

Carrera del Doctorado en Ciencias Naturales

**El aparato locomotor de los perezosos (Xenarthra, Folivora)
santacrucenses (Mioceno Temprano). Implicancias paleoecológicas**

**Tesis doctoral por
Lic. Néstor TOLEDO**

**Director:
Dr. Sergio F. VIZCAÍNO**

**Co-Director:
Dra. M. Susana BARGO**



**Facultad de Ciencias Naturales y Museo
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
2012**

Expediente doctorado: 06529/07

Fecha de Alta: 13 - 07 - 07 Resolución N° 192/07

A mi familia y a Bárbara

AGRADECIMIENTOS

Por medio de estas líneas expreso mi más profundo agradecimiento a todos los colegas, familiares y amigos que influyeron en realización de esta tesis.

A mis directores, Dr. Sergio F. Vizcaíno y Dra. M. Susana Bargo, con quién trabé relación hace ya muchos años, siendo estudiante ingresante en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Durante mis estudios de grado pude contar siempre con su apoyo y consejo. Ellos despertaron en mí el interés por los estudios morfológicos y funcionales y por los xenartros. En el curso de estos años estuvieron a mi lado en todo momento brindando su experiencia, conocimiento, tiempo y energías para ayudarme en la tarea de realizar y finalizar esta tesis.

A los colegas que me permitieron el acceso a las colecciones bajo su cuidado: Dres. Marcelo Reguero y Lic. Lucas Pomi de Paleontología de Vertebrados y a los Dres. Diego Verzi e Itatí Olivares de la Colección de Mastozoología del Museo de La Plata; a los Dres. Alejandro Kramarz y Juan Carlos Fernicola de la Colección de Paleontología de Vertebrados y el Dr. David Flores de la Colección de Mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” de Buenos Aires; el Dr. Adán Tauber y al personal del Museo Regional Provincial Padre M. J. Molina de Río Gallegos, Provincia de Santa Cruz; al Dr. John Flynn y Judith Galkin de la Colección de Paleontología y Dra. Nancy Simmons y las asistentes Eileen Wetswig y Ariel Pyne de la Colección de Mastozoología y a Adam Kashuba y María Dickson del Departamento de Becas del American Museum of Natural History de New York, a los Dres. Walter Joyce de la Colección de Paleontología y Krzysztof Zyskowski de la Colección de Mastozoología del Yale Peabody Museum de New Haven, USA, a los Dres. William Simpson y Kenneth Algielczyk de la Colección de Mamíferos y Sinápsidos Fósiles y a los Dres. Bruce Patterson y William Stanley de la Colección de Mastozoología del Field Museum of Natural History.

Al Dr. Richard F. Kay por su apoyo, consejo y compromiso.

Al Dr. Richard Fariña por su consejo y valiosos aportes.

Al Dr. Jonathan M. Perry por su colaboración y consejo.

Al Dr. Timothy Gaudin por su ayuda.

Al Dr. Nick Milne por sus valiosísimos aportes y consejos en morfometría y anatomía.

Al Dr. Eduardo P. Tonni por su apoyo y confianza.

Al Lic. Leonel Acosta Burlaile por la preparación del material y por su constante apoyo y compañía, tanto en el laboratorio como en el trabajo de campo.

A Francisco Solari Orellana por la preparación del material y por su apoyo.

Al Dr. Guillermo H. Cassini por su amistad y por su compañía durante numerosos cursos de posgrado, congresos, trabajos de campo, viajes al exterior y en la cotidianidad del trabajo en todos estos años. También por su consejo y orientación durante la realización de los estudios estadísticos de esta tesis.

A la Lic. Yanina Herrera por sus continuos aportes, comentarios y ayuda en general durante la última etapa de esta tesis.

Al Dr. Alejandro Otero por sus valiosos aportes y sugerencias.

Al Lic. Javier Echevarría por su apoyo y sus valiosos comentarios y aportes.

Al Lic. Federico Degrange por sus sugerencias y comentarios.

A los integrantes de la Cátedra de Anatomía Comparada por su compañerismo y apoyo.

Al Departamento de Posgrado de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata.

A aquellos que amablemente me alojaron durante los viajes: Isabel de Sena, José Miguel, Iara y Ricardo, Noga Porat, José Luis Carballido y mi primo Pablo Ramos.

A Mauro Prestofilipo por prestar su notebook para el viaje a New York.

A mis colegas Dres. Francisco Prevosti, Stephen Wroe, Karen Black, Paula Bona y Martín Ciancio.

A la Lic. Luciana Hiriart por su valiosa ayuda en la compaginación final de esta tesis.

Finalmente a mis seres queridos por su cariño, apoyo y paciencia, a mis padres Osvaldo y Alicia y mi hermana Florencia, a mi pareja Bárbara Gomila, a mi tía Patricia Toledo y a Gabriel Ramos, a Carlos Ramos, a mis amigos Julio Varela, Matías Taglioretti, Daniel Cabrera, Ana P. Carignano, Josefina Bodnar, José O'Gorman, Lydia Calvo Marcilese, Juan Carlos Fernicola, Juan José Rustán, Emilia Sferco, Karen Halpern, Diego Balseiro, Laura Cruz y tantos otros. A todos ellos muchísimas gracias.

Esta tesis fue realizada con Becas de Postgrado Tipo I y II otorgadas por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y es una contribución a los proyectos de investigación UNLP N474 y UNLP N647 del Programa de Incentivos de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, ANPCYT- PICT 26219, PICT 0143 y CONICET PIP 01054, dirigidos por el Dr Sergio F. Vizcaíno.

| | |
|---|------|
| AGRADECIMIENTOS | v |
| ÍNDICE | vii |
| ÍNDICE DE FIGURAS | xii |
| ÍNDICE DE TABLAS | xxiv |
| ÍNDICE DE LÁMINAS | xxvi |
| RESUMEN | xxxi |
| ABSTRACT | xxxv |
| CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN | 1 |
| 1.1. INTRODUCCIÓN GENERAL | 3 |
| 1.2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS GENERALES | 5 |
| 1.2.1. Objetivo general | 5 |
| 1.2.2. Objetivos específicos | 5 |
| 1.2.3. Hipótesis generales | 5 |
| 1.3. ANTECEDENTES | 6 |
| 1.3.1. LA FORMACIÓN SANTA CRUZ | 7 |
| 1.3.2. Rasgos geológicos y edad de la Formación Santa Cruz | 12 |
| 1.3.3. Aspectos paleoambientales y paleoecológicos | 15 |
| CAPÍTULO 2. LOS FOLIVORA DE LA FORMACIÓN SANTA CRUZ | 17 |
| 2.1. CARACTERIZACIÓN | 19 |
| 2.2. FILOGENIA | 28 |
| CAPÍTULO 3. MARCO TEÓRICO Y EPISTEMOLÓGICO | 31 |
| 3.1. PALEOBIOLOGÍA | 33 |

| | |
|---|-----------|
| 3.2. FORMA Y FUNCIÓN: DEFINICIONES Y SIGNIFICACIÓN EPISTÉMICA | 34 |
| Forma y morfología: objeto ontológico y objeto gnoseológico | 35 |
| 3.3. ECOMORFOLOGÍA | 36 |
| 3.4. PREFERENCIA DE SUSTRATO, LOCOMOCIÓN Y USO DEL SUSTRATO: DEFINICIONES Y PROBLEMÁTICAS | 37 |
| 3.5. HIPÓTESIS DE TRABAJO | 39 |
| CAPÍTULO 4. MATERIALES | 41 |
| 4.1. ACRÓNIMOS DE LAS INSTITUCIONES | 43 |
| 4.2. ESPECÍMENES FÓSILES | 44 |
| 4.3. ESPECÍMENES ACTUALES | 50 |
| CAPÍTULO 5. METODOLOGÍA | 53 |
| 5.1. CUALIFICACIÓN DE LA FORMA: DESCRIPCIONES | 55 |
| 5.1.1. Terminología utilizada | 55 |
| 5.1.2. Consideraciones sobre los especímenes fósiles | 56 |
| 5.2. RECONSTRUCCIÓN DE TEJIDOS BLANDOS | 61 |
| 5.2.1. Terminología | 61 |
| 5.2.2. Paréntesis filogenéticos actuales (Extant Phylogenetic Brackets) | 62 |
| 5.2.3. Musculatura del aparato apendicular | 65 |
| 5.3. MORFOLOGÍA FUNCIONAL: METODOLOGÍA | 67 |
| 5.4. CUANTIFICACIÓN DE LA FORMA: MORFOMETRÍA | 68 |
| 5.5. ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL | 75 |
| 5.5.1. Estimación a partir de medidas lineales | 75 |
| 5.5.2. Análisis de sesgo filogenético: descomposición de la varianza del logaritmo de la masa corporal por transformación ortonormal | 77 |

| | |
|---|-----|
| 5.6. ECOMORFOLOGIA: ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES Y ANÁLISIS DISCRIMINANTE | 79 |
| 5.7. MECÁNICA DEL ESQUELETO APENDICULAR: ÍNDICES BIOMECÁNICOS Y DE FORMA | 80 |
| CAPÍTULO 6. RESULTADOS | 83 |
| 6.1. CUALIFICACIÓN DE LA FORMA: DESCRIPCIONES | 85 |
| 6.1.1. Miembro anterior y cintura escapular | 85 |
| Escápula | 85 |
| Húmero | 88 |
| Ulna | 92 |
| Radio | 94 |
| Autopodio anterior | 100 |
| 6.1.2. Miembro posterior y cintura pélvica | 102 |
| Pelvis | 102 |
| Fémur | 104 |
| Tibia | 110 |
| Fíbula | 114 |
| Autopodio posterior | 114 |
| 6.2. RECONSTRUCCIÓN DE TEJIDOS BLANDOS | 123 |
| 6.2.1. Musculatura del miembro anterior | 123 |
| 6.2.2. Musculatura del miembro posterior | 135 |
| 6.2.3. Consideraciones finales sobre la reconstrucción | 150 |
| 6.2.4. Aplicabilidad del EPB | 152 |
| 6.3. MORFOLOGÍA FUNCIONAL CUALITATIVA | 155 |
| 6.3.1. Función | 155 |
| MIEMBRO ANTERIOR Y CINTURA ESCAPULAR | 155 |
| Escápula | 155 |
| Húmero | 158 |
| Ulna | 162 |
| Radio | 164 |
| Autopodio anterior | 167 |
| MIEMBRO POSTERIOR Y CINTURA PÉLVICA | 170 |

| | |
|---|-----|
| Pelvis | 170 |
| Fémur | 171 |
| Tibia | 175 |
| Fíbula | 177 |
| Autopodio posterior | 179 |
| 6.3.2. Rol biológico | 185 |
| Miembro anterior y cintura escapular | 185 |
| Miembro posterior y cintura pélvica | 192 |
| 6.3.2.1 SINOPSIS DE LA FUNCIÓN Y ROL BIOLÓGICO | 202 |
| Miembro anterior y cintura escapular | 202 |
| Miembro posterior y cintura pélvica | 205 |
| 6.4. ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL | 209 |
| Análisis de sesgo filogenético: descomposición de la varianza por transformación ortonormal | 213 |
| 6.5. ECOMORFOLOGÍA | 217 |
| 6.5.1 Análisis de componentes principales | 217 |
| 6.5.1.1 PCA de elementos de ambas cinturas y miembros | 217 |
| 6.5.1.2 PCA de elementos del miembro anterior y cintura escapular | 221 |
| 6.5.1.3 PCA de elementos del miembro posterior y cintura pélvica | 223 |
| 6.5.2 Análisis discriminante | 225 |
| 6.6. ÍNDICES BIOMECANICOS | 232 |
| 6.6.1. INDICES DEL MIEMBRO ANTERIOR Y CINTURA ESCAPULAR | 232 |
| Índice braquial (BI) | 232 |
| Índice de longitud relativa de la escápula respecto al húmero (SHI) | 234 |
| Índice de robustez del humero (HRI) | 235 |
| Índice de profundidad de la epífisis distal humeral (PEDH) | 236 |
| Índice de ancho del entepicóndilo (IEPI) | 237 |
| Índice de habilidad fosorial (IFA) | 238 |
| Índice de robustez de la ulna (URI) | 239 |
| Índice de redondez de la cabeza radial (RHI) | 240 |
| 6.6.2. INDICES DE MIEMBRO POSTERIOR Y CINTURA PÉLVICA | 241 |
| Índice crural (CI) | 241 |
| Índice de longitud relativa del isquion (ISI) | 242 |
| Índice de robustez del fémur (FRI) | 243 |

| | |
|--|------------|
| Índice de robustez de la tibia (TRI) | 244 |
| Índice de protrusión posterior del cóndilo femoral medial (MCDI) | 245 |
| Índice de profundidad de la epífisis distal del fémur (MCDI 2) | 246 |
| Índice de amplitud de la meseta tibial (TPEI) | 247 |
| CAPÍTULO 7. DISCUSIÓN | 249 |
| 7.1. FORMA Y FUNCIÓN DEL ESQUELETO APENDICULAR | 251 |
| 7.1.1 Forma y biología | 253 |
| 7.1.1.1. Forma y función | 255 |
| 7.1.1.2. Función y rol biológico | 257 |
| Miembro anterior y cintura escapular | 257 |
| Miembro posterior y cintura pélvica | 264 |
| 7.2. TAMAÑO CORPORAL | 270 |
| 7.2.1 Tamaño corporal y arborealidad | 272 |
| 7.3. CONSIDERACIONES PALEOSINECOLÓGICAS | 282 |
| 7.4. CONSIDERACIONES EVOLUTIVAS | 287 |
| CAPÍTULO 8. CONCLUSIONES | 293 |
| CAPÍTULO 9. BIBLIOGRAFÍA | 297 |
| LÁMINAS | 313 |
| APÉNDICES | 355 |
| Apéndice I. Sinopsis de la musculatura de los Pilosa actuales | 357 |
| Apéndice II. Matriz de correlación de las variables utilizadas | 369 |
| Apéndice III. Estimaciones de masa corporal de los especímenes fósiles | 371 |
| Apéndice IV. <i>Scripts</i> de R para la estimación de masas corporales | 373 |

INDICE DE FIGURAS

- Fig. 1.1.** Ubicación geográfica de las localidades costeras de la Formación Santa Cruz en la provincia de Santa Cruz, Argentina. Modificado de Vizcaíno *et al.* (2010). _____ 9
- Fig. 1.2.** Arriba, afloramientos costeros de la Formación Santa Cruz. Abajo, trabajos de extracción de especímenes. _____ 10
- Fig. 1.3.** Columna estratigráfica de la Formación Santa Cruz. Modificado de Vizcaíno *et al.*, 2006 y Vizcaíno *et al.* 2010. _____ 13
- Fig. 1.4.** Condiciones de preservación de los mamíferos de la Formación Santa Cruz. Arriba, restos de perezoso fotografiados *in situ*, Campo Barranca. Debajo, restos postcraneales de perezoso provenientes de Estancia La Costa, durante su proceso de preparación. _____ 14
- Fig. 2.1.** Cráneo de perezosos santacruceses, vista palatal (arriba) y lateral (abajo). a- *Eucholoeops ingens* MPM-PV 3401; b- *Hapalops longiceps* (tipo) YPM-VPPU 15523. Escala = 5 cm. _____ 20
- Fig. 2.2.** Cráneo de perezosos santacruceses. a- *Hyperleptus garzonianus* MPM-PV 4251, vista lateral; b- *Nematherium angulatum* FMNH 13129, vistas palatal (arriba) y lateral (abajo); *Eucholoeops ingens* MPM-PV 3401, yugal izquierdo desarticulado. Escala = 5 cm. _____ 21
- Fig. 2.3.** Mandíbula de perezosos santacruceses. a- *Hapalops longiceps* (tipo) YPM-VPPU 15523, vista lateral. b- *Eucholoeops ingens* MPM-PV 3401, vista lateral; c- El mismo espécimen, en vista oclusal; d- *Nematheriinae* indet. MPM-PV 3703, serie dentaria mandibular izquierda en vista oclusal. Escala = 5 cm. _____ 23
- Fig. 2.4.** Elementos del miembro anterior y cintura escapular de perezosos santacruceses. a- *Eucholoeops fronto* MPM-PV 3403, escápula derecha en vista lateral. b- *Hapalops* MPM-PV 3467, húmero derecho en vista anterior. c- *Nematherium angulatum* YPM-VPPU 15374, húmero izquierdo en vista anterior. d- *Hapalops* MPM-PV 3404, radio izquierdo en vista posterior. e- *Hapalops* MPM-PV 3467, ulna izquierda en vista medial. f- *Hapalops* MPM-PV 3402, mano izquierda (incompleta) en vista dorsal. Escala = 5 cm. _____ 25
- Fig. 2.5.** Elementos del miembro posterior y cintura pélvica de perezosos santacruceses. a- *Hapalops elongatus* YPM-VPPU 15011, pelvis en vista ventral. b- *Hapalops* MPM-PV 3467, fémur derecho en vista anterior. c- El mismo espécimen, tibia y fibula derechas en vista anterior. d- *Hapalops* MPM-PV 3400, calcáneo izquierdo en vista dorso-medial. e- *Hapalops longiceps* (tipo) YPM-VPPU 15523, astrágalo izquierdo en vista dorsal. f- *Hapalops elongatus* YPM-VPPU 15155, pie derecho (incompleto) en vista dorsal. Escala = 5 cm. _____ 27
- Fig. 2.6** Esquema filogenético general de los Folivora analizados en esta Tesis y sus relaciones con los otros Pilosa (a) y con otros Folivora fósiles (b). Modificado de Gaudin (2004) y Pujos *et al.* (2007). _____ 30

Fig. 5.1. Accidentes anatómicos de importancia en esta Tesis, representados en un espécimen generalizado de perezoso santacrucense: a- escápula derecha, vista lateral (extremo ventral hacia la derecha); b- húmero derecho, vista anterior; c- húmero derecho, vista proximal (la cara anterior hacia abajo); d- húmero derecho, vista distal (cara anterior hacia arriba). 1- espina escapular, 2- foramen escapulo-coracoideo; 3- acromion; 4- proceso coracoides; 5- tubérculo supraglenoideo, 6- fosa glenoidea escapular; 7- fosa postescapular; 8- fosa infraespinosa; 9- fosa supraespinosa; 10- tuberosidad mayor (lateral) del húmero; 11- cabeza humeral; 12- tuberosidad menor (medial) del húmero; 13- canal entepicóndilar; 14- entepicóndilo; 15- tróclea humeral; 16- capítulo humeral; 17- ectepicóndilo; 18- cresta epicondilar, 19- plataforma deltopectoral; 20- surco bicipital. 57

