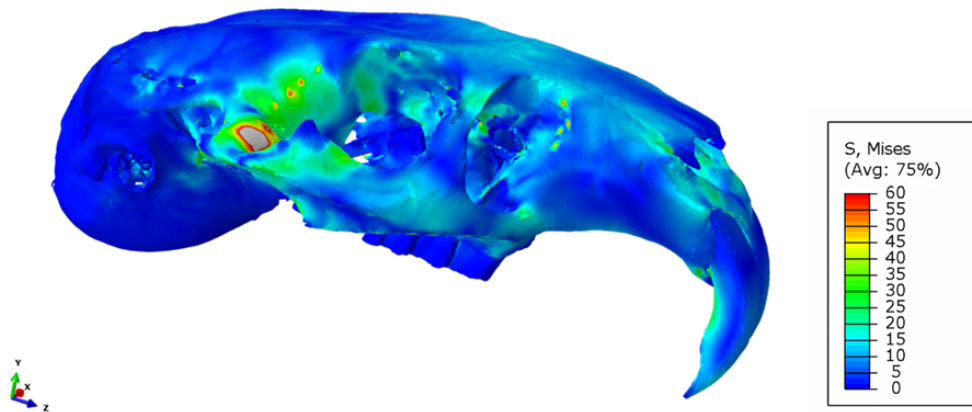
**Tabla 1**

Módulos de fuerza muscular estimados a partir del área transversal fisiológica de los músculos disecados de *Ctenomys talarum*, tomados de Becerra et al. (2011). Fuerza en los incisivos y el premolar 4 estimada por el modelo de elementos finitos en Newtons (N). Los valores escalados corresponden al ajuste proporcional efectuado para que la fuerza de mordida del modelo se corresponda con los valores en vivo (ver Materiales y Métodos). Referencias de los músculos: SM, masetero superficial; PM, masetero profundo; MXTp, extensión posterior del músculo masetero; ZMIO, cigomático mandibular infraorbitario; ZM, cigomático mandibular; T, temporal; Pg, pterigoideo.

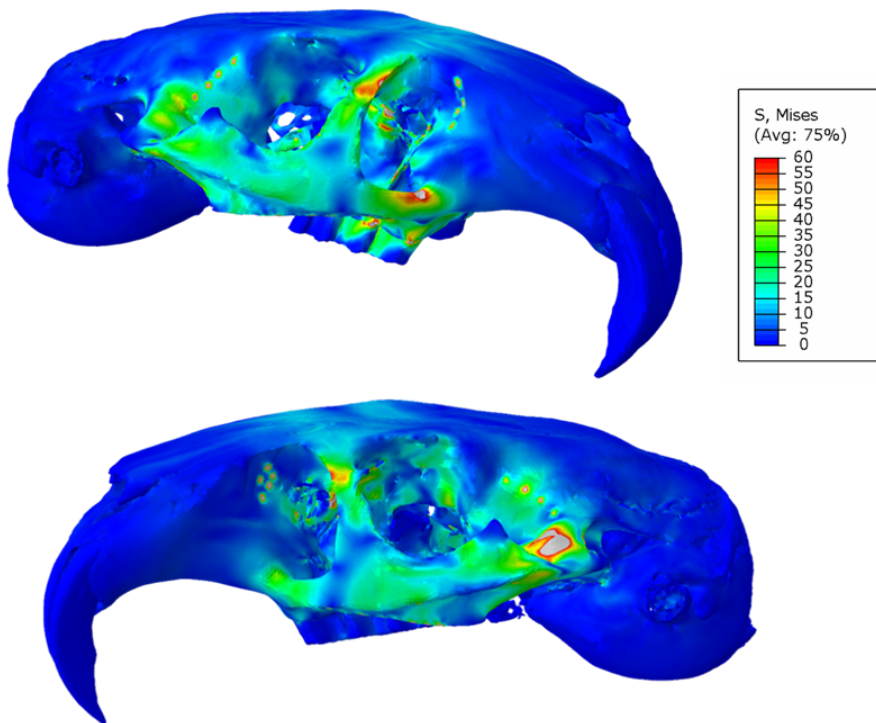
Músculos	Módulo (N)	Escalado (N)
SM	18,03	12,62
PM	23,55	16,48
MXTp	4,06	2,84
ZMIO	11,19	7,83
ZM	13,97	9,78
T	8,31	5,82
Pg	10,64	7,45
Fuerza en incisivos	32,4	
Fuerza en PM4	100,8	



**Fig. 3.** Cortes microtomográficos correspondientes a diferentes planos coronales del cráneo del tuco tuco de Los Talas, *Ctenomys talarum*. A: extremo posterior del diastema (R9 en Fig. 2); N: hueso nasal; I: raíz del incisivo; Mx: hueso maxilar. B: barra preorbitaria (R6 en Fig. 2); F: hueso frontal; BA: barra preorbitaria; PM4: premolar 4. C: arcada cigomática; AC (R2 en Fig. 2); F: hueso frontal; M2: molar 2; D: corte a la altura de las cavidades glenoideas; G (R5 en Fig. 2); P: hueso parietal. Escala: 1 cm, igual para todos los cortes.