Fig. 5.2. Accidentes anatómicos de importancia en esta Tesis, representados en un espécimen generalizado de perezoso santacrucense: a- ulna derecha en vista lateral (el extremo distal hacia abajo); b- ulna derecha en vista anterior (el extremo distal hacia abajo); c- radio derecho, vista posterior (el extremo distal hacia abajo); d- radio derecho, vista proximal (cara posterior hacia la derecha); e- radio derecho en vista distal (la cara posterior hacia arriba); f- mano derecha en vista dorsal (dígitos señalados con números romanos). 1- olecranon; 2- escotadura semilunar; 3- faceta radial; 4- faceta cuneiformes; 5- proceso estiloides ulnar; 6- cabeza radial; 7- tuberosidad bicipital; 8- faceta ulnar distal; 9- fosa carpal; 10- proceso estiloides radial; 11- fovea radial; 12- semilunar; 13- cuneiforme; 14- unciforme; 15- pisiforme; 16- falange ungueal; 17- falange media; 18- falange proximal; 19- metacarpiano; 20- trapecoide; 21- magno; 22- escafoides. 58

Fig. 5.3. Accidentes anatómicos de importancia en esta Tesis, representados en un espécimen generalizado de perezoso santacrucense: a- pelvis en vista lateral (el extremo anterior hacia la derecha); b- pelvis en vista ventral, hemicintura derecha (extremo anterior hacia arriba); c- fémur derecho en vista anterior (extremo distal hacia abajo); d- fémur derecho en vista distal (cara anterior hacia arriba). 1- ventana isquio-ilio-sacra; 2- ilion; 3- cresta iliaca; 4- acetábulo; 5- escotadura acetabular; 6- pubis; 7- sínfisis púbica; 8- ventana obturadora; 9- isquion; 10- sacro; 11- rama isquiádica descendente; 12- cabeza femoral; 13- trocánter menor; 14- epicóndilo femoral medial; 15- surco patelar; 16- epicóndilo femoral lateral; 17- tercer trocánter; 18- trocánter mayor; 19- cóndilo medial; 20- fosa intercondilar; 21 cóndilo lateral. 59

Fig. 5.4. Accidentes anatómicos de importancia en esta Tesis, representados en un espécimen generalizado de perezoso santacrucense: a- tibia y fibula derechas en vista anterior (extremos distales hacia abajo); b- tibia derecha en vista proximal (cara anterior hacia abajo); c- tibia derecha en vista distal (cara anterior hacia arriba); d- astrágalo derecho en vista dorsal (extremo anterior hacia abajo); e- calcáneo derecho en vista dorso-medial (extremo anterior hacia abajo); f- pie derecho en vista dorso-lateral (dígitos señalados con números romanos). 1- eminencia intercondiloidea; 2- faceta o cóndilo tibial medial, 3- faceta tibial astragalar; 4- faceta fibular ectal; 5- maléolo fibular; 6- epífisis proximal fibular; 7- faceta o cóndilo tibial lateral; 8- tuberosidad tibial; 9- tróclea tibial distal; 10- faceta fibular distal; 11- cóndilo troclear medial; 12- faceta astragalar ental; 13- cabeza astragalar; 14- faceta astragalar ectal; 15- cóndilo troclear lateral; 16- túber calcáneo; 17- tubérculo calcaneal medial; 18- faceta sustentacular; 19- faceta cuboidal; 20- faceta calcaneal ectal; 21 tubérculo calcaneal lateral;

22- calcáneo; 23- astrágalo; 24- navicular; 25- cuneiformes; 26- metatarsiano; 27- falange proximal; 28- falange intermedia; 29- falange ungual; 30- cuneiforme lateral; 31- cuboides; 32- ala del metatarsiano V. _____ 60

Fig. 5.5. Medidas de los elementos de la cintura escapular y miembro anterior. a- Escápula derecha, vista lateral; b- Húmero derecho, vista proximal; c- Húmero derecho, vista anterior; d- Húmero derecho, vista distal; e- Radio derecho, vista anterior; f- Ulna derecho, vista medial; g- Ulna derecho, vista anterior. Abreviaturas como en la Tabla 5.2. _____ 73

Fig. 5.6. Medidas de los elementos de la cintura pélvica y miembro posterior. a- Pelvis, vista lateral; b- Fémur derecho, vista anterior; c- Tibia derecha, vista proximal (cara anterior hacia abajo); d- Fíbula derecha, vista anterior; e- Tibia derecha, vista anterior; f- Fémur derecho, vista distal; g- Tibia derecha, vista distal (cara anterior hacia arriba); h- Astrágalo derecho, vista dorsal; i- Calcáneo derecho, vista dorsal. Abreviaturas como en la Tabla 5.2. _____ 74

Fig. 6.1. Escápulas derechas en vista lateral. a- *Hapalops* MPM-PV 3412; b- *Hapalops angustipalatus* YPM-VPPU 15562; c- *Eucholoeops fronto* MPM-PV 3403; d- El mismo espécimen, fosa glenoidea en vista anterior; e- *Bradypus variegatus* AMNH 42838; f- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; g- *Cyclopes didactylus* FMNH 81889; h- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; i- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; j- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- fosa postescapular; 2 posición del arco coracoideo; 3 tubérculo supraglenoideo; 4- foramen coraco-escapular. Escala = 5cm (excepto en g-, escala = 2 cm.). _____ 87

Fig. 6.2. Húmeros izquierdos en vista anterior. a- *Hapalops* MPM-PV 3404; b- *Eucholoeops* MPM-PV 3403 (húmero derecho invertido); c- *Nematherium* YPM-VPPU 15347; d- *Schismotherium* AMNH 9244; e- *Bradypus variegatus* AMNH 42838; f- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; g- *Cyclopes didactylus* FMNH 81889; h- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; i- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; j- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- tuberosidad mayor; 2- cabeza; 3- tuberosidad menor; 4- plataforma deltopectoral; 5- cresta epicondilar; 6- capítulo; 7- tróclea; 8- entepicóndilo. Escala = 5cm (excepto en g-, escala = 1 cm.). _____ 89

Fig. 6.3. Húmeros izquierdos en vista proximal con la cara anterior hacia abajo. a- *Hapalops* MPM-PV 3404; b- *Eucholoeops* MPM-PV 3403 (húmero derecho invertido); c- *Nematherium* YPM-VPPU 15347; d- *Bradypus variegatus* AMNH 42838; e- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; f- *Cyclopes didactylus* FMNH 81889; g- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; h- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; i- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- cabeza; 2- tuberosidad mayor, 3- surco bicipital; 4- tuberosidad menor. Escala = 1 cm. _____ 91

Fig. 6.4. Húmeros izquierdos en vista anterior y con la cara anterior hacia arriba. a- *Hapalops* MPM-PV 3404; b- *Eucholoeops* MPM-PV 3403 (húmero derecho invertido); c- *Nematherium* YPM-VPPU 15347; d- *Schismotherium* AMNH 9244; e- *Bradypus variegatus* AMNH 42838; f- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; g- *Cyclopes didactylus* FMNH 81889; h- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; i- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; j- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- tróclea; 2- cóndilo; 3- ectepicóndilo; 4- valle intertroclear; 5- entepicóndilo. Escala = 5cm (excepto en g-, escala = 1 cm.). _____ 93

Fig. 6.5. Ulnas derechas en vista lateral. a- *Hapalops* MPM-PV 3467 (ulna izquierda invertida); b- *Eucholoeops* MPM-PV 3403; c- *Prepothierium* YPM-VPPU 15345; d- *Nematherium* FMNH 13129; e- *Peleciodon* AMNH 9240; f- *Bradypus variegatus* AMNH 42838; g- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; h- *Cyclopes didactylus* AMNH 171297; i- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; j- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 15966; k- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- olecranon; 2- escotadura semilunar; 3- proceso coronoides; 4- proceso estiloides; 5- faceta radial. Escala = 5cm (excepto en h-, escala = 1 cm.)._____95

Fig. 6.6. Cabezas radiales izquierdas en vista proximal (dorsal), con la cara posterior hacia la derecha. a- *Eucholoeops* MPM-PV 3451; b- *Hapalops* MPM-PV 3404; c- *Prepothierium* YPM-VPPU 15345; d- *Nematherium* FMNH 15893; e- *Bradypus variegatus* AMNH 42838; f- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; g- *Cyclopes didactylus* AMNH 171297; h- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; i- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 15966; j- *Priodontes maximus* FMNH 25271. Escala = 1 cm._____97

Fig. 6.7. Radios izquierdos en vista medial (interna). a- *Eucholoeops* MPM-PV 3451; b- *Hapalops* MPM-PV 3404; c- *Prepothierium* YPM-VPPU 15345 (radio derecho invertido); d- *Nematherium* FMNH 15893 (radio derecho invertido); e- *Bradypus variegatus* AMNH 42838; f- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; g- *Cyclopes didactylus* AMNH 171297; h- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; i- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 15966; j- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- cabeza radial; 2- proceso estiloides; 3- fosa carpal; 4- tuberosidad bicipital. Escala = 5 cm (excepto en h-, escala = 1 cm.)._____98

Fig. 6.8. Radios izquierdos en vista distal (ventral), con la cara posterior hacia abajo. a- *Eucholoeops* MPM-PV 3451; b- *Hapalops* MPM-PV 3404; c- *Prepothierium* YPM-VPPU 15345 (radio derecho invertido); d- *Nematherium* FMNH 15893 (radio derecho invertido); e- *Bradypus variegatus* AMNH 42838; f- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; g- *Cyclopes didactylus* AMNH 171297; h- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; i- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 15966; j- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- proceso estiloides; 2- fosa carpal. Escala = 1 cm._____99

Fig. 6.9. Autopodio anterior, vistas dorsales y falanges en vista lateral. a- mano izquierda generalizada, la imagen fue construida a partir de varios especímenes de *Hapalops*; b- mano izquierda de *Bradypus* AMNH 74137; c- mano izquierda de *Myrmecophaga tridactyla* AMNH 100139; Escala = 5 cm. d- falange ungueal de *Bradypus* AMNH 74137; e- falange ungueal de *Prepothierium* YPM-VPPU 15568; f- falange ungueal de *Eucholoeops* FMNH 13125. 1- cuneiforme; 2- semilunar; 3- magno; 4- escafoides; 5- trapecoide; 6- metacarpiano; 7- falange proximal; 8- falange intermedia; 9- falange ungueal. Escala = 1 cm._____101

Fig. 6.10. Cinturas pélvicas en vista lateral, se han omitido en parte los elementos vertebrales sacros. a-*Hapalops* YPM-VPPU 15011; b- *Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; c- *Schismotherium* FMNH 13137; d- *Bradypus* AMNH 42838; e- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; f- *Cyclopes didactylus* FMNH 81889; g- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; h- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; i- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1-

ventana isquio-ilio-sacra; 2- cresta iliaca; 3- acetábulo; 4- sínfisis pubiana; 5- ventana obturadora; 6- tuberosidad isquiádica. Escala = 5cm (excepto en f-, escala = 1 cm.)._____103

Fig. 6.11. Pelvis en vista ventral. a-*Hapalops* YPM-VPPU 15011; b- *Eucholoeops* MPM-PV 3403; c- *Schismotherium* FMNH 13137; d- *Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; e- *Bradypus* AMNH 42838; f- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; g- *Cyclopes didactylus* FMNH 81889; h- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; i- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; j- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- cresta iliaca, 2- sacro; 3- tuberosidad isquiádica; 4- acetábulo. Escala = 5cm (excepto en g-, escala = 1 cm.)._____105

Fig. 6.12. Fémures derechos en vista anterior. a-*Hapalops* YPM-VPPU 15011 (fémur izquierdo invertido); b- *Eucholoeops* MPM-PV 3403; c- *Peleciodon* AMNH 9240; d- *Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; e- *Prepothierium* YPM-VPPU 15345; f- *Bradypus* AMNH 42838; g- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; h- *Cyclopes didactylus* FMNH 81889; i- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; j- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; k- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- cabeza; 2- trocánter menor; 3- epicóndilo medial; 4- epicóndilo lateral; 5- tercer trocánter; 6- trocánter mayor. Escala = 5cm (excepto en h-, escala = 1 cm.)._____107

Fig. 6.13. Fémures derechos en vista distal, la cara anterior hacia arriba. a-*Hapalops* YPM-VPPU 15011 (fémur izquierdo invertido); b- *Eucholoeops* MPM-PV 3403; c- *Peleciodon* AMNH 9240; d- *Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; e- *Prepothierium* YPM-VPPU 15345; Escala = 5 cm. f- *Bradypus* AMNH 42838; g- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; h- *Cyclopes didactylus* FMNH 81889; i- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; j- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; k- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- surco patelar; 2- epicóndilo medial, 3- cóndilo medial; 4- fosa intercondilar; 5- cóndilo lateral; 6- epicóndilo lateral. Escala = 1 cm._____109

Fig. 6.14. Tibias y fibulas derechas en vista anterior. a-*Hapalops* YPM-VPPU 15045 (fibula izquierda invertida); b- *Eucholoeops* MPM-PV 3403 (tibia) y FMNH 13125 (fibula); c- *Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; d- *Peleciodon* AMNH 9240; e- *Prepothierium* YPM-VPPU 15345 (tibia izquierda invertida); f- Mylodontidae indet. MPM-PV 3406 (tibia y fibulas izquierdas invertidas); g- *Bradypus* AMNH 74136; h- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; i- *Cyclopes didactylus* AMNH 171297; j- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; k- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; l- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- eminencia intercondiloidea; 2- cóndilo o faceta medial; 3- faceta astragalar; 4- maléolo fibular; 5- cóndilo o faceta lateral. Escala = 5 cm. (excepto en i- escala = 1 cm.)._____111

Fig. 6.15. Tibias derechas en vista proximal, la cara anterior hacia abajo. a-*Hapalops* YPM-VPPU 15045; b- *Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; c- *Peleciodon* AMNH 9240; d- *Prepothierium* YPM-VPPU 15345 (tibia izquierda invertida); e- Mylodontidae indet. MPM-PV 3406 (tibia izquierda); Escala = 5 cm. f- *Bradypus* AMNH 74136; g- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; h- *Cyclopes didactylus* AMNH 171297; i- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; j- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; k- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- cóndilo o faceta lateral, 2- cóndilo o faceta medial; 3- tuberosidad tibial. Escala = 1 cm._____113

Fig. 6.16. Tibias derechas en vista distal, la cara anterior hacia arriba. a-*Hapalops* YPM-VPPU 15045; b-*Eucholoeops* MPM-PV 3403 (tibia); c- *Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; d- *Pelecypodon* AMNH 9240; e-*Prepothierium* YPM-VPPU 15345 (tibia izquierda invertida); f- Mylodontidae indet. MPM-PV 3406 (tibia izquierda invertida); g- *Bradypus* AMNH 74136; h- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; i- *Cyclopes didactylus* AMNH 171297; j- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; k- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; l- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- faceta astragalar; 2- tróclea para tendones flexores; 3- faceta fibular distal. Escala = 1 cm. _____115

Fig. 6.17. Astrágalos izquierdos en vista dorsal, la cara anterior hacia abajo. a-*Hapalops* YPM-VPPU 15523; b-*Schismotherium* FMNH 13137; c- *Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; d- *Pelecypodon* FMNH 12062; e-*Nematherium* YPM-VPPU 15965 ; f- *Bradypus* AMNH 42838; h- *Choloepus didactylus* AMNH 139772; i- *Cyclopes didactylus* FMNH 81889; j- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; k- *Myrmecophaga tridactyla* MLP 8-X-01-9; l- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- superficie troclear astragalar; 2- faceta ectal; 3- cabeza, 4- faceta ental. Escala = 1 cm. _____117

Fig. 6.18. Calcáneos izquierdos en vista dorsal. a-*Hapalops* YPM-VPPU 15523; b- *Schismotherium* FMNH 13137 (calcáneo derecho invertido); c- *Pelecypodon* FMNH 12062; d- Mylodontidae indet. MPM-PV 3406; e-*Nematherium* YPM-VPPU 15965; f- *Bradypus* AMNH 42454; h- *Choloepus didactylus* AMNH 139772; i- *Cyclopes didactylus* FMNH 81889; j- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; k- *Myrmecophaga tridactyla* MLP 8-X-01-9; l- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- túber calcáneo, 2- faceta ectal; 3- faceta cuboidal; 4- faceta sustentacular. Escala = 1 cm. _____119

Fig. 6.19. Autopodio posterior izquierdo en vista dorsal. a- Pie generalizado, imagen elaborada a partir de varios especímenes de *Hapalops* (fundamentalmente YPM-VPPU 15523); b- *Bradypus* AMNH 97315; c- *Tamandua* AMNH 23437. 1- calcáneo; 2- tróclea para los tendones flexores; 4- cuboides; 5- cuneiforme lateral; 6- falange ungueal; 7- falange proximal; 8- metatarsiano; 9- cuneiforme medial; 10- cuneiforme central; 11- navicular, 12- astrágalo. Escala = 1 cm. _____121

Fig. 6.20. Entesis de origen (naranja) e inserción (celeste) en la escápula derecha, vista lateral. Como espécimen de ejemplo se utiliza *Eucholoeops fronto* MPM-PV 3403. En color gris se indican propuestas de entesis determinadas con un grado de certeza menor. 1- *m. trapezius*, 2- *m. supraspinatus*, 3- *m. deltoideus*, 4- *m. subclavius* y ligamento coraco-acromial, 5- *m. biceps brachii* (vientre coracoidal) y ligamento coraco-acromial, 6- *m. biceps brachii* (vientre glenoidal), 7- *m. teres minor*, 8- *m. tríceps longus*, 9- *m. teres major*, 10- *m. infraspínatus*. Escala = 5 cm. _____124

Fig. 6.21. Mismo espécimen que la fig. 6.20. Las entesis en color gris han sido reconstruidas con dudas. 1- *m. biceps brachii* (vientre coracoidal) y ligamento coraco-acromial, 2- *m. subscapularis*, 3- *m. tríceps longus*, 4- *m. teres minor*, 5- *m. biceps brachii* (vientre glenoidal). Escala y colores como en la fig. 6.20. _____125

Fig. 6.22. Entesis de inserción de la epífisis proximal del húmero derecho. Mismo espécimen que la fig. 6.20. 1- *m. infraspinatus*, 2- *m. subscapularis*, 3- *supraspinatus*. Escala = 1 cm., colores como en la fig. 6.20. _____ 126

Fig. 6.23. Entesis de origen e inserción del húmero derecho, vistas anterior (a) y posterior (b). Mismo espécimen que la fig. 6.20. 1- *m. supraspinatus*, 2- *m. subscapularis*, 3- *m. pectoralis major*, 4- *m. teres major*, 5- entesis compuesta del entepicóndilo, 6- entesis compuesta del ectepicóndilo, 7- *m. brachioradialis*, 8- *m. deltoideus*, 9- *m. infraspinatus*, 10- *m. teres minor*, 11- *m. triceps externus*, 12- *m. triceps internus*, 13- *m. anconeus externus*, 14- *m. anconeus internus*, 15- *m. latissimus dorsi*, 16- *m. brachialis*. Escala = 5 cm., colores como en la fig. 6.20. _____ 127

Fig. 6.24. Entesis de origen e inserción de la ulna derecha, *Hapalops* MPM-PV 3404, vista medial. 1- *m. biceps brachii* y/o ligamento anular y/o *m. brachialis*, 2- *m. supinator*, 3- surco para el tendón del *m. extensor carpi radialis*, 4- *m. pronator teres*, 5- *m. biceps brachii*. Escala = 5 cm., colores como en la fig. 6.20. _____ 129

Fig. 6.25. Entesis de inserción del radio. *Hapalops* MPM-PV 3467, vista anterior (a) y posterior (b), *Nematherium* FMNH 15893, vista lateral (c). 1- *m. biceps brachii* y/o ligamento anular y/o *m. brachialis*, 2- *m. supinator*, 3- surco para el tendón del *m. extensor carpi radialis*, 4- *m. pronator teres*, 5- *m. triceps brachii*. Escala = 5 cm., colores como en la fig. 6.20. _____ 133

Fig. 6.26. Entesis de origen de la pelvis, vista lateral del espécimen *Hapalops* YPM-VPPU 15011. 1- *m. biceps femoris* y *m. semitendinosus*, 2- entesis de origen del complejo gluteal, 3- *m. sartorius* y/o tendón *tensor fasciae latae*, 4- *m. rectus femoris* (*m. quadriceps femoris*), 5- *m. pectineus*, 6- *m. gracilis*, 7- *m. adductores*, 8- *m. semimembranosus*. Escala = 5 cm., colores como en la fig. 6.20. _____ 137

Fig. 6.27. Entesis de origen de la pelvis, vista ventral del espécimen *Hapalops* YPM-VPPU 15011. 1- *m. biceps femoris* y *m. semitendinosus*, 2- *m. rectus femoris* (*m. quadriceps femoris*), 3- *m. sartorius* y/o tendón *tensor fasciae latae*, 4- *m. ilio-ptoas*, 5- *m. pectineus*, 6- *m. gracilis*, 7- *m. adductores*, 8- *m. semimembranosus*. Escala = 5 cm., colores como en la fig. 6.20. _____ 140

Fig. 6.28. Entesis de origen e inserción del fémur derecho de la pelvis, vista ventral del espécimen *Hapalops* YPM-VPPU 15110. 1- *m. gluteus medius*, *minimus*, *m. piriformis*, 2- complejo de los vastus (*m. quadriceps femoris*), 3- *m. ilio-ptoas*, 4- *m. pectineus*, 5- *m. adductores*, 6- *m. plantaris* y ligamento fibular colateral, 7- *m. gluteus maximus* y tracto ilirotibial, 8- *m. quadratus femoris*, 9- *m. popliteus*, 10- *m. gastrocnemius*. Escala = 5 cm., colores como en la fig. 6.20. _____ 141

Fig. 6.29. Entesis de origen e inserción de tibia derecha y fibula izquierda (invertida) del espécimen *Hapalops* YPM-VPPU 15045, vista anterior (a) y de la tibia en vista medial (b). 1- *m. tensor fasciae latae*, 2- *m. quadriceps femoris*, 3- *m. tibialis anterior*, 4- entesis conjunta fibular (*m. peroneus longus*, *brevis*, *tertius*, *extensor digitorum longus*, *tibialis anterior*), 6- *m. biceps femoris*, 6- *m. semimembranosus*, 7- tendón *pes anserinus* (*m. gracilis*, *m. semitendinosus*, *m. sartorius*). Escala = 5 cm., colores como en la fig. 6.20. _____ 143

Fig. 6.30. Entesis de origen e inserción de tibia derecha y fibula izquierda (invertida) del espécimen *Hapalops* YPM-VPPU 15045, vista posterior. 1- faceta articular para el *m. popliteus* y su sesamoideo, 2- *m. biceps femoris*, 3- trócleas para los tendones de *m. tibialis posterior* y *m. flexor digitorum*, 4- tendón *pes anserinus* (*m. gracilis*, *m. semitendinosus*, *m. sartorius*). Escala = 5 cm., colores como en la fig. 6.20. _____144

Fig. 6.31. Entesis de origen e inserción del pie derecho generalizado (elaborado a partir de varios especímenes de *Hapalops*, especialmente YPM-VPPU 15523), vista dorso-lateral. 1- entesis conjunta del *m. soleus*, *m. gastrocnemius* y *m. plantaris*, 2- *m. peroneus longus* y *brevis*. Escala = 1 cm., colores como en la fig. 6.20. _146

Fig. 6.32. Entesis de origen e inserción del pie derecho generalizado (elaborado a partir de varios especímenes de *Hapalops*, especialmente YPM-VPPU 15523), vista ventro-medial. 1- *m. quadratus plantae*, 2- entesis conjunta del *m. soleus*, *m. gastrocnemius* y *m. plantaris*, 3- trócleas para los tendones de *m. peroneus longus* y *brevis*, 4- *m. flexor digiti quinti*, 5- *m. flexor digitorum longus*, 6- surco para el tendón del *m. flexor digitorum longus*. Escala = 1 cm., colores como en la fig. 6.20. _____148

Fig. 6.33. Articulación entre la fosa glenoidea escapular y la cabeza humeral en *Eucholoeops* (a- MPM-PV 3403). Obsérvese como el ápice de la fosa glenoidea oficia de tope articular ante esfuerzos compresivos sobre la articulación (flecha). Escala = 5 cm. _____159

Fig. 6.34. Posición flexionada del húmero en *Eucholoeops* (a- MPM-PV 3403) y *Hapalops* (b- escápula MPM-PV 3412 y húmero MPM-PV 3467). Nótese la posición relativa del ápice de la fosa glenoidea en ambos casos y la situación baja de las tuberosidades humerales. Líneas de acción del *m. deltoideus* (línea punteada densa) y del *m. teres major* (línea punteada ancha), retractores del húmero. Nótese la elevada ventaja mecánica del *m. deltoideus* gracias a su inserción distal sobre el húmero. Escala = 5 cm. _____161

Fig. 6.35. Postura del codo para una ventaja máxima del extensor del antebrazo *m. triceps longus* - línea de acción punteada - en *Eucholoeops* (a- MPM-PV 3403) y *Hapalops* (b- escápula MPM-PV 3412, húmero y ulna MPM-PV 3467). Nótese la diferencia en el grado de extensión del antebrazo en el momento de la mayor ventaja mecánica para el músculo en cuestión. Escala = 5 cm. _____164

Fig. 6.36. Extensión y flexión del antebrazo en *Hapalops* (MPM-PV 3412 escápula, MPM-PV 3467 húmero y ulna, MPM-PV 3404 radio). Extensor del antebrazo: *m. triceps longus* - línea de acción en punteado denso -; flexores del antebrazo: *mm. biceps brachii* y *brachialis* -línea de acción aproximada en punteado alternado- y *m. brachioradialis* -línea de acción en punteado ancho. Los elementos de distintos especímenes fueron re-escalados para respetar las relaciones de proporción. _____166

Fig. 6.37. Relación entre los ejes de rotación inferidos de la articulación de la rodilla y el tobillo (líneas punteadas) con la rodilla en flexión, en *Analcimorphus* (YPM-VPPU 15561). Nótese como la curvatura de la

diáfisis tibial compensa en parte la inclinación lateral de la rodilla, permitiendo al eje astrágalo-tibial disponerse más paralelo al sustrato. Escala general = 5 cm. _____ 177

Fig. 6.38. Extensión y flexión del miembro posterior, ejemplificando en *Hapalops* (YPM-VPPU 15011 pelvis, MPM-PV 3467 fémur, tibia y fibula y YPM-VPPU 15155 pie). Los elementos fueron re-escalados para respetar las proporciones. Las líneas punteadas corresponden a las líneas de acción aproximadas de: 1- *m. biceps femoris* (flexión y retracción del zeugopodio y del miembro en conjunto), 2- *m. semitendinosus* (flexor y retractor), 3- *mm. gluteus medius y minimus* (extensión y abducción del fémur), 4- *m. rectus femoris* (flexión del fémur), 5- *m. sartorius* (flexión y aducción del zeugopodio y del miembro en conjunto), 6- *m. gracilis* (flexión y aducción del zeugopodio y del miembro en conjunto), 7- *m. gastrocnemius* (extensión del autopodio), 8- *m. ilio-psyas* (flexor y rotador externo del fémur). Escala general = 5 cm. _____ 178

Fig. 6. 39. Movilidad astragalar. a- *Hapalops* YPM-VPPU 15045 (tibia y fibulas derechas) y YPM-VPPU 15523 (astrágalo izquierdo invertido), ambos especímenes re-escalados; b- Mylodontidae indet. MPM-PV 3406 tibia, fibula y astrágalo derechos. Nótese la naturaleza plana de la articulación astrágalo-fibular, lo cual limita su movilidad a la rotación (flexión extensión) en el plano antero-posterior, representado en vista anterior por sendas líneas punteadas. Escala = 5 cm. _____ 180

Fig. 6.40. Relación articular entre calcáneo (abajo) y astrágalo (arriba) en MPM-PV 3406. La línea punteada representa el plano de articulación entre la faceta sustentacular del calcáneo y la faceta correspondiente en la parte posterior de la cabeza astragalar. Nótese que esta configuración impide movimientos en sentido antero-posterior entre los elementos. Escala = 5 cm. _____ 181

Figura 6.41. Movilidad del navicular. a- Pie derecho generalizado de *Hapalops* (elaborado a partir de varios especímenes, especialmente YPM-VPPU 15523 y 15155) en vista dorsal; b- configuración hipotética del mismo pie al rotar el navicular sobre la cabeza del astrágalo: la rotación está indicada por la flecha. Obsérvese la hipotética reorientación de los dedos I y II. Escala = 5 cm. _____ 182

Figura 6.42. Función de la musculatura aductora del miembro anterior durante el escalado de un soporte. Las líneas punteadas representan líneas de acción de los músculos: 1- *m. brachioradialis*, 2- *m. biceps brachii*, 3- *m. pectoralis major*. _____ 187

Fig. 6.43. Líneas de acción de los principales músculos involucrados en el contexto mecánico de escalar un soporte vertical (izquierda) y cavar (derecha) en *Hapalops* (MPM-PV 3412 escápula, MPM-PV 3467 húmero y ulna, MPM-PV 3404 radio). 1- línea de movimiento del cuerpo en ascenso; 2- curva de rotación del húmero con el antebrazo fijo; 3- línea de movimiento del brazo en retracción; 4- curva de rotación del húmero en retracción; 5- curva de rotación del antebrazo en extensión. Músculos: *m. deltoideus* - línea de acción en punteado denso -; *mm. biceps brachii y brachialis* -línea de acción aproximada en punteado alternado- ; *m. brachioradialis* -línea de acción en punteado ancho; *m. teres major* - línea de acción en puntos separados. Los elementos de distintos especímenes fueron re-escalados para respetar las relaciones de proporción. _____ 190

- Fig. 6.44.** Rango de abducción femoral en *Hapalops* (YPM-VPPU 15011), en vista anterior. La pelvis se representa con el ala ilíaca removida para mayor claridad. Escala = 5 cm. _____ 194
- Fig. 6.45.** Función de la musculatura aductora del miembro posterior durante el escalado de un soporte. Las líneas punteadas representan líneas de acción de los músculos: 1- *m. sartorius*, 2- *m. gracilis*, 3- *m. semitendinosus*, 4- complejo de los aductores. _____ 196
- Fig. 6.46.** Líneas de acción del complejo *m. quadriceps femoris* (líneas punteadas) en *Hapalops* (mismos especímenes que 6.38). Nótese la escasa ventaja mecánica aportada por la tuberosidad tibial poco protuberante. _____ 198
- Fig. 6.47.** Árbol utilizado en el test de descomposición ortonormal de la varianza. La topología sigue la sugerida por Asher y Helgen, 2010. Los nodos están señalados con números de forma arbitraria. _____ 214
- Fig. 6.48.** Descomposición ortogonal de la varianza en relación a la topología del árbol de relaciones filogenéticas utilizado. Nótese que la descomposición acumulada se mantiene dentro de los límites de confianza siendo el nodo señalado por la flecha el que más se aleja del valor esperado. Los cuatro estadísticos evaluados se mantienen en la zona de no rechazo de H_0 después de 19999 permutaciones de Monte-Carlo. _____ 216
- Fig. 6.49.** Gráfico del PC1 y el PC2 correspondientes al PCA utilizando variables de ambas cinturas y miembros. _____ 219
- Fig. 6.50.** Gráfico del PC2 y el PC3 correspondientes al PCA utilizando variables de ambas cinturas y miembros. _____ 220
- Fig. 6.51.** Gráfico del PC1 y el PC2 correspondientes al PCA utilizando variables de la cintura escapular y miembro anterior. _____ 222
- Fig. 6.52.** Gráfico del PC1 y el PC2 correspondientes al PCA utilizando variables de la cintura pélvica y miembro posterior. _____ 224
- Fig. 6.53.** Gráfico de ambas raíces canónicas R1 y R2 correspondientes al análisis discriminante y canónico utilizando variables de la cintura escapular y miembro anterior. _____ 227
- Fig. 6.54.** Gráfico de ambas raíces canónicas R1 y R2 correspondientes al análisis discriminante y canónico utilizando variables de la cintura pélvica y miembro posterior. _____ 231
- Fig. 6.55.** Gráfico *boxplot* del índice BI. _____ 233

| | |
|---|-----|
| Fig. 6.56. Gráfico <i>boxplot</i> del índice SHI. | 234 |
| Fig. 6.57. Gráfico <i>boxplot</i> del índice HRI. | 235 |
| Fig. 6.58. Gráfico <i>boxplot</i> del índice PEDH. | 236 |
| Fig. 6.59. Gráfico <i>boxplot</i> del índice IEPI. | 237 |
| Fig. 6.60. Gráfico <i>boxplot</i> del índice IFA. | 238 |
| Fig. 6.61. Gráfico <i>boxplot</i> del índice URI. | 239 |
| Fig. 6.62. Gráfico <i>boxplot</i> del índice RHI. | 240 |
| Fig. 6.63. Gráfico <i>boxplot</i> del índice CI. | 241 |
| Fig. 6.64. Gráfico <i>boxplot</i> del índice ISI. | 242 |
| Fig. 6.65. Gráfico <i>boxplot</i> del índice FRI. | 243 |
| Fig. 6.66. Gráfico <i>boxplot</i> del índice TRI. | 244 |
| Fig. 6.67. Gráfico <i>boxplot</i> del índice MCDI. | 245 |
| Fig. 6.68. Gráfico <i>boxplot</i> del índice MCDI 2. | 246 |
| Fig. 6.69. Gráfico <i>boxplot</i> del índice TPEI. | 247 |
| Fig.7.1 El oso hormiguero <i>Tamandua</i> desgarrando el sustrato (es decir, cavando en la corteza vegetal) en busca de alimento (izquierda) y escalando un soporte (derecha). Foto: cortesía de ARKive.org. | 264 |
| Fig. 7.2. El perezoso de tres dedos <i>Bradypus</i> utilizando el largo de sus miembros para desplazarse y alimentarse. Foto: cortesía de ARKive.org. | 276 |
| Fig. 7.3. Momento rotacional o torque (T) producido por el peso (P) de un animal arborícola en torno del soporte. | 278 |
| Fig. 7.4. Solución del momento rotacional en <i>Bradypus</i> . Foto: cortesía de ARKive.org. | 279 |

Fig. 7.5. Componentes de la fuerza peso (P) en un sustrato inclinado. N corresponde al componente normal a la superficie de contacto y D al componente paralelo a la misma. F es la fuerza de fricción que se opone al deslizamiento siguiendo el componente D . _____279

Fig. 7.6. Problemáticas del agarre a un soporte. La resultante A de la fuerza de aducción aplicada por el miembro es aproximadamente tangencial a la superficie del soporte, lo cual disminuye su importancia en el agarre. Las garras generan una nueva superficie de contacto (línea punteada) donde las fuerzas resultantes aplicadas (F_g) son ortogonales a la nueva superficie. N y T componentes normal y tangencial de la fuerza de aducción, respectivamente. _____280

INDICE DE TABLAS

| | |
|--|---------|
| Tabla 5.1.a Clave de colores utilizada en la Tabla 5.1.b para identificar origen e inserción de los músculos. | 65 |
| Tabla 5.1.b. Musculatura de ambos miembros y cinturas, con su origen e inserción. | 65-67 |
| Tabla 5.2. Medidas lineales utilizadas en esta tesis y su abreviatura. | 70-72 |
| Tabla 5.3. Índices utilizados en esta tesis y su referencia bibliográfica correspondiente. | 81 |
| Tabla 5.4. Significación funcional de los índices antes definidos. | 82 |
| Tabla 6.1. Musculatura reconstruida con el menor grado de especulación posible para los taxones mejor conservados (<i>Hapalops</i> , <i>Eucholoeops</i> , <i>Analcimorphus</i> , <i>Prepootherium</i> , <i>Analcitherium</i> y <i>Nematherium</i>). Se grafica el nivel de inferencia obtenido para origen e inserción, y el nivel de inferencia final. | 149-150 |
| Tabla 6.2. Significación funcional de los rasgos analizados en las páginas precedentes. | 168-169 |
| Tabla 6.3. Se indica la contextualización mecánica de cada rasgo de acuerdo a la significación funcional explicada previamente. | 183-184 |
| Tabla 6.4. Ecuaciones obtenidas para cada elemento por medio de regresión múltiple utilizando la masa como variable dependiente. | 209 |
| Tabla 6.5. Estadísticos para cada una de las ecuaciones obtenidas. RE corresponde al coeficiente de ponderación, EP% al error porcentual de la estimación, QMLE corresponde al “Quasi Maximum Likelihood Estimate”, SE corresponde el “Smearing Estimate” (De Esteban-Trivigno <i>et al.</i> , 2008). | 210 |
| Tabla 6.6. Valores de inflación de la varianza para las variables utilizadas en las ecuaciones de estimación. Los valores de inflación de la varianza no pudieron ser calculados para la ecuación de calcáneo debido a que ésta posee sólo una variable. | 210 |
| Tabla 6.7. Estimaciones promedio de masa corporal para los especímenes considerados, su media ponderada de acuerdo al valor EP%, la cantidad de elementos a ponderar y el coeficiente de variación (CV) de la ponderación. Los valores están en kilogramos. Los ejemplares cuyas estimaciones provienen de una mayor (4 o más) cantidad de ecuaciones están resaltados. | 211-212 |
| Tabla 6.8. Estimaciones promedio de masa corporal para los géneros considerados, las estimaciones promedio ponderadas de acuerdo al valor PE%, y sus respectivas varianzas. En la última columna se ofrecen la masa | |

corporal ponderada promediada de acuerdo a la cantidad de ecuaciones de estimación utilizadas. Los valores están en kilogramos._____213