**Fig. 4.** Mapeo de la tensión de von Mises en megapascales (MPa) en el cráneo de *Ctenomys talarum* ante una mordida en los incisivos de 32,4 N.



**Fig. 5.** Tensión de von Mises (MPa) en el cráneo de *Ctenomys talarum* ante una mordida unilateral en el premolar 4 derecho de 100,8 N. Arriba: lado de mordida. Abajo: lado de balance (no mordida). Note las asimetrías en el mapeo de tensiones en la región anterior de la arcada cigomática (R1 en la Fig. 2), en la fosa glenoidea y en la barra preorbitaria.



**Tabla 2**

Tensión de von Mises (MPa, megapascales) promedio para cada región seleccionada (**Fig. 2**) durante una mordida de 32,4 N con los incisivos. El factor de seguridad FS se calculó en base a una tensión de fractura de 163 MPa.

Región (R)	Tensión	FS
1	16,25	10,03
2	17,86	9,13
3	11,56	14,10
4	23,87	6,83
5	47,85	3,41
6	16,78	9,72
7	12,90	12,64
8	13,51	12,06
9	11,47	14,21
10	4,42	36,86
11	13,94	11,69
12	7,12	22,90
13	13,54	12,04
14	5,27	30,92
15	11,22	14,53
16	3,97	41,03
17	2,26	72,18
18	15,47	10,54

## DISCUSIÓN

El género *Ctenomys*, que incluye a los actuales tuco tucos, ocultos, o tunduques y varias especies extintas (Verzi et al. 2021) presenta notables adaptaciones morfológicas relacionadas con su comportamiento excavador y subterráneo (e.g., Álvarez et al. 2015; Vassallo et al. 2021a,b). Esto ocurre a la par de otro tipo de adaptaciones, tanto fisiológicas como comportamentales, vinculadas con su particular modo de vida (e.g., Antinuchi et al. 2007). El cráneo, la mandíbula, los procumbentes incisivos y la musculatura aductora mandibular son muy robustos, lo que confiere a los tuco tucos, pese a su relativamente pequeño tamaño corporal, la capacidad de ejercer elevadas fuerzas de mordida tanto con los incisivos como también con los molares. Se ha señalado que el aparato mandibular de esta especie, así como el de otras especies de roedores subterráneos, es dual, en el sentido que sirve a dos funciones principales: la alimenticia, que permite roer y triturar ítems vegetales relativamente abrasivos, y la dento excavatoria, que permite disgregar los suelos duros donde muchas veces construyen sus extensas galerías (Lessa et al. 2008). El tuco tuco de Los Talas, objeto del presente estudio, habita en suelos relativamente compactos (Cutrera et al. 2010) y utiliza los incisivos para excavar (Vassallo 1998). Esta función complementa a la que desempeñan las fuertes garras y musculatura de

las extremidades anteriores, y permite así desagregar y mover el suelo durante la construcción de las galerías.

Un estudio previo focalizado en la mandíbula del tuco tuco de Los Talas (Buezas et al. 2019) mostró que esta experimenta una tensión relativamente elevada en el ángulo de la mandíbula y en la región entre el cóndilo y el proceso coronoides. En ambas regiones, el hueso de la mandíbula es relativamente delgado en comparación con el espesor, por ejemplo, en el diastema mandibular (**Fig. 3A**). En el presente estudio, los mayores valores de tensión en el cráneo, especialmente durante la masticación unilateral, se concentraron en la arcada cigomática y en la barra pre orbitaria, lo cual concuerda con lo observado en el estudio de Cox et al. (2012) en ardilla, rata y cobayo. Es de notar que la fuerza de la mordida en este último, cuyo peso corporal es entre 3 y 4 veces mayor que el del tuco tuco de Los Talas, es de solo 19,45 N, y constituye apenas un 60 % de la fuerza de mordida en los incisivos del tuco tuco. Esta fuerza de mordida comparativamente menor probablemente sea la causa de que la tensión registrada a lo largo de la arcada cigomática del cobayo fuera de ~5MPa (**Fig. 3** en Cox et al. 2012), mientras que en el tuco tuco el valor promedio obtenido en esta estructura fue de ~15 MPa. Pese a los relativamente altos valores de tensión observados en la arcada cigomática

**Tabla 3**

Tensión de von Mises (MPa, megapascales) promedio para cada región seleccionada (tanto del lado derecho [d] como izquierdo [i] del cráneo; **Fig. 2**) durante una mordida de 100,8 N con el premolar 4 derecho. El factor de seguridad FS se calculó en base a una tensión de fractura de 163 MPa.