Tabla 6.9. Estadísticos de independencia de la varianza. Número de permutaciones de Monte-Carlo: 19999. _____215

Tabla 6.10 (arriba). Autovalores y varianza totales y acumuladas del PCA de elementos de ambos miembros y cinturas._____218

Tabla 6.11 (izquierda). Contribución de cada variable a cada PC. En color naranja las variables de cintura escapular y miembro anterior, en color celeste las variables de cintura pélvica y miembro posterior. _____ 218

Tabla 6.12 (arriba). Autovalores y varianza totales y acumuladas del PCA de elementos de cintura escapular y miembro anterior._____221

Tabla 6.13 (izquierda). Contribución de cada variable a cada PC. _____221

Tabla 6.14 (arriba). Autovalores y varianza totales y acumuladas del PCA de elementos de la cintura pélvica y miembro posterior. _____223

Tabla 6.15 (izquierda). Contribución de cada variable a cada PC. _____223

Tabla 6.16. Estadísticos del análisis discriminante para las variables clasificadoras de los elementos del miembro anterior y cintura escapular, que fueron seleccionadas utilizado el método *forward-stepwise*. _____225

Tabla 6.17. Función discriminante (miembro anterior y cintura escapular). _____226

Tabla 6.18. Predicción de preferencia de sustrato a partir de la función discriminante citada previamente ____226

Tabla 6.19. Estadísticos del análisis discriminante para las variables clasificadoras de los elementos del miembro posterior y cintura pélvica, que fueron seleccionadas utilizado el método *forward-stepwise*. _____228

Tabla 6.20. Función discriminante (miembro posterior y cintura pélvica). _____229

Tabla 6.21. Predicción de preferencia de sustrato a partir de la función discriminante citada previamente ____230

Tabla 7.1. Mamíferos actuales analizados en este estudio, masa corporal promedio (kg) y preferencia de sustrato. _____274

ÍNDICE DE LÁMINAS

LAMINA 1

Eucholoeops cf. *E. fronto* MPM-PV 3403: a- cráneo en vista lateral; b- cráneo en vista palatal; c- húmero derecho en vista anterior; d- ulna derecha en vista lateral; e- escápula derecha en vista lateral; f- pelvis en vista ventral; g- fémur derecho en vista anterior; h- tibia izquierda en vista anterior. Escala = 5 cm. _____315

LAMINA 2

Hapalops sp. MPM-PV 3467: a- cráneo en vista lateral; b- cráneo en vista palatal; c- húmero derecho en vista anterior; d- ulna izquierda en vista lateral; e- fémur derecho en vista anterior; f- tibia derecha en vista anterior; g- fibula derecha en vista medial. Escala = 5 cm. _____317

LAMINA 3

Escápulas derechas en vista lateral. a- *Eucholoeops* cf. *E. fronto* MPM-PV 3403; b- *Hapalops elongatus* YPM-VPPU 15155; c- *Hapalops elongatus* FMNH 13133; d- *Hapalops angustipalatus* YPM-VPPU 15562; e- *Hapalops* sp. MPM-PV 3412; f- *Pelecycodon arcuatus* AMNH 9240. Escala = 5 cm. _____319

LAMINA 4

Húmeros en vista anterior. a- *Eucholoeops* cf. *E. fronto* MPM-PV 3403, húmero derecho; b- *Eucholoeops ingens* MPM-PV 3401, húmero derecho; c- *Hapalops* sp. MPM-PV 3467, húmero derecho; d- *Hapalops* sp. MPM-PV 3404, húmero izquierdo; e- *Hapalops ruetimeyeri* FMNH 13130, húmero derecho; f- *Schismotherium fractum* AMNH 9244, húmero izquierdo; g- *Analcitherium* sp. FMNH 13131, húmero derecho; h- *Nematherium* sp. YPM-VPPU 15374, húmero izquierdo. Escala = 5 cm. _____321

LAMINA 5

Húmeros en vista posterior, los ejemplares son los mismos que en la lámina 4. Escala = 5 cm. _____323

LAMINA 6

Ulnas en vista lateral (excepto h). a- *Eucholoeops* cf. *E. fronto* MPM-PV 3403, ulna derecha en vista lateral; b- *Eucholoeops* sp. MPM-PV 3402, ulna izquierda (abajo) y epífisis distal de

la ulna derecha (arriba); c- *Hapalops* sp. MPM-PV 3467, ulna izquierda; d- *Hapalops ruetimeyeri* FMNH 13130, ulna derecha; e- *Hapalops angustipalatus* YPM-VPPU 15562, ulna izquierda; f- *Pelecycodon arcuatus* AMNH 9240, ulna izquierda; g- *Prepotherium potens* YPM-VPPU 15345, ulna izquierda; h- *Nematherium* sp. FMNH 13129, ulna y radio izquierdos en vista medial. Escala = 5 cm. _____325

LAMINA 7

Ulnas en vista anterior, los especímenes son los mismos que en la lámina 5. Escala = 5 cm.

_____327

LAMINA 8

Radios en vista lateral. a- *Eucholoeops ingens* MPM-PV 3451, radio derecho; b- *Eucholoeops* sp. MPM-PV 3651, radio derecho; c- *Hapalops longiceps* YPM-VPPU 15523; d-cf. *Hapalops* MPM-PV 3404, radio derecho; e- *Nematherium* sp. FMNH 13129, radio y ulna derechos; f- *Nematherium* sp. YPM-VPPU 15893. Escala = 5 cm. _____329

LAMINA 9

Radios en vista medial, los especímenes son los mismos que los de la lámina 8. Escala = 5 cm. _____331

LAMINA 10

Autopodio anterior. a- *Eucholoeops* sp. MPM-PV 3402, autopodio anterior izquierdo en vista dorsal; b- *Eucholoeops* sp. FMNH 13125, autopodio anterior izquierdo en vista dorsal; c- *Hapalops longiceps* YPM-VPPU 15523, autopodio anterior izquierdo; d- el mismo espécimen, falanges ungueales; e- *Prepotherium potens* YPM-VPPU 15568, autopodio anterior izquierdo. Escala = 5 cm. _____333

LAMINA 11

Pelvis. a- *Hapalops elongatus* YPM-VPPU 15011, vista ventral; b- *Schismotherium fractum* FMNH 13137, vista dorsal; c- *Hapalops elongatus* YPM-VPPU 15011, vista lateral; d- *Schismotherium fractum* FMNH 13137, vista lateral; e- *Analcimorphus giganteus* YPM-VPPU 15561, vista ventral; f- *Schismotherium fractum* FMNH 13137, vista ventral; g- *Analcimorphus giganteus* YPM-VPPU 15561, vista lateral; h- *Eucholoeops* cf. *E. fronto* MPM-PV 3403, vista ventral. Escala = 5 cm. _____335

LAMINA 12

Fémures en vista anterior. a- *Eucholoeops* cf. *E. fronto* MPM-PV 3403, fémur derecho; b- *Eucholoeops* sp. MPM-PV 3651, fémur izquierdo; c- *Hapalops* sp. MPM-PV 3467, fémur derecho; d- *Hapalops indifferens* YPM-VPPU 15110, fémur izquierdo; e- *Schismotherium fractum* YPM-VPPU 15524, fémur izquierdo parcial; f- *Analcimorphus giganteus* YPM-VPPU 15561, fémur izquierdo; *Pelecycodon arcuatus*, AMNH 9240, fémur derecho; h- *Prepotherium potens* YPM-VPPU 15345 fémur derecho. Escala = 5 cm. _____337

LAMINA 13

Fémures en vista posterior, los especímenes son los mismos que en la lámina 12. Escala = 5 cm. _____339

LAMINA 14

Tibias en vista anterior. a- *Eucholoeops* sp. MPM-PV 3651, tibia izquierda parcial; b- *Eucholoeops* cf. *E. fronto* MPM-PV 3403, tibia derecha parcial; c- *Hapalops* sp. YPM-VPPU 15045, tibia derecha; d- *Hapalops* sp. MPM-PV 3467, tibia derecha; e- *Schismotherium fractum* FMNH 13137; f- *Pelecycodon arcuatus*, AMNH 9240, ambas tibias incompletas; g- *Analcimorphus giganteus* YPM-VPPU 15561, tibia izquierda; h- *Prepotherium potens* YPM-VPPU 15345, tibia derecha; i- Mylodontidae indet. MPM-PV 3406, tibia izquierda. Escala = 5 cm. _____341

LAMINA 15

Tibias en vista anterior, los especímenes son los mismos que en la lámina 14. Escala = 5 cm. _____343

LÁMINA 16

Fíbulas. a- *Hapalops* sp. MPM-PV 3467, fibula derecha en vistas anterior y medial; b- *Hapalops* sp. YPM-VPPU 15045, fibula izquierda en vistas anterior y medial; c- *Analcimorphus giganteus* YPM-VPPU 15561, fibula izquierda en vistas anterior y medial; d- *Schismotherium fractum* FMNH 13137, fibula izquierda en vistas anterior y medial; e- *Prepotherium potens* YPM-VPPU 15568, fibula izquierda en vistas medial y anterior; f- Mylodontidae indet. MPM-PV 3406, fibula izquierda en vistas anterior y medial. Escala = 5 cm. _____345

LÁMINA 17

Astrágalos en vista dorsal (proximal). a- *Hapalops longiceps* YPM-VPPU 15523, astrágalo izquierdo; b- *Hapalops elongatus* FMNH 13123, astrágalo derecho; c- *Peleciodon arcuatus* FMNH 12062, astrágalo izquierdo; d- *Schismotherium fractum* FMNH 13137, astrágalo izquierdo; e- *Nematherium* sp. YPM-VPPU 15965, astrágalo izquierdo; f- Mylodontidae indet. MPM-PV 3406, astrágalo izquierdo. Escala = 5 cm. _____ 347

LÁMINA 18

Astrágalos en vista anterior, los especímenes son los mismos que en la lámina 17. Escala = 5 cm. _____ 349

LÁMINA 19

Calcáneos en vistas dorsal (proximal) y lateral. a- *Hapalops longiceps* YPM-VPPU 15523, calcáneo izquierdo; b- *Schismotherium fractum* FMNH 13137, calcáneo izquierdo; c- *Peleciodon arcuatus* FMNH 12062, calcáneo izquierdo; d- Mylodontidae indet. MPM-PV 3406, calcáneo izquierdo. Escala = 5 cm. _____ 351

LÁMINA 20

Autopodio posterior. a- *Hapalops elongatus* YPM-VPPU 15155, autopodio posterior derecho articulado en vistas dorsal (arriba) y lateral (abajo); b- *Hapalops longiceps* YPM-VPPU 15523, navicular izquierdo (arriba) y metatarsianos izquierdos II a V (abajo), en vista dorsal; c- *Hapalops indifferens* YPM-VPPU 15110, navicular izquierdo en vista proximal (arriba) y metatarsianos II a IV en vista dorsal (abajo); d- *Peleciodon arcuatus* AMNH 9240, autopodio distal derecho en vista dorsal; e- *Eucholoeops fronto* AMNH 9241, metatarsiano III derecho y sus falanges en vista medial. Escala = 5 cm. _____ 353

RESUMEN

Los xenartros constituyen uno de los grupos de mamíferos placentarios más conspicuos y antiguos de América del Sur. Incluyen dos clados principales: Cingulata (armadillos y gliptodontes) y Pilosa; los últimos agrupan a los Vermilingua (osos hormigueros) y Folivora (perezosos). Los perezosos actuales están representados por los géneros *Bradypus* (perezoso de tres dedos) y *Choloepus* (perezoso de dos dedos) y seis especies. Todas habitan las selvas tropicales de América del Sur y Central y son mayormente folívoros, estrictamente arborícolas y de menos de 10 kg de masa corporal. Por el contrario, con alrededor de 100 géneros nominados, el registro fósil de Folivora es muy abundante y diverso. Los primeros restos, escasos y fragmentarios, provienen del Eoceno y Oligoceno de Patagonia, pero a partir del Mioceno (hace aproximadamente unos 20 Millones de años) se constituyen en uno de los grupos más representativos de las faunas del Cenozoico de América del Sur. Los perezosos miocenos están particularmente bien representados en la Formación Santa Cruz (Edad Santacrucense; Mioceno Temprano tardío). Comprenden taxones de mayor tamaño que los perezosos actuales, pero bastante menor que el de sus parientes gigantes del Pleistoceno. Aunque algunos aspectos de la taxonomía a nivel específico no han sido esclarecidos aún, lo que ha relegado estudios en niveles sistemáticos superiores, actualmente se reconocen once entidades taxonómicas a nivel genérico en la Formación Santa Cruz, pertenecientes a tres de los cuatro clados de perezosos: *Eucholoeops* y *Megalonychotherium* (Megalonychidae), *Planops* y *Prepotherium* (Megatheriidae), *Hapalops*, *Hyperleptus*, *Analcimorphus*, *Schismotherium* y *Peleciodon* (Megatherioidea basales) y *Nematherium* y *Analcitherium* (Mylodontidae).

La fauna de la Formación Santa Cruz representa una fase de la historia del Cenozoico sudamericano en la que las comunidades consistían en una mezcla compleja de descendientes de linajes de “antiguo aborigen sudamericano” (Marsupialia, Xenarthra, Litopterna, Notoungulata y Astrapotheria), junto con formas originadas en otros continentes (Rodentia y Primates). Los afloramientos de esta Formación en la costa Atlántica de la provincia de Santa Cruz, entre los ríos Coyle y Gallegos, son excepcionales por la calidad de preservación de los vertebrados fósiles (mayoritariamente de mamíferos), a menudo bastante completos y articulados. Su estado de preservación los hace aptos para realizar estudios

paleoautoecológicos, caracterizando a cada taxón de acuerdo a tres parámetros básicos: tamaño corporal, dieta y preferencia de sustrato (incluyendo locomoción).

El objetivo general de esta tesis es contribuir al conocimiento paleoecológico integral de las faunas de mamíferos de Edad Santacrucense, basándose en estudios morfofuncionales de detalle, tanto cualitativos como cuantitativos, y con controles filogenéticos, tafonómicos y estratigráficos adecuados. Los objetivos específicos son realizar un estudio morfofuncional del aparato locomotor de los perezosos santacrucenses con el fin de detectar diferencias morfológicas que permitan generar hipótesis sobre preferencia y uso del sustrato (terrestre, semiarbóricola, arbóricola, cavador, etc.), características posturales y de locomoción (caminadores cuadrúpedos o facultativamente bípedos, trepadores lentos, braquiadores, etc.) y generar hipótesis acerca de la inserción de los perezosos en el contexto paleoecológico de la fauna de la Formación Santa Cruz.

Las hipótesis de trabajo son las siguientes: 1) Los perezosos santacrucenses de menor tamaño corporal serían formas arbóricolas y los de mayor tamaño semiarbóricolas; la morfología y función de su esqueleto apendicular y musculatura asociada serían más semejantes a las de los osos hormigueros que a los de los perezosos actuales, indicando un modo de vida similar (trepadores cuadrúpedos con capacidad de escarbar el sustrato). 2) La presencia de estas formas arbóricolas y semiarbóricolas de perezosos, sumada a la diversidad de otros mamíferos arbóricolas (como primates, osos hormigueros, roedores y marsupiales), indicarían ambientes arbolados en la Formación Santa Cruz y estrategias de partición del uso de recursos tróficos y espaciales.

Con el fin de contrastar las hipótesis propuestas se realizaron las siguientes actividades:

1. Descripción de los elementos óseos del esqueleto apendicular, con énfasis en rasgos de interés funcional.
2. Toma de medidas lineales de rasgos de interés funcional, proporciones y longitudes.
3. Elaboración de una base de datos morfométrica de mamíferos actuales de varios grupos sistemáticos, incluyendo diversidad de tamaños corporales, preferencias de sustrato y estilos locomotores.
4. Estimaciones de masa corporal mediante ecuaciones generadas especialmente, aplicando índices de estimación de error.

5. Reconstrucción de la musculatura del aparato locomotor.
6. Análisis morfofuncional cualitativo, integrando las evidencias provistas por las descripciones y la reconstrucción de tejidos blandos.
7. Análisis ecomorfológicos, con el objetivo de explorar la semejanza morfométrica con los mamíferos actuales de la muestra, generando hipótesis funcionales que expliquen esta semejanza.
8. Aplicación de variados índices biomecánicos y funcionales.
9. Integración de la información obtenida mediante estas aproximaciones para caracterizar funcional y ecológicamente los géneros de perezosos santacrucenses estudiados.
10. Evaluación y discusión del rol ecológico inferido de los perezosos santacrucenses dentro de las asociaciones de vertebrados de la Formación Santa Cruz.

El análisis de los resultados obtenidos permite formular las siguientes conclusiones:

- La morfología del esqueleto apendicular de los perezosos santacrucenses era marcadamente diferente a la de los perezosos actuales. Las proporciones de los elementos óseos de los miembros y el grado de desarrollo de accidentes para origen e inserción de músculos y ligamentos son más similares a los de los osos hormigueros y otros mamíferos actuales capaces de cavar.
- La musculatura del aparato locomotor de los perezosos santacrucenses estaba muy desarrollada, permitiendo ejercer gran fuerza durante la aducción de los miembros, extensión y flexión del antebrazo y pantorrilla, flexión y prensión de la mano y extensión y prensión del pie.
- El esqueleto apendicular estaba preparado para amplia abducción a nivel de la cadera y hombro y para posturas flexionadas de codo y rodilla. La capacidad de supinación era limitada y el tobillo estaba restringido a la flexión-extensión. El pie tenía capacidad de prensión.
- El análisis de estos rasgos funcionales indica que entre los perezosos santacrucenses hubo formas arborícolas (*Hapalops*, *Eucholoeops*, *Peleciodon*, *Schismotherium* y *Analcimorphus*), semiarborícolas (*Analcitherium* y *Nematherium*) y terrestres facultativamente arborícolas (*Prepootherium*).
- Con respecto al uso del sustrato, los perezosos santacrucenses eran formas cavadoras o al

menos con buenas capacidades de cavar, especialmente los milodóntidos *Analcitherium* y *Nematherium* y *Hapalops* entre los megaterioideos.

- Los perezosos santacrucenses eran mamíferos de tamaño corporal grande en comparación con los perezosos actuales, con masas corporales entre 40 y 80 kg (*Hapalops*, *Eucholoeops*, *Peleciodon*, *Schismotherium* y *Analcimorphus*) y entre 80 hasta casi 200 kg (*Analcitherium*, *Nematherium* y *Prepootherium*).
- La integración de estas evidencias permite proponer a *Hapalops*, *Eucholoeops*, *Peleciodon*, *Schismotherium* y *Analcimorphus* como un gremio de mamíferos folívoros y arborícolas que no competirían por los recursos con otros mamíferos santacrucenses herbívoros arborícolas. *Analcitherium* y *Nematherium* serían semiarborícolas de ambiente cerrado y consumidores de hojas y posiblemente de tubérculos, frutos o raíces gracias a su capacidad cavadora. *Prepootherium*, el más terrestre y folívoro, probablemente compitió con litopternos de ambiente cerrado y gran tamaño.
- El tamaño corporal, fuerza muscular y grandes garras hicieron a los perezosos santacrucenses presas potenciales sólo de depredadores de gran tamaño.
- Los estudios anatómicos cualitativos y detallados son esenciales para la comprensión y evaluación de rasgos de interés funcional y para generar hipótesis paleobiológicas consistentes. Permiten gran detalle de análisis con una apreciable sencillez metodológica. Los análisis ecomorfológicos exploratorios resultan de suma utilidad también, aunque su grado de detalle sea menor. Los índices biomecánicos y funcionales constituyen una metodología sencilla que permite la comparación cuantitativa y rápida de rasgos funcionales. La sumatoria de estos diferentes enfoques metodológicos permitió caracterizar a los perezosos de la Formación Santa Cruz en base a su tamaño corporal y preferencia y uso de sustrato.

ABSTRACT

Xenarthrans are one of the most conspicuous and ancient groups of placental mammals of South America. They include two main clades: Cingulata (armadillos and glyptodonts) and Pilosa; the latter comprises Vermilingua (anteaters) and Folivora (sloths). Living sloths are represented by the genera *Bradypus* (three-toed sloths) and *Choloepus* (two-toed sloths) and six species. They all inhabit the rainforests of Central and South America, are folivores and strictly arboreal at less than 10 kg of body mass. By contrast, the fossil record of Folivora is extremely abundant and diverse, with about 100 named genera. The first remains, scarce and fragmentary, come from the Eocene and Oligocene of Patagonia, but after the Miocene (about 20 Millions of years) they become one of the most well-represented groups of the Cenozoic faunas of South America. Miocene sloths are particularly well represented in the Santa Cruz Formation (Santacrucian Age; late Early Miocene). They comprise taxa of larger body size than the living sloths but much smaller than their giant relatives of the Pleistocene. Although the taxonomy at the species level is still unresolved, which has restricted systematic studies to higher ranks, eleven genera are recognized in the Santa Cruz Formation, belonging to three of the four sloth clades: *Eucholoeps* and *Megalonychotherium* (Megalonychidae), *Planops* and *Prepotherium* (Megatheriidae), *Hapalops*, *Hyperleptus*, *Analcimorphus*, *Schismotherium* and *Peleciodon* (Megatherioidea basales) and *Nematherium* and *Analcitherium* (Mylodontidae).

The fauna of the Santa Cruz Formation represents a phase in the history of the Cenozoic of South America, in which the communities consisted of a complex mixture of lineages of "old South American ancestry" (Marsupialia, Xenarthra, Litopterna, Notoungulata and Astrapotheria), along with forms from other continents (Rodentia and Primates). Exposures of the Santa Cruz Formation along the Atlantic coast of the Santa Cruz province, between the Coyle and Gallegos rivers, are exceptional for the quality of preservation of the fossil vertebrates (mostly mammals), often fairly complete and articulated. This exceptional preservation makes them suitable for paleoautoecological studies, characterizing each taxon according to three parameters: body size, diet and substrate preference (including locomotion).

The main goal of this thesis is to contribute to the comprehensive paleoecological knowledge of the Santacrucian mammal faunas, based on detailed morphofunctional studies,

both qualitative and quantitative, with phylogenetic, taphonomic and stratigraphic controls. The specific goals are to perform a morphofunctional study of the locomotory apparatus of the Santacrucian sloth, in order to identify morphological differences that permit generating hypotheses about the substrate preference and use (terrestrial, semiarboreal, arboreal, digger, etc.), posture and locomotion characteristics (ambulatory quadrupeds or facultatively bipeds, slow climbers, scansorial, etc.), and generate hypotheses about the place of these sloths in the paleoecological context of the fauna of the Santa Cruz Formation.

The working hypotheses are: 1) the smaller Santacrucian sloths were arboreal and the larger semiarboreal; the morphology and function of the appendicular skeleton and associated musculature would be more similar to those of anteaters than those of the living sloths, indicating a similar lifestyle (climbing quadrupeds capable of scratching the substrate). 2) The presence of these arboreal and semiarboreal sloths, coupled with the diversity of other arboreal mammals (*e.g.*, primates, anteaters, rodents and marsupials), would indicate the presence of forested environments in the Santa Cruz Formation, and very probably strategies for partitioning of trophic and space resources.

In order to test the proposed hypotheses, the following activities were performed:

1. Description of the bony elements of the appendicular skeleton, with emphasis on features of functional interest.
2. Linear measurements describing functional traits, proportions and lengths were taken.
3. Construction of a morphometric database of living mammals from various systematic groups, including diversity of body sizes, substrate preferences and locomotor styles.
4. Estimation of body mass using equations specially generated by applying estimated error indices.
5. Reconstruction of the musculature of the locomotory apparatus.
6. Qualitative morphofunctional analysis based on the evidence provided by the descriptions and muscles reconstruction.
7. Ecomorphological analysis, in order to explore the morphometric resemblance to living mammals, generating functional hypotheses to explain this similarity.
8. Application of several biomechanical and functional indices.
9. Integration of the information obtained by these approaches to characterize the

Santacrucian sloths functional and ecologically.

10. Evaluation and discussion of the inferred ecological role of the Santacrucian sloths within the vertebrate assemblages of the Santa Cruz Formation.

The analysis of the results produced the following conclusions:

- The morphology of the appendicular skeleton of the Santacrucian sloth was markedly different from their living relatives.
- The proportions of the appendicular bony elements and the large development of features for the origin and insertion of muscles and ligaments are more similar to those of the anteaters and other living mammals capable of digging.
- The musculature of the locomotory apparatus of the Santacrucian sloths was greatly developed, allowing great forces during adduction of the limbs, extension and flexion of the forearm and calf, flexion and prehension of the hand, and extension and prehension of the foot.
- The appendicular skeleton was capable of wide abduction at the hip and shoulder, and flexed postures of the elbow and knee. Supination ability was limited and the ankle was restricted to flexion-extension. The foot was efficient in prehension.
- The analysis of these functional features suggests that among Santacrucian sloths were arboreal forms (*Hapalops*, *Eucholoeops*, *Pelecycodon*, *Schismotherium* and *Analcimorphus*), semiarboreals (*Analcitherium* and *Nematherium*), facultatively arboreal and terrestrial (*Prepotherium*).
- Regarding the use of substrate, the Santacrucian sloths were diggers or at least they had good digging capabilities, especially the mylodontids *Analcitherium* and *Nematherium* and the megatheriid *Hapalops*.
- Santacrucian sloths were large mammals when compared with the living sloths, with body masses between 40 and 80 kg (*Hapalops*, *Eucholoeops*, *Pelecycodon*, *Schismotherium* and *Analcimorphus*) and between 80 and nearly 200 kg (*Analcitherium*, *Nematherium* and *Prepotherium*).
- The integration of these lines of evidence leads us to propose *Hapalops*, *Eucholoeops*, *Pelecycodon*, *Analcimorphus* and *Schismotherium* as conforming to a guild of arboreal and folivorous mammals that did not compete for resources with other arboreal herbivorous Santacrucian mammals. *Analcitherium* and *Nematherium* were semiarboreal forms of

closed habitats, leaf eaters but also feeding on tubers, fruits or roots, due to their digging abilities. *Prepothorium*, the most terrestrial and folivorous, probably competed with closed-habitat and large-sized litopterns.

- Due to their body size, muscle strength and large claws, sloths were potential prey only for predators of large size.
- Qualitative and detailed anatomical studies are essential for the understanding and assessment of functional traits of interest and to generate consistent paleobiological hypotheses. They allow highly detailed analysis with a significant methodological simplicity. Exploratory ecomorphological analysis are also very useful, despite their the lower resolution. Biomechanical and functional indices constitute a simple methodology that allows quantitative and fast comparison of functional features. The combination of these different methodological approaches made it possible to characterize the sloths of the Santa Cruz Formation based on their body size and substrate preference and use.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

1. INTRODUCCIÓN

1.1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Los xenartros constituyen uno de los grupos de mamíferos placentarios más conspicuos y antiguos de América del Sur, con más de 55 Ma (Ma) de historia evolutiva (Vizcaíno y Loughry, 2008). Dentro de los xenartros se reconocen dos grandes clados: Cingulata y Pilosa. Los cingulados incluyen armadillos y los extintos pampaterios y gliptodontes, mientras que los Pilosa comprenden a los osos hormigueros (*Vermilingua*) y a los perezosos (*Folivora*). Los osos hormigueros están representados actualmente por tres géneros: *Cyclopes* Gray, el más pequeño (0,270 kg, Nowak, 1999) y casi estrictamente arborícola, *Tamandua* Gray, más grande (alrededor de 4 kg, Nowak, 1999), semiarborícola, y *Myrmecophaga* Linnaeus, la forma de mayor tamaño (alrededor de 30 kg, Nowak, 1999) y casi estrictamente terrestre. El registro fósil de osos hormigueros es bastante escaso (ver McDonald *et al.*, 2008 para una revisión). Los perezosos actuales están representados por el perezoso de tres dedos *Bradypus* Linnaeus que incluye cuatro especies y el perezoso de dos dedos *Choloepus* Illiger, con dos especies. Ambos son formas de menos de 10 kg (Nowak, 1999), casi estrictamente arborícolas, folívoros y de movimientos lentos que habitan las selvas tropicales de América del Sur y Central (Chiarello, 2008). Contrastando con esta reducida diversidad actual, el registro fósil es abundante y diverso (con más de 100 especies nominadas, McKenna y Bell, 1997), constituyendo uno de los grupos más representativos y mejor conocidos de la fauna del Cenozoico de América del Sur (McDonald y De Iuliis, 2008).

Los primeros restos, escasos y fragmentarios, provienen del Eoceno y Oligoceno, pero a partir del Mioceno Temprano (aproximadamente unos 20 Ma) el registro es muy abundante y diverso. Los perezosos miocenos están particularmente bien representados en la Edad Mamífero Santacruceño (Mioceno Temprano tardío de Patagonia Austral), particularmente en la Formación Santa Cruz. Comprende taxones de tamaño bastante menor que sus parientes del Pleistoceno (formas cercanas a la tonelada y algunas alcanzando las 4-5 toneladas, Vizcaíno *et al.*, 2008), aunque más grandes que *Bradypus* y *Choloepus*, y la morfología de sus miembros es bastante más conservadora y generalizada, especialmente cuando se los compara con los perezosos actuales.

Los afloramientos de la costa Atlántica de la Formación Santa Cruz, en la zona entre los ríos Coyle y Gallegos, son excepcionales, permitiendo una preservación

excelente de restos óseos, muchas veces articulados, mayoritariamente de mamíferos, aunque también están presentes anfibios anuros, reptiles y aves (Tauber, 1997a y b; Vizcaíno *et al.*, 2010). Sin lugar a dudas estos afloramientos constituyen uno de los reservorios más valiosos de fauna cenozoica de la Argentina y del mundo. Particularmente en lo que atañe a los perezosos, la abundancia de restos y la calidad de su preservación estimulan la realización de una multitud de estudios.

La importancia de la Formación Santa Cruz reside en que su fauna representa una fase de la historia del Cenozoico sudamericano en la que las comunidades consistían en una compleja mezcla de descendientes de linajes de “antiguo abolengo sudamericano” (Reig, 1981) -Metatheria, Xenarthra, Litopterna, Notoungulata y Astrapotheria- junto con formas provenientes de otros continentes -Rodentia y Primates- (Simpson, 1980). Estas comunidades santacrucenses se cuentan entre los últimos registros fósiles de gran importancia antes del advenimiento de faunas con estructura moderna y presentaban una diversidad y estructura difícilmente comparables con ninguna comunidad de mamíferos actual. Por esta razón se entiende que son necesarios trabajos de reconstrucción paleosinecológica, que a su vez necesitan de un adecuado basamento paleoautoecológico. De acuerdo a las conceptualizaciones desarrolladas por Vizcaíno y colaboradores (véase Bargo, 2003 y Vizcaíno *et al.*, 2008), los estudios paleoautoecológicos deben caracterizar cada taxón integrante de una comunidad de acuerdo a tres parámetros básicos interrelacionados: tamaño corporal, dieta y preferencia de sustrato (incluyendo locomoción).

Existen escasos trabajos publicados sobre estos parámetros en perezosos santacrucenses. Croft (2000) realizó estimaciones de tamaño corporal en varias faunas de América del Sur, incluida la santacrucense, y ofreció estimaciones de masa de algunos géneros de perezosos (Croft, 2000 y 2001). Bargo *et al.* (2009) estudiaron la morfología dentaria para inferir los patrones de movimientos masticatorios de algunos géneros de perezosos santacrucenses y realizaron inferencias sobre su dieta. White (1993, 1997) realizó estudios sobre el hábito locomotor de varios géneros de perezosos de edad Mioceno, incluyendo los géneros santacrucenses. Esta autora aplicó diversos índices funcionales, que le permitieron caracterizar a varios de los géneros como formas arborícolas. A excepción de los trabajos de White, no se han publicado estudios detallados de los rasgos osteológicos de los miembros y de reconstrucción de tejidos blandos que permitan realizar interpretaciones morfofuncionales en los perezosos

santacrucenses. En cambio, son abundantes los trabajos morfofuncionales sobre perezosos post-Miocenos (véase Bargo, 2003 y Vizcaíno *et al.*, 2008 para una revisión).

En este trabajo se abordará el estudio funcional del esqueleto apendicular de los perezosos con el fin de elucidar aspectos paleobiológicos de los Folivora de la Formación Santa Cruz.

1.2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS GENERALES

1.2.1. Objetivo general

1. Contribuir a un estudio paleoecológico integral de los mamíferos de Edad Santacrucense (Mioceno Temprano tardío), basado en estudios morfofuncionales detallados y con controles filogenéticos, tafonómicos y estratigráficos adecuados.

1.2.2. Objetivos específicos

1. Realizar un estudio morfofuncional tendiente a detectar diferencias morfológicas que permitan generar hipótesis sobre preferencia y uso del sustrato (terrestre, semiarborícola, arborícola, cavador, etc.), características posturales y de locomoción (caminadores cuadrúpedos o facultativamente bípedos, trepadores lentos, braquiadores, etc.).

2. Presentar hipótesis sobre su inserción en el contexto paleoecológico.

1.2.3. Hipótesis generales

1. Los perezosos santacrucenses serían formas arborícolas (las de menor tamaño corporal) y semiarborícolas (las de mayor tamaño corporal). La morfología y función de sus esqueleto apendicular y musculatura asociada serían más afines a los de los osos hormigueros como *Tamandua* que a los de los perezosos actuales, indicando un modo de vida similar (trepadores cuadrúpedos con capacidad de escarbar el sustrato).

2. Los perezosos, sumados a la diversidad de mamíferos arborícolas santacrucenses (primates, osos hormigueros, roedores y marsupiales), indicarían la presencia de ambientes arbolados en la Formación Santa Cruz, y posiblemente una fuerte partición del nicho arborícola.

Estas hipótesis se fundamentan en el marco conceptual y metodológico detallado en las secciones 1.3 y en los capítulos 2 y 3.

1.3. ANTECEDENTES

Los perezosos de Edad Santacrucense han sido conocidos por más de un siglo principalmente a través del trabajo de Ameghino (1887, 1889, 1891, 1894) y Scott (1903-1904). Éste último describió y figuró gran parte de los especímenes colectados por las expediciones realizadas por Carlos Ameghino, depositados en el Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN, Ciudad Autónoma de Buenos Aires), por John Bell Hatcher de Princeton University (1896-1899), depositados en las colecciones del Yale Peabody Museum (YPM, New Haven) y por Barnum Brown, depositados en el American Museum of Natural History (AMNH, New York) de EEUU.

La hipótesis de que los principales grupos de perezosos (Mylodontidae, Megalonychidae, Nothrotheriidae y Megatheriidae) se desarrollaron a partir de estas formas miocenas y que la morfología de los Megalonychidae tempranos era el patrón de forma básico entre los perezosos, estuvo arraigada por muchos años entre los paleontólogos (Scott, 1903-1904; véase De Iuliis, 1994 y McDonald y De Iuliis, 2008 para una revisión de esta problemática). Aunque algunos aspectos de la taxonomía a nivel específico no han sido esclarecidos aún, lo que ha relegado estudios en niveles sistemáticos superiores, actualmente se reconocen claramente once entidades taxonómicas a nivel genérico (McKenna y Bell, 1997; Gaudin, 2004): *Eucholoeops* Ameghino y *Megalonychotherium* Scott (Megalonychidae), *Planops* Ameghino y *Preprotherium* Ameghino (Megatheriidae), *Hapalops* Ameghino, *Hyperleptus* Ameghino, *Analcimorphus* Ameghino, *Schismotherium* Ameghino y *Peleciodon* Ameghino (Megatherioidea basales *sensu* Gaudin, 2004) y *Nematherium* Ameghino y *Analcitherium* Ameghino (Mylodontidae). El problema más complejo desde el punto de vista taxonómico corresponde al género *Hapalops*, del que se han nominado 26 especies. Sin embargo, un análisis preliminar de caracteres morfológicos y morfométricos del cráneo y dentición de este género, realizado por De Iuliis y Pujos, (2006), sugiere la existencia de sólo cuatro tipos morfológicos, restringiendo la diversidad taxonómica del género y planteando un panorama mucho más apropiado para el tipo de estudios aquí propuesto. Las relaciones filogenéticas de los Folivora han sido analizadas por varios autores, pero los estudios más detallados y extensivos son los de Gaudin (2004) y Pujos *et al.* (2007) en base a caracteres cráneo-dentales y apendiculares. Estos esquemas filogenéticos serán utilizados como base para esta Tesis doctoral.

Aparte de los trabajos de Ameghino (1887, 1889, 1891, 1894) y Scott (1903-04), existen pocas descripciones anatómicas extensivas del esqueleto apendicular de los Folivora santacrucenses. Hirschfeld (1985) describió restos craneanos y postcraneanos fragmentarios de especímenes de Folivora provenientes del Mioceno de Colombia, comparándolos con algunos géneros santacrucenses, en particular *Hapalops*. White (1993, 1997) realizó un análisis morfométrico del esqueleto apendicular de los perezosos miocenos para caracterizar sus hábitos locomotores. Sobre la base de 10 índices construidos a partir de 18 medidas esqueléticas y el análisis del grado de libertad de la articulación astrágalo/tibia, concluyó que estas formas serían semiarborícolas. Los valores de estos índices para los perezosos santacrucenses *Hapalops*, *Peleciodon*, *Schismotherium* y *Analcimorphus* son similares en su mayoría a los de mamíferos arborícolas actuales analizados por White (primates, perezosos actuales y osos hormigueros arborícolas y semiarborícolas), mientras que la preferencia de sustrato de *Eucholoeops* y *Nematherium* resultó menos claramente definible.