Región	Tensión	FS	Región	Tensión	FS
1 d	31,54	5,17	9 d	1,56	104,41
1 i	17,57	9,28	9 i	0,97	168,48
2 d	9,49	17,18	10	1,28	127,50
2 i	14,45	11,28	11 d	1,80	90,37
3 d	11,54	14,12	11 i	3,53	46,11
3 i	3,36	48,49	12	3,51	46,49
4 d	31,67	5,15	13 d	4,29	37,98
4 i	34,40	4,74	13 i	11,23	14,52
5 d	24,38	6,69	14	2,88	56,54
5 i	43,24	3,77	15 d	6,40	25,46
6 d	24,37	6,69	15 i	5,12	31,84
6 i	27,52	5,92	16	2,96	55,16
7	7,31	22,29	17	1,71	95,20
8 d	6,55	24,87	18	1,40	116,05
8 i	8,21	19,85			

durante las mordidas con incisivos y premolares del tuco tuco, los factores de seguridad estimados fueron  $\geq 5$ .

Resulta interesante comparar los resultados obtenidos en el tuco tuco con estudios en otras especies de roedores subterráneos. McIntosh & Cox (2016) analizaron el comportamiento estructural del cráneo en dos especies de ratas topo (Familia Bathyergidae), la dentoexcavadora rata topo de Mechow *Fukomys mechowii* y la braquiexcavadora rata topo de las dunas del Cabo *Bathyergus suillus*, durante la mordida con los incisivos. En ambas especies, la distribución de tensión de von Mises fue mayor a lo largo de la arcada cigomática, especialmente en las cavidades glenoideas y en los sitios de inserción muscular. En la rata topo dentoexcavadora se registraron valores de tensión en promedio mayores que en la especie braquiexcavadora. Los autores informaron un valor promedio de tensión de von Mises de 1,06 MPa en la rata topo de Mechow; sin embargo, este valor está por debajo del registrado en regiones particulares del cráneo. Los autores sugieren que, al estar los valores de tensión muy por debajo del límite de falla del tejido óseo, las tensiones en el cráneo de las especies analizadas no serían importantes en un contexto evolutivo. Por el contrario, los valores de tensión de von Mises pueden diferir en un orden de magnitud en regiones particulares del cráneo, tal como se ha visto en el caso del tuco tuco de Los Talas en el presente estudio (**Fig. 5; Tablas 2 y 3**). Por otra parte, los continuos esfuerzos mecánicos que resultan de roer

podrían generar fatiga en el tejido óseo y causar perforaciones en el hueso palatal (e.g., en el roedor dento excavador *Nannospalax ehrenbergi*; Zuri & Terkel 2001 u otro tipo de patologías Mancinelli & Capello 2016). Estas observaciones indican que la resistencia estructural del cráneo ante esfuerzos generados por el aparato masticatorio es un factor importante desde el punto de vista evolutivo.

Los valores de estrés de von Mises disímiles entre regiones equivalentes a derecha e izquierda del cráneo en la simulación de masticación unilateral sobre el premolar 4 (que son mayores a uno u otro lado, de manera alternada, a lo largo del eje anteroposterior; e.g., ver regiones 1, 9, 11 y 13 en la **Tabla 3**) indican la existencia de esfuerzos asimétricos. Esto podría estar relacionado con cierto grado de torsión que actúa sobre el eje longitudinal del cráneo. Este tipo de esfuerzo fue propuesto y analizado por Greaves (1985, 2012) para el cráneo de los artiodáctilos, los cuales –al igual que algunas especies de roedores como la estudiada aquí– realizan una masticación unilateral oblicua con una sola de las series molares a la vez (e.g., Fortelius 1985). Greaves propuso que la barra post orbitaria de los artiodáctilos podría estar actuando como un elemento que permite soportar los esfuerzos de torsión en el cráneo. Cabe mencionar que las diferencias morfológicas a nivel del cráneo entre artiodáctilos y roedores caviomorfos harían intrasferibles las conclusiones de Greaves a estructuras como la barra preorbitaria en nuestro modelo de estudio (ver Becerra & Vassallo 2023).

Sin embargo, los valores observados a lo largo del cráneo del tuco tuco en la simulación de masticación unilateral podrían sustentar la hipótesis de Walter Greaves acerca de los esfuerzos de torsión que actúan sobre el cráneo en eventos de mordida unilateral.

Los resultados de este estudio muestran que las fuerzas de reacción provenientes de la mordida con incisivos y molares generan valores de tensión alejados de aquellos que pueden generar falla ósea en los huesos de la caja craneana en las regiones R14, 16 y 17 (Tablas 2 y 3). Incluso en la región orbital R13, la tensión que predice el modelo durante la simulación de la mordida con el premolar 4 determina un factor de seguridad alto de 14,5. La arcada cigomática y algunas regiones del rostro, particularmente durante la mordida con incisivos, presentan valores de tensión relativamente mayores que los experimentados en la caja craneana, aunque también alejados de una eventual falla ósea, al menos bajo los esfuerzos masticatorios simulados y validados en correspondencia con mediciones experimentales in vivo (Becerra et al. 2011).

Los factores de seguridad estimados para las estructuras craneomandibulares en contextos de roedura y masticación (e.g., Thomason & Russell 1986; Cox et al. 2012; Vassallo 2016; Buezas et al. 2019; este estudio) son mayores que los estimados para huesos largos de las extremidades de roedores, los cuales varían entre 1,4 a 5 según un estudio de Biewener (1983), y para huesos largos de caballos al galope (4,8; Alexander (1981)). En el cráneo, el rango de factores de seguridad parece ser mucho más amplio y difiere en un orden de magnitud o incluso dos, como se informa en este estudio (Tablas 2 y 3), lo cual estaría vinculado con la mayor complejidad tanto estructural como funcional del cráneo. La función masticatoria, desempeñada por la región rostral, y la función de alojamiento y protección de órganos sensoriales y del sistema nervioso central, desempeñada principalmente por el neurocráneo, están parcialmente separadas. No obstante, los esfuerzos mecánicos y las tensiones concomitantes que tienen lugar en una u otra de estas dos grandes regiones craneanas son transmitidos a otras partes del cráneo (Herring & Mucci 1991; Byron et al. 2023), las cuales son heterogéneas en aspectos tales como el espesor y la forma de los huesos (ej. Moreno et al. 2008), como puede observarse en la especie aquí estudiada (Fig. 3). Esta podría ser una de las razones que explican la heterogeneidad en los factores de seguridad. Por otra parte, además de los masticatorios, otros esfuerzos pueden ser selectivamente relevantes en el diseño del cráneo, como los provenientes de impactos ac-

cidentales o de encuentros agresivos, los que son frecuentes en los tuco tucos (Zenuto et al. 2002) y en otras especies de mamíferos (e.g., Jaslow & Biewener 1995).

Alcance de los resultados. El modelo virtual del cráneo de *Ctenomys talarum* analizado en el presente estudio es, como todo modelo, una simplificación. Para construirlo, se han tenido en cuenta las propiedades mecánicas del tejido óseo, medidas experimentalmente en el hueso de la misma especie, lo cual es un aspecto que otorga validez a los resultados obtenidos. Los esfuerzos a los que fue sometido el modelo fueron consistentes con mediciones experimentales de la fuerza de mordida in vivo, lo cual es también un aspecto a favor. Sin embargo, el cráneo está constituido por otros tejidos, además del hueso, que no están incluidos en el modelo aquí analizado. Dos en particular son importantes respecto de los esfuerzos que debe soportar el cráneo: 1) el tejido conectivo rico en fibras elásticas de colágeno presente en las suturas craneanas, y 2) el ligamento periodontal que une las piezas dentarias con el hueso alveolar, también con abundantes fibras elásticas de colágeno. Estos tejidos tienen la capacidad de transferir y amortiguar tensiones provenientes de la masticación o de impactos mecánicos sobre el cráneo (Moxham & Berkovitz 1995). Estudios a futuro podrán incorporar al modelo las propiedades mecánicas de estos tejidos, lo cual podría modificar, por ejemplo, los valores de tensión en regiones adyacentes a las piezas dentarias.

## AGRADECIMIENTOS

El estudio de la biología y la morfología de los tuco tucos es una labor colectiva con aportes realizados por numerosos colegas a los que sería imposible incluir aquí en su totalidad, sin embargo, A. I. V. desea expresar su agradecimiento por las discusiones e intercambios de opiniones a E. Lessa, D. Verzi, M. Mora, A. Casinos y O. Rocha-Barbosa. También, a los integrantes del Laboratorio de Morfología Funcional y Comportamiento, FCEyN. Al Dr. Adrián Cisilino, del INTEMA Facultad de Ingeniería, CONICET UNMdP, por su invaluable ayuda con los análisis de elementos finitos. El manuscrito original fue mejorado gracias al aporte de revisores anónimos. Financiamiento: CONICET PIP 11220130100375, EXA UNMdP.

## LITERATURA CITADA

- AGÜERO, N. 2013. Análisis biomecánico de la mandíbula de un roedor caviomorfo (*Ctenomys talarum*). Tesis de Ingeniería, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. <http://dx.doi.org/10.25085/rsea.780101>
- ALEXANDER, R. M. 1981. Factors of safety in the structure of animals. *Science Progress* 67:109-130.
- ALEXANDER, R. M. 1983. *Animal mechanics*. Blackwell Scientific Publication, Oxford, UK.