1.3.1 LA FORMACIÓN SANTA CRUZ

La Formación Santa Cruz aflora de forma discontinua en la Patagonia austral argentina, desde cerca del Golfo de San Jorge hasta el Norte de Tierra del Fuego y desde la costa Atlántica hasta la Cordillera de los Andes (Marshall, 1976). Los yacimientos paleontológicos más estudiados y que presentan restos mejor preservados son los que afloran a lo largo de la costa atlántica de la provincia de Santa Cruz, entre los ríos Coyle y Gallegos (Fig. 1.1). Estos depósitos, de edad Mioceno inferior alto, se ubican a unos 52° de latitud Sur, aproximadamente a 100 km al N del Estrecho de Magallanes.

Los primeros registros de fósiles procedentes de estos afloramientos fueron los efectuados en 1845 por el capitán de la marina británica Bartholomew Sullivan, quién los envió a Charles Darwin (Marshall, 1976; Brinkman, 2003), aunque también Sir Richard Owen describió estos especímenes. Desde 1887 a 1893, Carlos Ameghino comenzó la prospección y recolección sistemática de fósiles que estudiaría y publicaría su hermano Florentino Ameghino en sus trabajos de 1887, 1889, 1891 y 1894. Florentino Ameghino, además, fue el primero en hacer notar la abundancia y diversidad de las faunas de vertebrados santacrucenses y en aplicar la denominación “Formación Santa Cruz” a la secuencia sedimentaria (Marshall, 1976).

Las colecciones de Ameghino están depositadas en el Museo de La Plata y en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Hacia 1891 Alcides Mercerat realizó también una expedición para el Museo de La Plata. Posteriormente, la Princeton University envió tres expediciones a Patagonia, lideradas por John Bell Hatcher, entre 1896 y 1899. En la primera y la última de estas expediciones se realizaron extracciones extensivas de especímenes en los afloramientos costeros santacrucenses, que fueron descritos y publicados por Scott (1903-04) y Sinclair (1906-09). En la tercera expedición Hatcher fue acompañado por Barnum Brown, del American Museum of Natural History de New York. La mayoría de los especímenes colectados por Hatcher y sus colaboradores se alojaron en la Princeton University y actualmente se encuentran en el Yale Peabody Museum de New Haven, aunque aquellos colectados por Brown fueron alojados en el American Museum. Entre 1898 y 1904 André Tournouër realizó también extracción de especímenes en Monte León y el Río Coyle. Posteriormente, Handel Martin y Elmer Riggs realizaron, en 1903 y en 1922 respectivamente, breves expediciones. Estos especímenes están depositados en el Kansas University Museum y en el Field Museum de Chicago, respectivamente (véase Marshall, 1975 y 1976, y Simpson, 1984).

Más recientemente, Tauber (1994) desarrolló su Tesis doctoral acerca de la geología de la Formación Santa Cruz al sur del Río Coyle, re-identificando los yacimientos descritos por autores previos y colectando numerosos especímenes alojados actualmente en el Museo de Paleontología de la Universidad Nacional de Córdoba, Argentina (véase Tauber, 1994, 1997a, b). Otros investigadores (véase Bown y Fleagle, 1993) colectaron fósiles en afloramientos santacrucenses ubicados al norte del Río Coyle.

Durante la última década, las expediciones conjuntas de investigadores del Museo de La Plata y la Duke University (USA) realizaron un extensivo trabajo de campo en las localidades santacrucenses reconocidas previamente al sur del Río Coyle (Fig. 1.1), como Estancia La Costa, Cañadón Silva, Puesto Estancia La Costa (=Corriguen Aike), Monte Tigre, Killik Aike Norte (Tauber, 1997a).

Asimismo trabajaron en dos localidades nuevas (Campo Barranca y Anfiteatro, véase Kay *et al.*, 2008; Vizcaíno *et al.*, 2010). Estas expediciones han colectado una cantidad numerosísima de especímenes con ubicación geográfica y estratigráfica precisa, que pertenecen al Museo Regional Provincial Padre M. J. Molina de Río Gallegos.

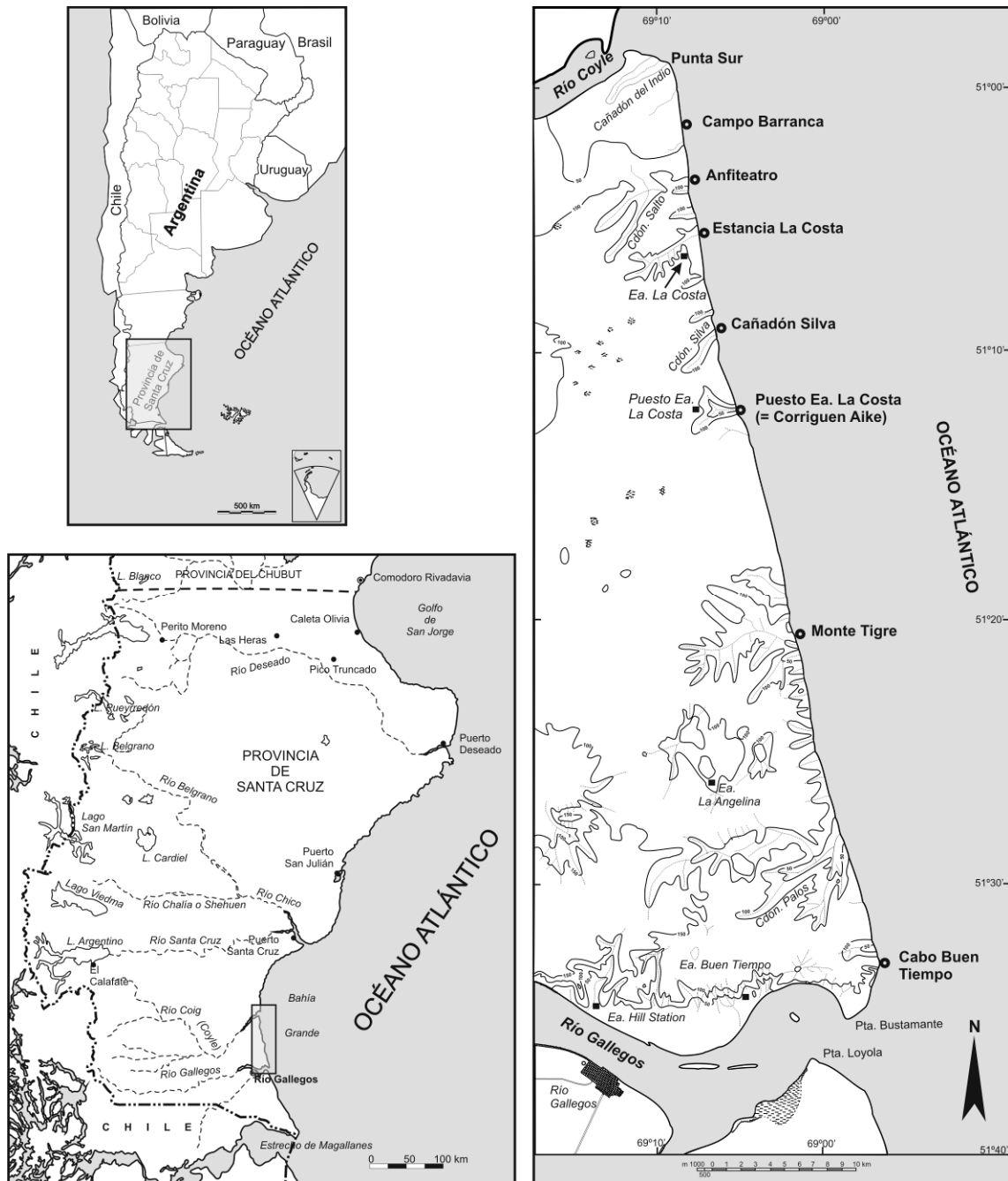


Fig. 1.1. Ubicación geográfica de las localidades costeras de la Formación Santa Cruz en la provincia de Santa Cruz, Argentina. Modificado de Vizcaíno *et al.* (2010).

Los niveles fosilíferos se encuentran accesibles en las restingas que el mar deja al descubierto durante la marea baja. Este factor dificulta los trabajos de prospección y recuperación de especímenes (Fig. 1.2).



Fig. 1.2. Arriba, afloramientos costeros de la Formación Santa Cruz. Abajo, trabajos de extracción de especímenes.

Campo Barranca (CB) se encuentra aproximadamente a 2 km al sur de Punta Sur, en la desembocadura del río Coyle, y 6 km al norte de la entrada a la playa en la Estancia La Costa (ELC; Kay *et al.*, 2008). El afloramiento se extiende unos 4 km de

Norte a Sur y 250 m de Este a Oeste, dependiendo de la amplitud de las mareas. Anfiteatro (ANF) se encuentra 3,3 km al norte de la entrada a la playa de La Estancia Costa (ELC) (Kay *et al.*, 2008). El nombre proviene de un derrumbe muy extendido en la barranca sobre la playa, con forma de anfiteatro. Las exposiciones consisten en dos áreas, una de 8 ha y otra de 1 ha separadas por un extenso canal de areniscas entrecruzadas.

Estancia La Costa (ELC) se encuentra a unos 12 km al sur de Punta Sur en la boca del río Coyle. El acceso a la playa se ubica en los campos de la Estancia La Costa y las restingas, bastante discontinuas, se extienden aproximadamente 1 km al Norte y al Sur del casco de la estancia. En esta localidad Tauber (1997a) identificó los niveles fosilíferos (NF) 1 a 4. (Fig. 1.3).

Cañadón Silva (CS) se ubica unos 8 km al sur de ELC y allí se registran los NF 5, 5.1 y 5.2 de Tauber (1997a). Los afloramientos en esta localidad se encuentran interrumpidos 500 m al sur por una falla normal visible en los acantilados.

Puesto Estancia La Costa (PLC), probablemente Corriguen Aike (véase Marshall, 1976 y Tauber, 1991 para una discusión de los nombres de esta localidad) se ubica aproximadamente a unos 12 km al sur de la localidad Estancia La Costa (ELC). El afloramiento es de aproximadamente 3 km de longitud de Norte a Sur y 300 a 400 m de Este a Oeste, dependiendo de la amplitud de la marea baja. Tauber (1997a) identificó dos niveles fosilíferos principales, NF 6 y NF 7. Más recientemente, se identificaron nuevos niveles, el NF 5.3 (subyacente a NF 6; Tauber *et al.*, 2004) y los NF 7.1 y 7.2, suprayacentes al NF 7 (Krapovickas *et al.*, 2008). Todos los niveles fosilíferos detallados (1 a 7) corresponden a la biozona de *Protypotherium attenuatum* de Tauber (1997a)

Monte Tigre (MT - Cañadón Las Totoras) se dispone unos 15 km al sur de PLC, en campos de la Estancia La Angelina. Allí Tauber (1997a) identificó los NF 8 a 10, y corresponderían al comienzo de la biozona de *Protypotherium australe* según este autor.

Killik Aike Norte (KAN) se ubica en la margen Norte del Río Gallegos, en los campos de la Estancia Felton, aproximadamente a 15 km al Noroeste de la ciudad de Río Gallegos (ver Marshall, 1976).

1.3.2 Rasgos geológicos y edad de la Formación Santa Cruz

La Formación Santa Cruz aflora en la costa atlántica de Patagonia Austral y sus estuarios (Bown y Fleagle, 1993; Tauber, 1997a). Estos afloramientos costeros consisten en secuencias de lutitas con un fuerte componente volcanoclástico, que incluyen paleosuelos inmaduros y cuerpos psamíticos dispersos (arenas). El ambiente depositacional correspondería a una llanura fluvial costera, donde los cuerpos arenosos representan depósitos de canales fluviales meandrosos y las lutitas la planicie de inundación fluvial. También se registran capas tobáceas mantiformes muy extendidas a lo largo de los afloramientos. Mientras Tauber (1997a) describió la geología de las localidades al sur del Río Coyle (Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa=Corriguen Aike, Monte Tigre, etc.), Bown y Fleagle (1993) describieron las localidades al Norte del Coyle (Monte León y Monte Observación (= Cerro Observatorio).

Tauber (1997a) describió dos miembros en la Formación Santa Cruz, uno inferior (Miembro Estancia La Costa) muy fosilífero, con predominio de depósitos piroclásticos, arcilitas y fangolitas; y uno superior (Miembro Estancia la Angelina), escasamente fosilífero, más arenoso y con menor aporte piroclástico (Fig. 1.2). Tauber también reconoció más de veinte niveles fosilíferos con restos de vertebrados (principalmente mamíferos), en base a los cuales propuso un esquema bioestratigráfico que consiste de dos biozonas de intervalo. Más recientemente, este autor ha ampliado sus observaciones a lo largo del estuario del Río Gallegos incluyendo la localidad de Killik Aike Norte, que representaría la porción inferior del miembro Estancia La Costa (Tauber *et al.*, 2004).

Una sección magneto-estratigráfica y fechados radiométricos $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$, realizados para las localidades Monte Observación y Monte León, indican fechas que oscilan entre los 16,42 y 16,18 Ma para tres niveles en el tercio inferior de los niveles fosilíferos en Monte Observación, y entre 16,56 y 16,28 Ma para Monte León. Si bien estos fechados no son estrictamente concordantes, permiten asignar de las localidades costeras y su fauna asociada a una edad Mioceno Temprano tardío. Una secuencia magneto-estratigráfica de rocas santacrucenses descrita por Fleagle *et al.* (1995) inicia con un intervalo reverso, seguido de uno normal, coronados por un intervalo de reverso superior, en consonancia con un intervalo de tiempo relativamente breve indicado por el fechado radiométrico.

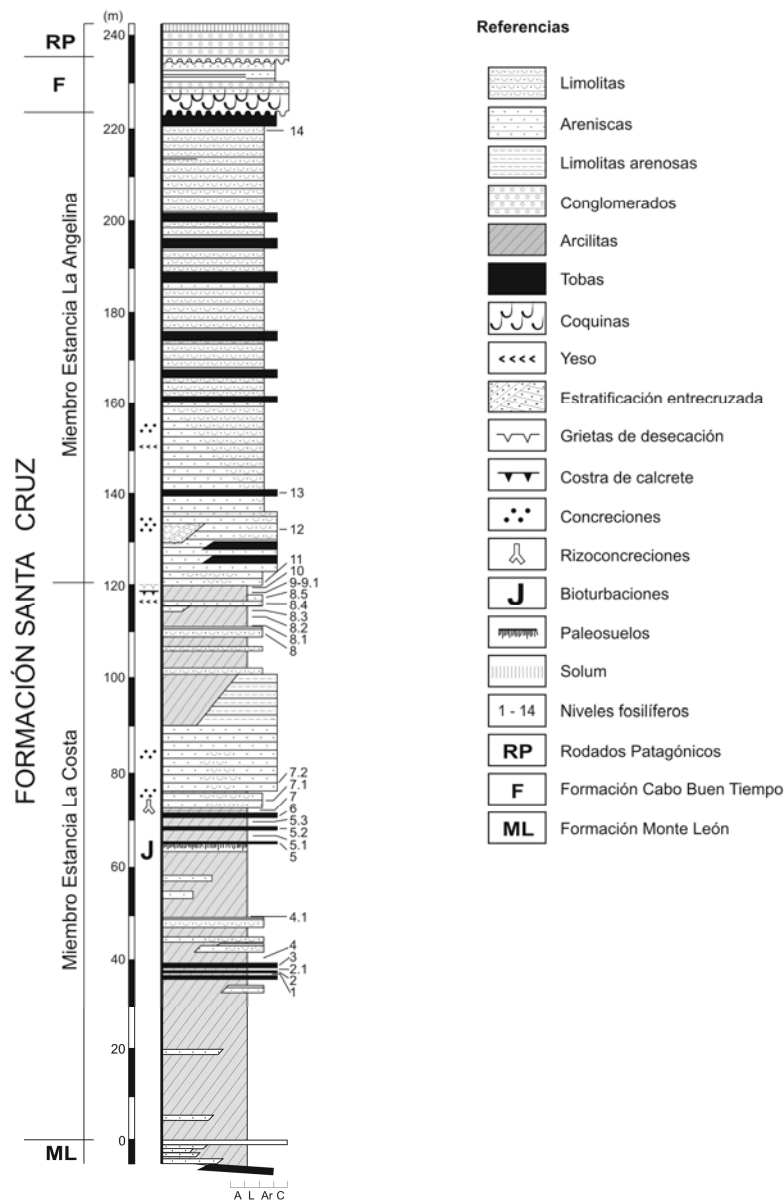


Fig. 1.3. Columna estratigráfica de la Formación Santa Cruz. Modificado de Vizcaino *et al.* (2006) y Vizcaino *et al.* (2010).

Los niveles infra y suprayacentes a la Formación Santa Cruz son coherentes con esta estimación de edad Mioceno Temprano tardío. La Formación Monte León, subyacente a y en relación de conformidad con la Formación Santa Cruz, consiste en depósitos marinos de “near shore” que afloran en el Parque Nacional Monte León y que han sido reconocidos en perforaciones de subsuelo al norte y al sur del Río Coyle (Bown y Fleagle, 1993; Malumián, 1999). Fleagle *et al.* (1995) dataron una ceniza de esta formación en 19,33 Ma, fechado consistente con una edad Mioceno Temprana

sugerida por las asociaciones de moluscos recuperadas en esta formación (del Río, 2004). Suprayacente a la Formación Santa Cruz se encuentra la Formación Cabo Buen Tiempo, de edad Plioceno, que aflora en la localidad del mismo nombre en el estuario del Río Gallegos.



Fig. 1.4. Condiciones de preservación de los mamíferos de la Formación Santa Cruz. Arriba, restos de perezoso fotografiados *in situ*, Campo Barranca. Debajo, restos postcraneales de perezoso provenientes de Estancia La Costa, durante su proceso de preparación.

Desde el punto de vista tafonómico los niveles fosilíferos de la Formación Santa Cruz son excepcionales, ya que las condiciones de preservación son lo suficientemente

buenas como para presentar restos de cráneo y postcráneo, muchas veces articulados, con escasa deformación litostática. Esto los hace particularmente interesantes para estudios de paleobiología.

1.3.3. Aspectos paleoambientales y paleoecológicos

Se han publicado pocos trabajos sobre paleoecología de la Formación Santa Cruz. Algunos son estudios abarcativos y generales acerca del Cenozoico de América del Sur (*e.g.* Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1990 y Croft, 2000 y 2001), en los que la Formación Santa Cruz es una unidad más de análisis entre varias. Los únicos trabajos específicos sobre la Formación Santa Cruz son los de Tauber (1997b, 1999) y Vizcaíno *et al.* (2006, 2010).