- ÁLVAREZ, A. ET AL. 2015. Diversity of craniomandibular morphology in caviomorph rodents: an overview of macroevolutionary and functional patterns. *Biology of Caviomorph Rodents: Diversity and Evolution* (A. I. Vassallo, & C. D. Antenuchi, eds.). SAREM Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Buenos Aires, Argentina. <http://dx.doi.org/10.1002/9781118846506.ch2>
- ANTINUCHI, C. D., R. R. ZENUTO, F. LUNA, A. P. CUTRERA, P. P. PERISSINOTTI, & C. BUSCH. 2007. Energy budget in subterranean rodents: insights from the tuco tuco *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae). The quintessential naturalist: honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson. (D. A. Kelt, E. P. Lessa, J. A. Salazar-Bravo, & J. L. Patton, eds.). The University of California Press, Berkeley, California, USA. <http://dx.doi.org/10.1525/california/9780520098596.003.0005>
- BECERRA, F. 2015. Aparato masticatorio en roedores caviomorfos (Rodentia, Hystricognathi): Análisis morfofuncional, con énfasis en el género *Ctenomys* (Ctenomyidae). Ph.D. dissertation, Universidad Nacional de Mar del Plata. Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. <http://dx.doi.org/10.19137/cienvet202325103>
- BECERRA, F., A. I. ECHEVERRÍA, A. I. VASSALLO, & A. CASINOS. 2011. Biting forces and jaw biomechanics in the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Caviomorpha: Octodontoidea). *Canadian Journal of Zoology* 89:334-342. <http://dx.doi.org/10.1139/z11-007>
- BECERRA, F., A. CASINOS, & A. I. VASSALLO. 2013. Biting Performance and Skull Biomechanics of a Chisel Tooth Digging Rodent (*Ctenomys tuconax*; Caviomorpha; Octodontoidea) *Journal of Experimental Zoology* 319A:74-85. <http://dx.doi.org/10.1002/jez.1770>
- BECERRA, F., A. I. ECHEVERRÍA, A. CASINOS, & A. I. VASSALLO. 2014. Another one bites the dust: bite force and ecology in three caviomorph rodents (Rodentia, Hystricognathi). *Journal of Experimental Zoology* 321:220-232. <http://dx.doi.org/10.1002/jez.1853>
- BECERRA, F., & A. I. VASSALLO. 2023. Shape analysis of the preorbital bar in caviomorph rodents. *Journal of Morphology* 284, e21646. <https://doi.org/10.1002/jmor.21646>
- BIEWENER, A. A. 1983. Locomotory stresses in the limb bones of two small mammals: the ground squirrel and chipmunk. *Journal of Experimental Biology* 103:131-154. <http://dx.doi.org/10.1242/jeb.103.1.131>
- BORGES, L. R., R. MAESTRI, B. B. KUBIAK, D. GALIANO, R. FORNEL, & T. R. O. FREITAS. 2016. The role of soil features in shaping the bite force and related skull and mandible morphology in the subterranean rodents of genus *Ctenomys* (Hystricognathi: Ctenomyidae). *Journal of Zoology* 117:447-462. <http://dx.doi.org/10.1111/jzo.12398>
- NRECON v1.6 BRUKER-MICRO CT MORPHOMETRIC PARAMETERS MEASURED BY SKYSCAN TM CT-ANALYSER SOFTWARE. REF MAN 2012:1-49.
- BUEZAS, G. N., F. BECERRA, & A. I. VASSALLO. 2017. Cranial suture complexity in caviomorph rodents (Rodentia; Ctenohystrica). *Journal of Morphology* 278:1125-1136. <http://dx.doi.org/10.1002/jmor.20699>
- BUEZAS, G. N., F. BECERRA, A. I. ECHEVERRÍA, A. CISILINO, & A. I. VASSALLO. 2019. Mandible strength and geometry in relation to bite force: a case study in three caviomorph rodents. *Journal of Anatomy* 234:564-575. <http://dx.doi.org/10.1111/joa.12946>
- BYRON, C. ET AL. 2023. Sagittal suture strain in capuchin monkeys (*Sapajus* and *Cebus*) during feeding. *American Journal of Biological Anthropology* 180:633-654. <http://dx.doi.org/10.1002/ajpa.24701>
- CHRISTIANSEN, P., & J. ADOLFSEN. 2005. Bite forces, canine strength and skull allometry in carnivores (Mammalia, Carnivora). *Journal of Zoology* 266:133-151. <http://dx.doi.org/10.1017/s0952836905006643>
- COMPARATORE, V. M., M. S. CID, & C. BUSCH. 1995. Dietary preferences of two sympatric subterranean rodent populations in Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 68:197-206.
- COX, P. G., M. J. FAGAN, E. J. RAYFIELD, & N. JEFFERY. 2011. Finite element modeling of squirrel, guinea pig and rat skulls: using geometric morphometrics to assess sensitivity. *Journal of Anatomy* 219:696-709. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7580.2011.01436.x>
- COX, P. G., E. J. RAYFIELD, M. J. FAGAN, A. HERRER, T. C. PATAKY, & N. JEFFERY. 2012. Functional evolution of the feeding system in rodents. *PLoS One* 7:e36299. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0036299>
- COX, P. G., A. RINDERKNECHT, & R. E. BLANCO. 2015. Predicting bite force and cranial biomechanics in the largest fossil rodent using finite element analysis. *Journal of Anatomy* 226: 215-223. <http://dx.doi.org/10.1111/joa.12282>
- CURREY, J. D. 2006. *Bones, Structure and Mechanics*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- CUTRERA, A. P., M. S. MORA, C. D. ANTENUCCI, & A. I. VASSALLO. 2010. Intra and interspecific variation in home range size in two sympatric species of tuco tuco: *Ctenomys australis* and *C. talarum*. *Journal of Mammalogy* 91:1425-1434. <http://dx.doi.org/10.1644/10-mamm-a-057.1>
- DE SANTIS, L. M., G. J. MOREIRA, & C. M. GARCÍA ESPONDA. 2001. Microestructura del esmalte de los incisivos de *Ctenomys azarae* y *C. talarum* (Rodentia, Ctenomyidae). *Mastozoología Neotropical* 8:5-14.
- DRUZINSKY, R. E. 2015. The oral apparatus of rodents: variations on the theme of a gnawing machine. *Evolution of the rodents: Advances in phylogeny, functional morphology, and development* (P. G. Cox, & L. Hautier, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK. <http://dx.doi.org/10.1017/cbo9781107360150.013>
- ECHEVERRÍA, A. I., F. BECERRA, G. N. BUEZAS, & A. I. VASSALLO. 2017. Bite it forward... bite it better? Incisor procumbency and mechanical advantage in the chisel-tooth and scratch-digger genus *Cenomys* (Caviomorpha, Rodentia). *Zoology* 125:53-68. <http://dx.doi.org/10.1016/j.zool.2017.08.003>
- FORTELIUS, M. 1985. Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica* 180:1-76.
- GRAEVES, W. S. 1985. The mammalian postorbital bar as torsion resisting helical strut. *Journal of Zoology* 207:125-136. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7998.1985.tb04918.x>
- GRAEVES, W. S. 2012. *The Mammalian Jaw: A Mechanical Analysis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- HANKEN, J., & B. K. HALL. 1993. *The skull*. Chicago University Press, Chicago, USA.
- HERRING, S. W., & R. J. MUCCI. 1991. In vivo strain in cranial sutures: the zygomatic arch. *Journal of Morphology* 207:225-239. <http://dx.doi.org/10.1002/jmor.1052070302>
- HERRING, S. W., & S. TENG. 2000. Strain in the braincase and its sutures during function. *American Journal of Physical Anthropology* 112:575-593. [http://dx.doi.org/10.1002/1096-8644\(200008\)112:4<575::aid-ajpa10>3.0.co;2-0](http://dx.doi.org/10.1002/1096-8644(200008)112:4<575::aid-ajpa10>3.0.co;2-0)
- JASLOW, C. R., & A. A. BIEWENER. 1995. Strain patterns in the horncores, cranial bones and sutures of goats (*Capra hircus*) during impact loading. *Journal of Zoology* 235:193-210. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7998.1995.tb05137.x>
- KEYAK, J. H., & S. A. ROSSI. 2000. Prediction of femoral fracture load using finite element models: an examination of stress- and strain-based failure theories. *Journal of Biomechanics* 33:209-214. [http://dx.doi.org/10.1016/s0021-9290\(99\)00152-9](http://dx.doi.org/10.1016/s0021-9290(99)00152-9)
- LANGENBACH, G. E. J., & T. M. G. J. VAN EIJDEN. 2001. Mammalian feeding motor patterns. *American Zoologist* 41:1338-1351. <http://dx.doi.org/10.1093/icb/41.6.1338>
- LESSA, E. P., A. I. VASSALLO, D. H. VERZI, & M. S. MORA. 2008. Evolution of morphological adaptations for digging in living and extinct ctenomyid and octodontid rodents. *Biological Journal of the Linnean Society* 95:267-283. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01057.x>
- LONGO, M. V., A. DÍAZ, A. I. VASSALLO, & M. COHEN. 2021. Functional morphology and fiber types of the masseter muscles of two caviomorph rodents with contrasting lifestyles, *Ctenomys talarum* (Ctenomyidae) and *Cavia aperea* (Caviidae). *Journal of*