Pascual y Ortiz-Jaureguizar (1990) analizaron los cambios en las proporciones de especies herbívoras hipsodontes para faunas de Edad Mamífero Deseadense, Colhuehuapense y Santacrucense, incluyéndolas en un "ciclo faunístico Patagoniense". Dentro de éste ciclo reconocieron dos subciclos, Deseadense y Pansantacrucense, el último de los cuales incluye las Edades Colhuehuapense y Santacrucense. La comunidad de mamíferos santacrucenses incluiría formas supuestamente adaptadas a la sabana, con un descenso del porcentaje de formas braquidontes, por lo que se interpretó como un hábitat de mezcla (*e.g.* Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1990). Tauber (1997b, 1999) sugirió diferencias climáticas entre los dos miembros de la Formación Santa Cruz señalando que existiría una transición a climas secos y menos arbolados desde el miembro inferior al superior, indicada por el aumento de las formas hipsodontes. Croft (2001) utilizó cenogramas para inferir las condiciones paleoambientales de algunas de las asociaciones de mamíferos fósiles del Cenozoico de América del Sur mejor conocidas, incluyendo las dos biozonas santacrucenses propuestas por Tauber (1997a): Biozona de *Protypotherium attenuatum* y Biozona de *Protypotherium australe*. Croft (2001) encontró que ambas asociaciones eran muy similares y sugirió que no presentaban características ambientales muy diferentes, señalando que el área era más húmeda y menos abierta de lo que se pensaba anteriormente. Croft indicó además que existía un desequilibrio entre la biomasa de carnívoros y la de herbívoros, ya que la biomasa de herbívoros superaba ampliamente el valor esperado de acuerdo a las necesidades tróficas de los carnívoros. De este modo, Croft remarca la "naturaleza

empobrecida del paleogremio carnívoro en América del Sur" antes del Gran Intercambio Biótico Americano (Croft, 2001: 283).

Vizcaíno *et al.* (2010) utilizaron una aproximación basada en el análisis del tamaño corporal, la dieta y el metabolismo basal para generar una reconstrucción preliminar de la estructura de la comunidad de mamíferos santacrucenses y evaluar la hipotética depauperación del paleogremio de carnívoros. Esta aproximación se basa en propuestas metodológicas previas realizadas por Fariña (1996) para faunas del Pleistoceno, quien analizó la relación ecológica entre la densidad poblacional y el tamaño corporal (Damuth, 1981, 1987, 1991) como estimador de la tasa metabólica basal. Esta aproximación también fue aplicada a faunas del Plioceno (Vizcaíno *et al.*, 2004). Sobre la base de un extensivo trabajo de campo, Vizcaíno *et al.* (2010) elaboraron una amplia base de datos de dos localidades costeras de la Formación Santa Cruz, Campo Barranca (CB) y Puesto Estancia La Costa (PLC) (ver sección 1.3), clasificados por taxón, dieta y masa corporal estimada. Se calcularon varios parámetros de interés ecológico, como densidad poblacional, biomasa, tasa metabólica basal y productividad primaria y secundaria. Los resultados obtenidos sustentan la hipótesis de un desequilibrio entre la biomasa de herbívoros y carnívoros en ambas comunidades, ya que la productividad secundaria del ecosistema supera en varias veces los requerimientos energéticos de los carnívoros.

CAPÍTULO 2

LOS FOLIVORA DE LA FORMACIÓN SANTA CRUZ

CAPITULO 2. LOS FOLIVORA DE LA FORMACIÓN SANTA CRUZ

2.1. CARACTERIZACIÓN

Scott (1903-1904) realizó descripciones extensivas de todos los géneros de perezosos santacruceses. McDonald y De Iuliis (2008) realizaron una revisión del estado de conocimiento de estas formas.

Los perezosos miocenos son muy diferentes de los perezosos actuales. La morfología del esqueleto apendicular no es exactamente comparable a la de los representantes vivientes *Choloepus* y *Bradypus*, asemejándose más a la de los osos hormigueros como *Tamandua* y *Myrmecophaga*, y en unos pocos rasgos inclusive a los armadillos actuales, como *Priodontes*.

El cráneo es proporcionalmente pequeño cuando se lo compara con el esqueleto postcraneal. Es largo, deprimido y más o menos cilíndrico (Figs. 2.1 y 2.2). El ancho del hocico suele variar entre los géneros, debido a la presencia (Megatherioridea) o ausencia (Mylodontoidea) de caniniformes. La región occipital es ancha y deprimida y los cóndilos occipitales son proporcionalmente grandes y de contorno trihedral en vista ventral. En algunas formas se encuentran bien separados por un *foramen magnum* ancho, mientras que en otras formas se encuentran mucho más cercanos. Las crestas occipital y sagital nunca son muy prominentes. La órbita está ampliamente abierta hacia atrás y los procesos postorbitales de los frontales son anchos y poco prominentes. El yugal se vincula laxamente al cráneo por medio de una sutura débil con la base del arco cigomático y por medio de una sindesmosis con la apófisis yugal del escamoso, lo cual ocasiona la frecuente desarticulación y pérdida del mismo durante los procesos tafonómicos tempranos. En los especímenes que lo conservan, el yugal presenta un proceso suborbital conspicuo, aplanado, que desciende hasta el borde ventral de la mandíbula, y un proceso dorsal, postorbitario, bien desarrollado y dirigido posteriormente (Figs. 2.1b y 2.2).

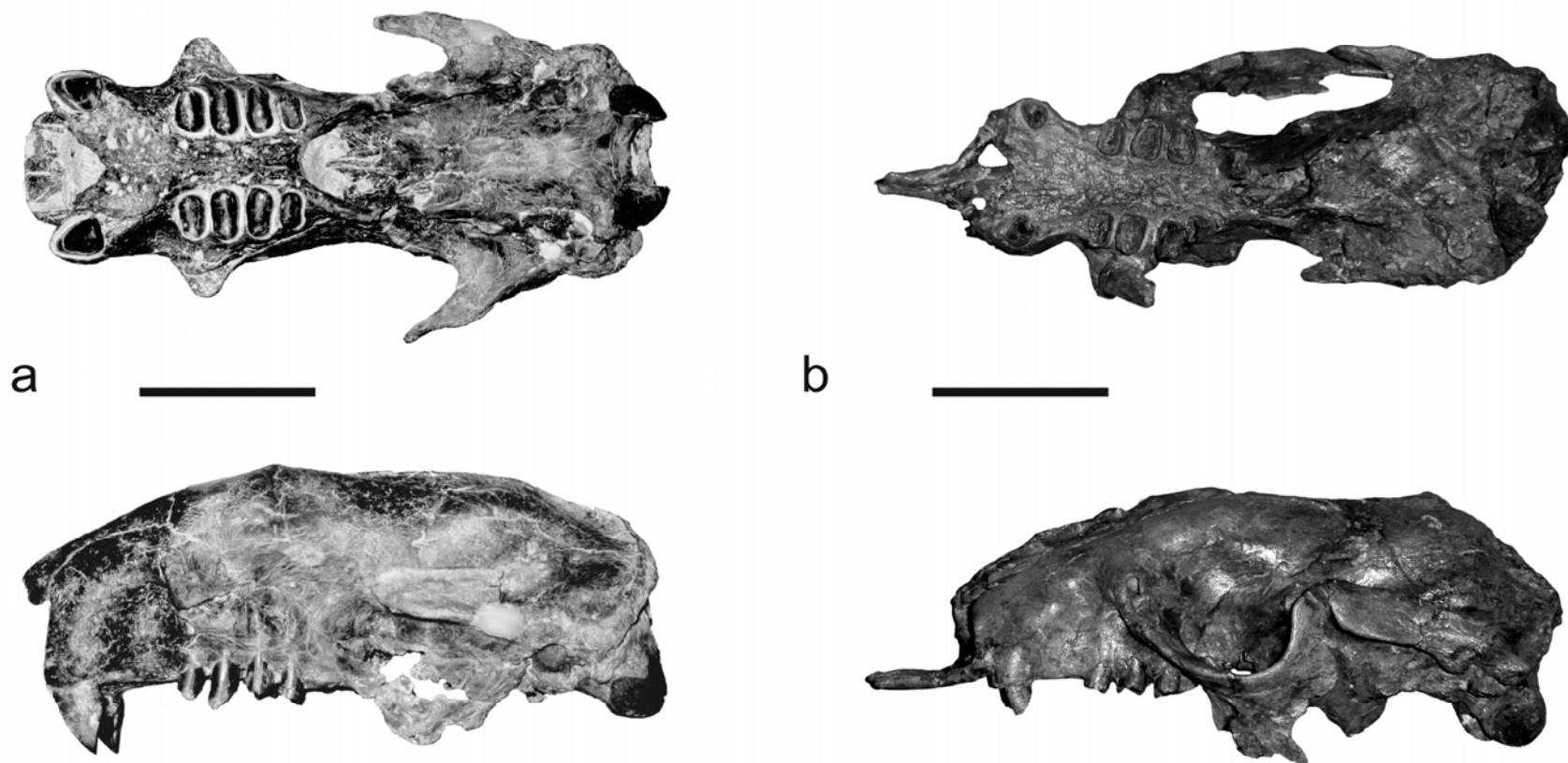


Fig. 2.1. Cráneo de perezosos santacruceses, vista palatal (arriba) y lateral (abajo). a- *Eucholoeops ingens* MPM-PV 3401; b- *Hapalops longiceps* (tipo) YPM-VPPU 15523. Escala = 5 cm.

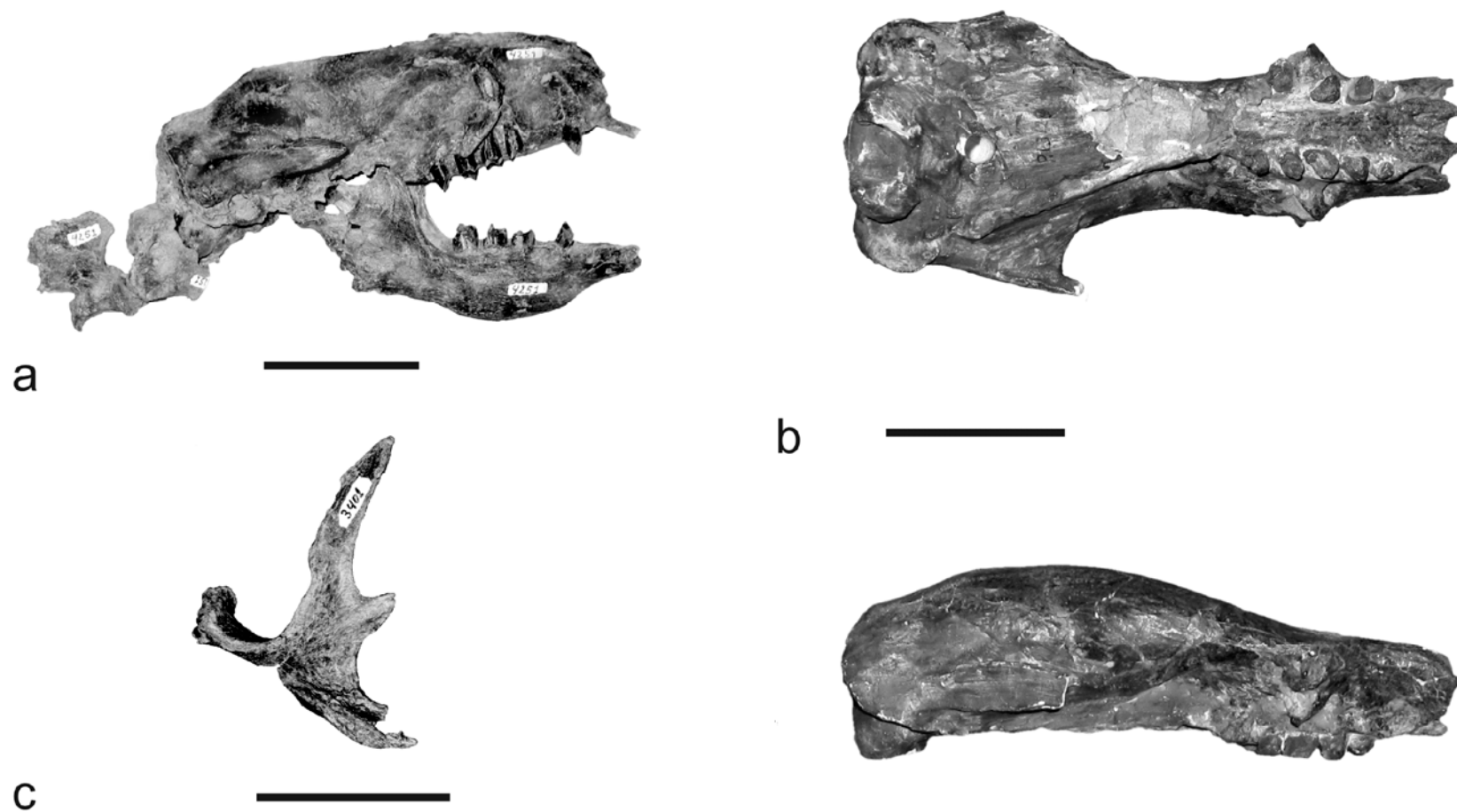


Fig. 2.2. Cráneo de perezosos santacruceses. a- *Hyperleptus garzonianus* MPM-PV 4251, vista lateral; b- *Nematherium angulatum* FMNH 13129, vistas palatal (arriba) y lateral (abajo); *Eucholoeops ingens* MPM-PV 3401, yugal izquierdo desarticulado. Escala = 5 cm.

El paladar presenta series dentarias más o menos paralelas, que pueden converger posteriormente hacia la apertura de las coanas. En casi todas las formas es rugoso, bien co-osificado y fuertemente convexo entre los molariformes, aunque algo más plano anteriormente. Los premaxilares son alargados y gráciles (Fig. 2.1b) y se presentan separados uno del otro y de los maxilares. La fisura palatina es grande. El grado de co-osificación de las ramas posteriores de los premaxilares con el resto del cráneo es tan débil que durante los procesos tafonómicos tempranos se desarticulan, por lo que raramente se los encuentra en asociación.

La mandíbula (Fig. 2.3) es robusta en comparación con la gracilidad del arco cigomático y de los premaxilares. El cóndilo mandibular es hemisférico y el proceso angular está más o menos volcado internamente. En los megaloníquidos es más curvado y prominente que en los otros clados. La sínfisis intermandibular está bien co-osificada, y protruye rostralmente formando una eminencia cóncava ("predental spout" de los autores anglosajones, e.g. Gaudin, 2004).

El aparato hioideo se ha preservado muy excepcionalmente y se conoce especialmente a partir de algunos restos de *Analcimorphus* (véase Pérez *et al.*, 2010).

La formula dental es 5/4 y no hay dientes premaxilares ni en el extremo anterior de la mandíbula. Los dientes son de corona alta y de crecimiento continuo (hipselodontes), carecen de esmalte y están formados por un núcleo de vasodentina blanda rodeado por una capa de durodentina más dura. Los dientes están separados ligeramente entre sí. En los megaloníquidos y megaterioideos basales los primeros dientes superior e inferior son caniniformes de tamaño variable, separados de los demás dientes por un diastema (Figs. 2.1 y 2.3). Los dientes yugales, llamados molariformes, presentan (a excepción de los de los milodóntidos) sección transversal oval, rectangular o subtrihedral, con dos crestas transversas separadas por un valle profundo (Fig. 2.3c). Bargo *et al.* (2009) realizaron un análisis de los movimientos masticatorios en *Eucholoeops*, encontrando una predominancia del componente ortal. En los milodóntidos los molariformes suelen tener contornos ovalados y lobados con superficies oclusales planas o suavemente cóncavas (Figs. 2.2b y 2.3d, véase Scott 1903-04).

No se han recuperado restos de osificaciones dérmicas.

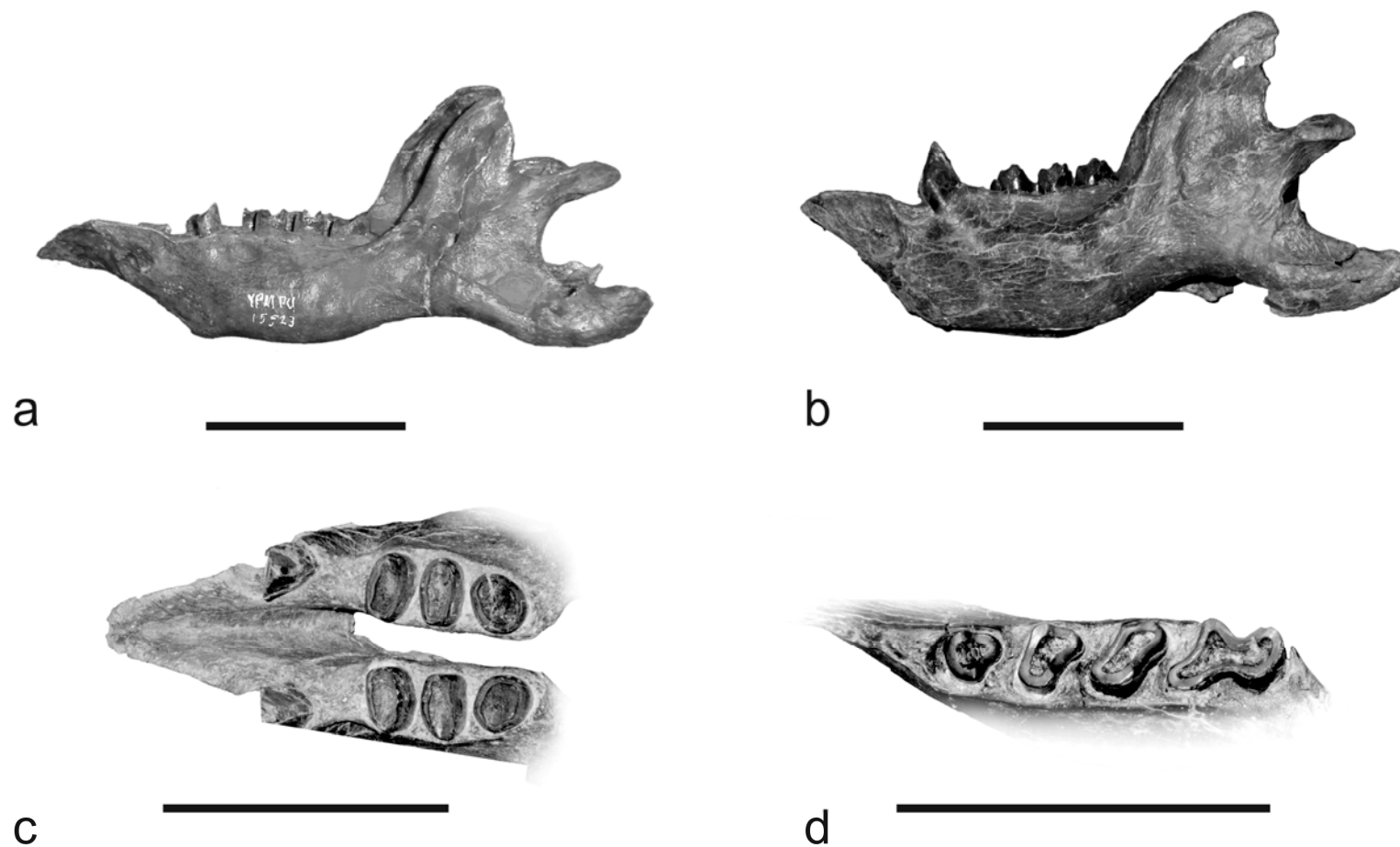


Fig. 2.3. Mandíbula de de perezosos santacrucenses. a- *Hapalops longiceps* (tipo) YPM-VPPU 15523, vista lateral. b- *Eucholoeops ingens* MPM-PV 3401, vista lateral; c- El mismo espécimen, en vista oclusal; d- Nematheriinae indet. MPM-PV 3703, serie dentaria mandibular izquierda en vista oclusal. Escala = 5 cm.