- Morphology 282:588-599. <http://dx.doi.org/10.1002/jmor.21336/v1/review1>
- MANCINELLI, E., & V. CAPELLO. 2016. Anatomy and disorders of the oral cavity of rat-like and squirrel-like rodents. *Veterinary Clinics: Exotic Animal Practice* 19:871-900. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cvex.2016.04.008>
- MAZZETTA, G. V., A. P. CISILINO, & E. BLANCO. 2004. Distribución de tensiones durante la mordida en la mandíbula de *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, 1985 (Theropoda: Abelisauridae). *Ameghiniana* 41:605-617.
- MCINTOSH, A. F., & P. G. COX. 2016. The impact of gape on the performance of the skull in chisel-tooth digging and scratch digging mole-rats (Rodentia: Bathyergidae). *Royal Society Open Science* 3:160568. doi: 10.1098/rsos.160568. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.160568>
- MORA, M. S., F. BECERRA, & A. I. VASSALLO. 2018. An allometric analysis of sexual dimorphism in *Ctenomys australis*: integrating classic morphometry and functional performance in vivo. *Zoology* 127:27-39. <http://dx.doi.org/10.1016/j.zool.2018.02.005>
- MORALES-GARCÍA, N. M., T. D. BURGESS, J. J. HILL, P. G. GILL, & E. J. RAYFIELD. 2019. The use of extruded finite-element models as a novel alternative to tomography-based models: a case study using early mammal jaws. *Journal of the Royal Society Interface* 16:20190674. <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2019.0674>
- MORENO, K. ET AL. 2008. Cranial performance in the Komodo dragon (*Varanus komodoensis*) as revealed by high-resolution 3-D finite element analysis. *Journal of Anatomy* 212:736-746. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7580.2008.00899.x>
- MORGAN, C. C., & D. H. VERZI. 2006. Morphological diversity of the humerus of the South American subterranean rodent *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae). *Journal of Mammalogy* 87:1252-1260. <http://dx.doi.org/10.1644/06-mamm-a-033r1.1>
- MORGAN, C. C., D. H. VERZI, A. I. OLIVARES, & E. C. VIEYTES. 2017. Craniodental and forelimb specializations for digging in the South American subterranean rodent *Ctenomys* (Hystricomorpha, Ctenomyidae). *Mammalian Biology* 87:118-124. <http://dx.doi.org/10.1016/j.mambio.2017.07.005>
- MOXHAM, B. J., & B. K. B. BERKOVITZ. 1995. The effects of external forces on the periodontal ligament. *The Periodontal Ligament in Health and Disease*. (K. B. Berkovitz, B. J. Moxham, & H. N. Newman, eds.). Mosby-Wolf, London, UK. [http://dx.doi.org/10.1016/0026-2862\(85\)90043-3](http://dx.doi.org/10.1016/0026-2862(85)90043-3)
- OJEDA, R. A., A. NOVILLO, & A. A. OJEDA. 2015. Large-scale richness patterns, biogeography and ecological diversification in Caviomorph rodents. *Biology of caviomorph rodents: diversity and evolution*. (A. I. Vassallo, & D. Antenucci, eds.). SAREM, Buenos Aires, Argentina. <http://dx.doi.org/10.1002/9781118846506.ch1>
- OLIVARES A. I., D. H. VERZI, & A. I. VASSALLO. 2004. Masticatory morphological diversity and chewing modes in South American caviomorph rodents (Octodontidae). *Journal of Zoology* 263:267-277. <http://dx.doi.org/10.1017/s095283690400500x>
- ORTIZ BERROCAL, L. 2007. *Resistencia de materiales*. McGraw-Hill, Madrid, España.
- RAFFERTY, K. L., & S. W. HERRING. 1999. Craniofacial sutures: morphology, growth, and in vivo masticatory strains. *Journal of Morphology* 242:167-179. [http://dx.doi.org/10.1002/\(sici\)1097-4687\(199911\)242:2<167::aid-jmor>3.0.co;2-1](http://dx.doi.org/10.1002/(sici)1097-4687(199911)242:2<167::aid-jmor>3.0.co;2-1)
- RAYFIELD, E. 2007. Finite Element Analysis and understanding the biomechanics and evolution of living and fossil organisms. *Annual Review of Earth and Planetary Science* 35:541-576. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.earth.35.031306.140104>
- REIG, O. A., & C. A. QUINTANA. 1992. Fossil ctenomyine rodents of the genus *Euclaphorus* (Caviomorpha: Octodontidae) from the Pliocene and Early Pleistocene of Argentina. *Ameghiniana* 29:363-380.
- SANTANA S. E., & E. R. DUMONT. 2009. Connecting behaviour and performance: the evolution of biting behaviour and bite performance in bats. *Journal of Evolutionary Biology* 22:2131-45. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01827.x>
- SOONS, J. ET AL. 2010. Mechanical stress, fracture risk, and beak evolution in Darwin's ground finches (*Geospiza*). *Philosophical Transactions of the Royal Society* 365:1093-1098. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2009.0280>
- THOMASON, J. J., & A. P. RUSSELL. 1986. Mechanical factors in the evolution of the mammalian secondary palate: a theoretical analysis. *Journal of Morphology* 189:199-213. <http://dx.doi.org/10.1002/jmor.1051890210>
- TURNBULL, W. D. 1970. *Mammalian Masticatory Apparatus*. Fieldiana: Geology 18:148-356.
- UNGAR, P. 2010. *Mammal Teeth: Origin, Evolution, and Diversity*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA. <http://dx.doi.org/10.1007/s10914-013-9245-2>
- VAN DAELE, P. A. A. G., A. HERREL, & D. ADRIAENS. 2009. Biting performance in teeth-digging African Mole-Rats (*Fukomys*, Bathyergidae, Rodentia). *Physiological and Biochemical Zoology* 82:40-50. <http://dx.doi.org/10.1086/594379>
- VASSALLO, A. I. 1998. Functional morphology, comparative behaviour, and adaptation in two sympatric subterranean rodents genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Octodontidae). *Journal of Zoology* 244:415-427. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7998.1998.tb00046.x>
- VASSALLO, A. I. 2016. Analysis of arch like bones: the rodent mandible as a case of study. *Journal of Morphology* 277:879-887. <http://dx.doi.org/10.1002/jmor.20541>
- VASSALLO, A. I., F. BECERRA, A. I. ECHEVERRÍA, & A. CASINOS. 2016. Ontogenetic integration between force production and force reception: a case study in *Ctenomys* (Rodentia: Caviomorpha). *Acta Zoologica (Stockholm)* 97:232-240. <http://dx.doi.org/10.1111/azo.12119>
- VASSALLO, A. I. ET AL. 2021. Biomechanics and strategies of digging. *Tuco-tucos: An evolutionary approach to the diversity of a Neotropical subterranean rodent*. (T. R. O. Freitas, G. L. Goncalves, & R. Maestri, eds.). Springer Verlag, Berlin, Germany. [http://dx.doi.org/10.1007/978-3-030-61679-3\\_4](http://dx.doi.org/10.1007/978-3-030-61679-3_4)
- VASSALLO, A. I. ET AL. 2021. Analysis of the form-function relationship: digging behavior as a case study. *Journal of Mammalian Evolution* 28:59-74.
- VASSALLO, A. I., & O. ROCHA-BARBOSA. 2020. Limb bone stress in the mara *Dolichotis patagonum* (Caviomorpha; Caviidae; Dolichotinae). *Hystrix* 31:35-39. <http://dx.doi.org/10.31687/saremmn.19.26.1.006>
- VERZI, D. H., N. A. DE SANTI, A. I. OLIVARES, C. C. MORGAN, & A. ÁLVAREZ. 2021. The history of *Ctenomys* in the fossil record: a young radiation of an ancient family. *Tuco-tucos: An Evolutionary approach to the diversity of a Neotropical subterranean rodent*. (T. R. O. Freitas, G. L. Goncalves, & R. Maestri, eds.). Springer Verlag, Berlin, Germany. [http://dx.doi.org/10.1007/978-3-030-61679-3\\_1](http://dx.doi.org/10.1007/978-3-030-61679-3_1)
- VERZI, D. H., C. C. MORGAN, & A. I. OLIVARES. 2015. The history of South American octodontoid rodents and its contribution to evolutionary generalizations. *Evolution of the Rodents*. (P. G. Cox, & L. Hautier, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK. <http://dx.doi.org/10.1017/cbo9781107360150.006>
- VIEYTES, E. C., C. C. MORGAN, & D. H. VERZI. 2007. Adaptive diversity of incisor enamel microstructure in South American burrowing rodents (family Ctenomyidae, Caviomorpha). *Journal of Anatomy* 211:296-302. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7580.2007.00767.x>
- VOGEL, S. 2003. *Comparative Biomechanics: Life's Physical World*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- WEIJS, W. A. 1994. Evolutionary approach of masticatory motor patterns in mammals. *Advances in Comparative and Environmental Physiology*. (V. Bels, M. Chardon, & P. Vandewalle, eds.). Springer Verlag, Berlin, Germany. [http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-57906-6\\_10](http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-57906-6_10)
- ZENUTO, R. R., A. I. VASSALLO, & C. BUSCH. 2002. Comportamiento social y reproductivo del roedor subterráneo solitario *Ctenomys*



*talarum* (Rodentia: Ctenomyidae) en condiciones de semicautiverio. Revista Chilena de Historia Natural 75:165-177. <http://dx.doi.org/10.4067/s0716-078x2002000100016>

ZURI, I., & J. TERKEL. 2001. Reversed palatal perforation by upper incisors in ageing blind mole-rats (*Spalax ehrenbergi*). Journal

of Anatomy 199:591-598. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1469-7580.2001.19950591.x>