Los elementos correspondientes a la columna vertebral se han descripto parcialmente. Únicamente en el género *Hapalops* se ha descripto la columna vertebral de forma relativamente completa (Scott 1903-04). La formula vertebral sería C7 T21/22 L3/4 S5/6 Cd20 (Cervical-Torácica-Lumbar-Sacra-Caudal). No se conocen restos que presenten variaciones de la condición basal para el grupo en el número de vértebras cervicales, a diferencia de lo que se observa en *Choloepus* y *Bradypus*. La porción torácico-lumbar es bastante alargada. Los cuerpos vertebrales incrementan su tamaño en sentido cráneo-caudal. Las espinas neurales se disponen en general dirigidas posteriormente. Las costillas son numerosas y forman una caja torácica alargada y bien estructurada. El segmento esternal se presenta bien osificado. Como en otros xenartros, las últimas vértebras torácicas y las lumbares presentan carillas de articulación accesorias en las metapófisis. El segmento sacro es breve, estando compuesto de sólo cinco vértebras, de las cuales las primeras tres contactan firmemente con cada ala ilíaca de la pelvis, mientras que las dos últimas lo hacen con cada porción isquiádica. La porción caudal es de longitud moderada y proximalmente está formada por vértebras bastante robustas que decrecen abruptamente en tamaño hacia el extremo más caudal. Los arcos hemales o huesos en *chevron* están bien desarrollados.

La escápula (Láms. 1 y 3) se conoce únicamente para algunos géneros (*Hapalops*, *Eucholoeops* y *Peleciodon*) y es similar a la de *Choloepus*. La espina es baja aunque robusta y divide la hoja escapular en dos fosas (supra e infraespinosa) de similar desarrollo (Fig. 2.4a). Anteriormente la espina protruye en un acromion raramente preservado; en *Hapalops* se une con el extremo más antero-ventral del proceso coracoides, formando un puente como en *Choloepus*. En *Eucholoeops* el acromion y el proceso coracoides se acercan bastante, aunque sin formar un puente. El foramen coraco-escapular es relativamente pequeño en *Hapalops* y más grande en *Eucholoeops*. La cavidad glenoidea es relativamente pequeña, y somera y de contorno piriforme.

La clavícula, la cual ha sido hallada en sólo unas pocas especies, es bastante corta y delgada, de forma subcilíndrica y con una ligera curvatura sigmoidea.

El húmero es muy constante y se asemeja en proporciones y forma general más al de *Tamandua* o *Myrmecophaga* que al de *Choloepus*, siendo bastante diferente del de

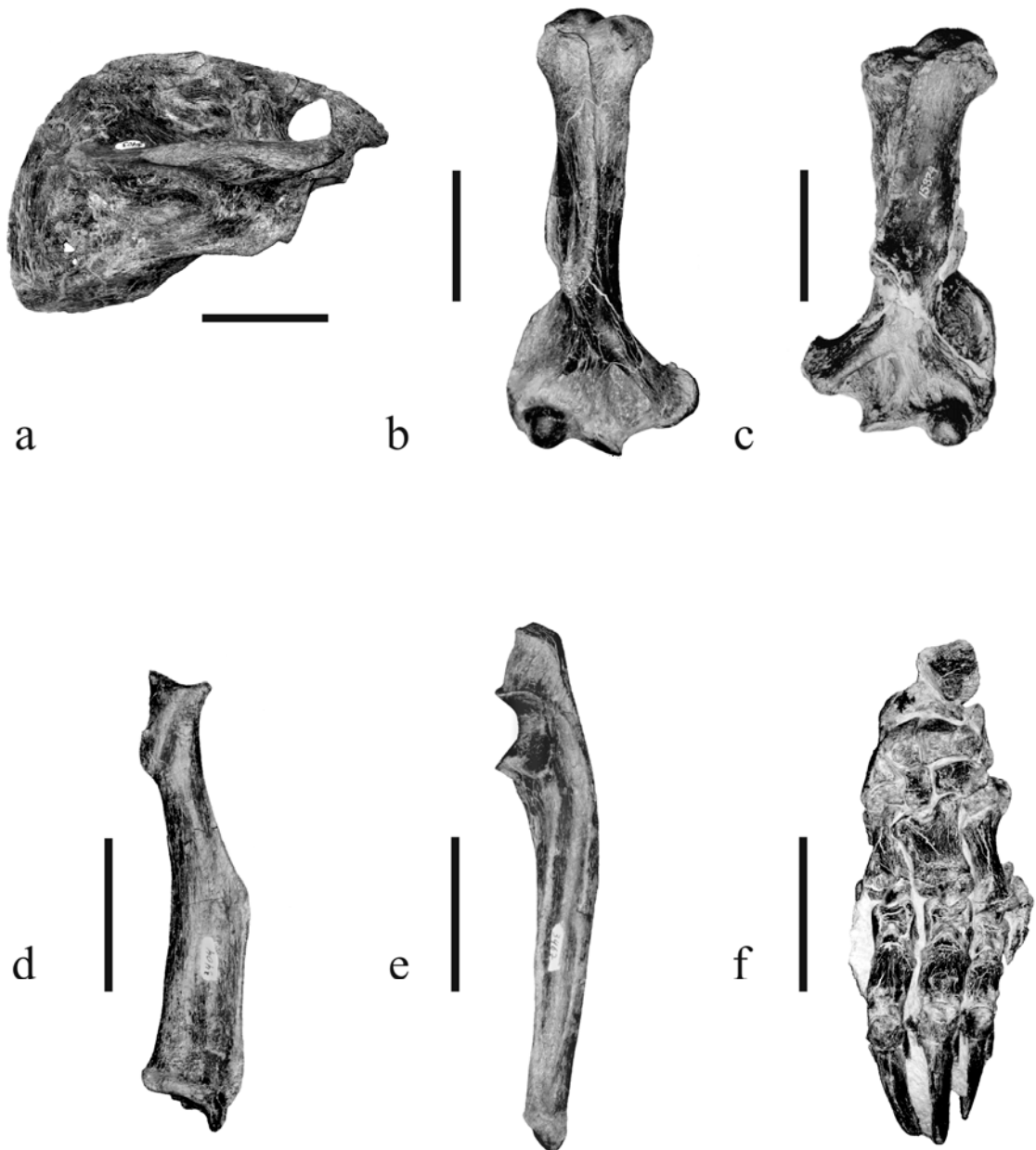


Fig. 2.4. Elementos del miembro anterior y cintura escapular de perezosos santacruceses. a- *Eucholoeops fronto* MPM-PV 3403, escápula derecha en vista lateral. b- *Hapalops* MPM-PV 3467, húmero derecho en vista anterior. c- *Nematherium angulatum* YPM-VPPU 15374, húmero izquierdo en vista anterior. d- *Hapalops* MPM-PV 3404, radio izquierdo en vista posterior. e- *Hapalops* MPM-PV 3467, ulna izquierda en vista medial. f- *Hapalops* MPM-PV 3402, mano izquierda (incompleta) en vista dorsal. Escala = 5 cm.

Bradypus. En *Hapalops* y los milodóntidos *Analcitherium* y *Nematherium* es más robusto que en los demás géneros (Fig. 2.4b y c). La cabeza es redondeada y sésil y las tuberosidades son bajas aunque bien desarrolladas. La cresta deltopectoral es muy prominente respecto al resto de la diáfisis y distalmente expandida. La región distal es ancha y plana, con un entepicóndilo y una cresta epicondilar muy desarrollados, como en *Tamandua* y *Myrmecophaga*. El foramen entepicondilar está presente en todos los géneros estudiados.

La ulna (Fig. 2.4e) es robusta y presenta una diáfisis lateralmente comprimida. El olecranon está mucho más desarrollado que en los perezosos actuales, asemejándose al observado en los osos hormigueros, aunque sin una expansión posterior tan marcada.

El radio es similar al de *Choloepus*, aunque muchísimo más corto y robusto. La cabeza radial es de contorno ligeramente oval. La porción distal de la diáfisis está notoriamente expandida (Fig. 2.4d).

El autopodio anterior es de estructura generalizada, pentadáctilo, y no hay pérdida ni fusión de elementos como en los perezosos actuales, asemejándose en este sentido más al autopodio anterior de *Tamandua* o *Myrmecophaga*. Los cinco dedos portan garras, aunque los dedos II, III y IV son los más robustos y largos (Fig. 2.4f). Las falanges ungueales son masivas y no tan recurvadas como en los perezosos actuales.

La pelvis se ha recuperado sólo de algunos taxones (*Hapalops*, *Eucholoeps*, *Schismotherium*, *Analcimorphus*). La forma general resulta un intermedio entre la pelvis de los perezosos actuales y la de *Tamandua*. Las alas ilíacas son anchas como en los perezosos actuales, pero el pubis y el isquion no son tan largos ni volcados posteriormente, asemejándose más a los de *Tamandua* (Fig. 2.5a). El isquion es corto antero-posteriormente y su porción dorsal es masiva, pero la tuberosidad es pequeña. El acetábulo es relativamente grande, de bordes bien definidos, interrumpidos por una escotadura de gran tamaño para el ligamento *teres*. El pubis es alargado y delgado. La sínfisis, en los pocos especímenes en los que se preserva, es fuerte y más extensa que en los perezosos actuales, similar a *Tamandua*.

El fémur (Fig. 2.5b) es robusto y medio-lateralmente ancho, como el de los osos hormigueros. La cabeza es grande y hemisférica y el trocánter mayor es bajo y masivo. El tercer trocánter es conspicuo, recordando al fémur de muchos armadillos como *Priodontes*. La epífisis distal es ancha, de cóndilos desiguales y bien desarrollados. El surco patelar es ancho y somero. La patela o rótula, es acuminada y no muy gruesa.

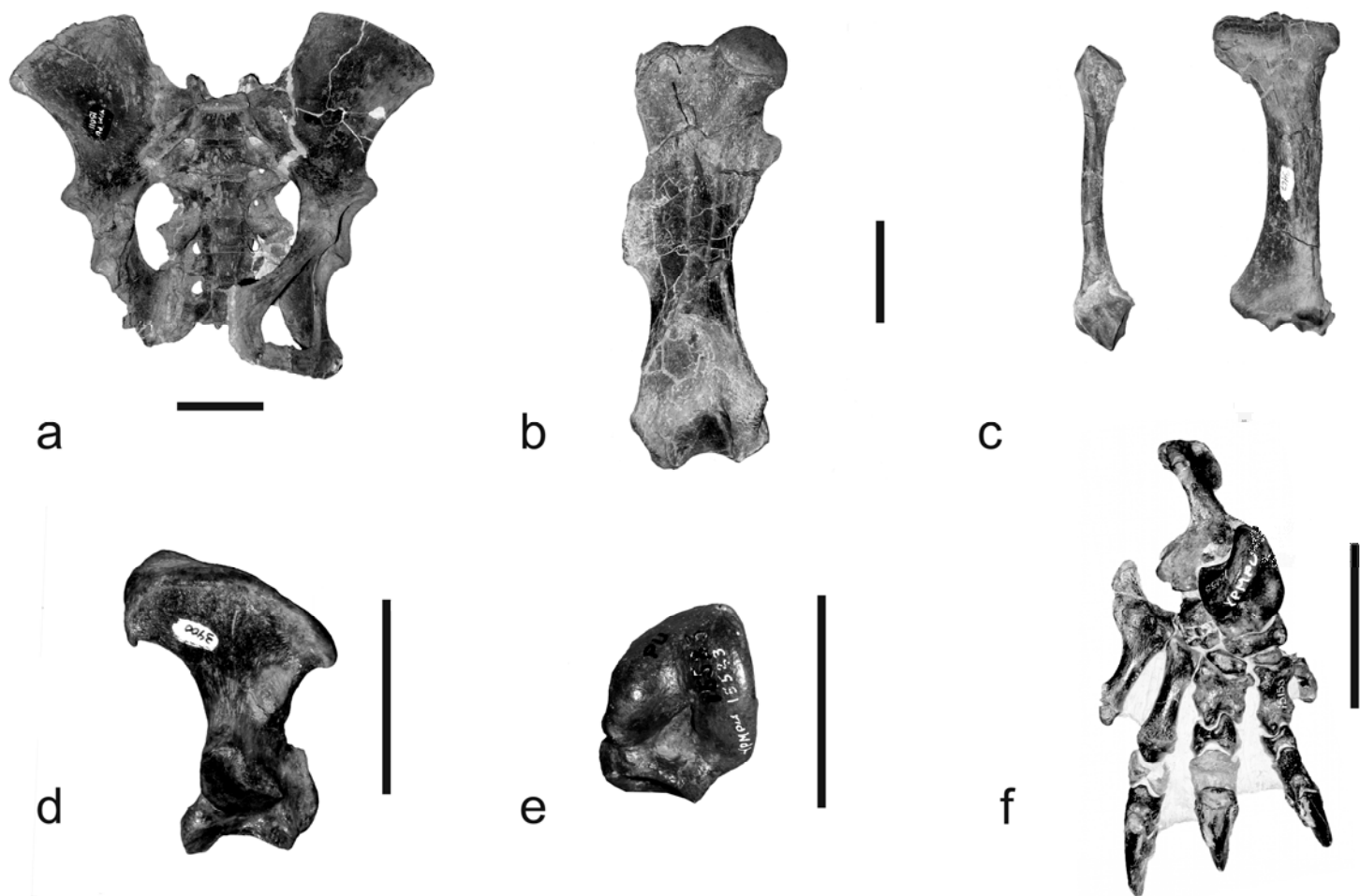


Fig. 2.5. Elementos del miembro posterior y cintura pélvica de perezosos santacrucenses. a- *Hapalops elongatus* YPM-VPPU 15011, pelvis en vista ventral. b- *Hapalops* MPM-PV 3467, fémur derecho en vista anterior. c- El mismo espécimen, tibia y fibula derechas en vista anterior. d- *Hapalops* MPM-PV 3400, calcáneo izquierdo en vista dorso-medial. e- *Hapalops longiceps* (tipo) YPM-VPPU 15523, astrágalo izquierdo en vista dorsal. f- *Hapalops elongatus* YPM-VPPU 15155, pie derecho (incompleto) en vista dorsal. Escala = 5 cm.

La tibia y la fibula nunca co-osifican (Fig. 2.5c), a diferencia de los cingulados y los perezosos del Pleistoceno. La tibia es corta y robusta, como en los armadillos (*e.g. Priodontes*). La epífisis proximal es comprimida antero-posteriormente. La diáfisis está arqueada antero-medialmente y la tuberosidad tibial es baja y ancha. La epífisis distal es comprimida y el maléolo interno es sumamente pequeño o casi ausente. La fibula es recta y robusta, formando un maléolo fibular triangular y masivo.

El autopodio posterior es de estructura generalizada y conservadora, como la mano, sin presentar fusión o pérdida de elementos como en los perezosos actuales (Fig. 2.5d, e, f). El astrágalo es asimétrico, con una tróclea medial mucho más corta y curva que la tróclea lateral o ectal, aunque sin formar un proceso odontoide prominente, a excepción del milodóntido *Nematherium*. La cabeza astragalar es grande y sésil. El calcáneo es robusto y con un túber muy expandido en sentido medio-lateral, formando un ala. Los dedos son cinco, robustos y con garras. En general los metatarsales II y III son más breves y robustos que los demás, como en la mano. La mitad proximal del metatarsal V presenta un proceso lateral a modo de ala. Las falanges ungueales son fuertes, aunque no tan grandes como las de la mano.

2.2. FILOGENIA

Las relaciones filogenéticas de los Folivora han sido analizadas por una multitud de autores (ver Hoffstetter, 1982 y Wetzel, 1985 para una revisión de la sistemática en el siglo XIX; Engelmann, 1985; Perea, 1992; Gaudin, 1995; White y MacPhee, 2001; Delsuc *et al.*, 2002; McDonald y Muizon, 2002; Pujos, 2006; Carlini y Scillato-Yané, 2004; entre otros) pero los estudios más detallados y extensivos son los de Gaudin (2004) y Pujos *et al.* (2007), en base a caracteres cráneo-dentales y apendiculares. Estos esquemas filogenéticos serán utilizados como marco para el trabajo propuesto. Al momento de desarrollar este proyecto, estudios exhaustivos sobre el status sistemático de los géneros *Eucholoeops* y *Hapalops* están siendo llevados a cabo por el grupo de investigación.

Los análisis filogenéticos basados en caracteres de tipo morfológico no son sólo complementarios a los realizados sobre datos moleculares, sino que se vuelven imprescindibles al permitir incluir formas fósiles que de otro modo no serían analizadas (Gaudin y McDonald, 2008). Esta consideración es de particular importancia en los xenartros, un grupo que incluye una inmensa diversidad de formas fósiles, y particularmente en perezosos, entre los que sólo dos géneros vivientes representan al grupo actualmente (Gaudin y McDonald, 2008).

De acuerdo al marco filogenético que se seguirá en esta Tesis, correspondiente al propuesto por Gaudin (2004, ver Fig. 2.6), la familia Megalonychidae está representada, además

de *Choloepus*, por *Eucholoeops*, del cual se han recuperado numerosos restos, y *Megalonychotherium*, menos conocido.

Los Megatheriidae *sensu stricto* estarían representados exclusivamente por *Prepotherium* y *Planops* (ver también De Iuliis, 1994). Existiría, además, una diversidad de géneros de posición más basal en el clado Megatherioidea, formando un grupo parafilético antes considerado como la familia Schismotheriinae (McKenna y Bell, 1997): *Hapalops*, *Hyperleptus*, *Analcimorphus*, *Schismotherium* y *Peleciodon*. *Hapalops* es el género mejor representado entre todos los perezosos santacrucenses, con numerosos especímenes recolectados y alrededor de veinte especies nominadas.

Por último, los Mylodontidae están representados por *Analcitherium* y *Nematherium*, formando el grupo hermano a los demás representantes de este clado.

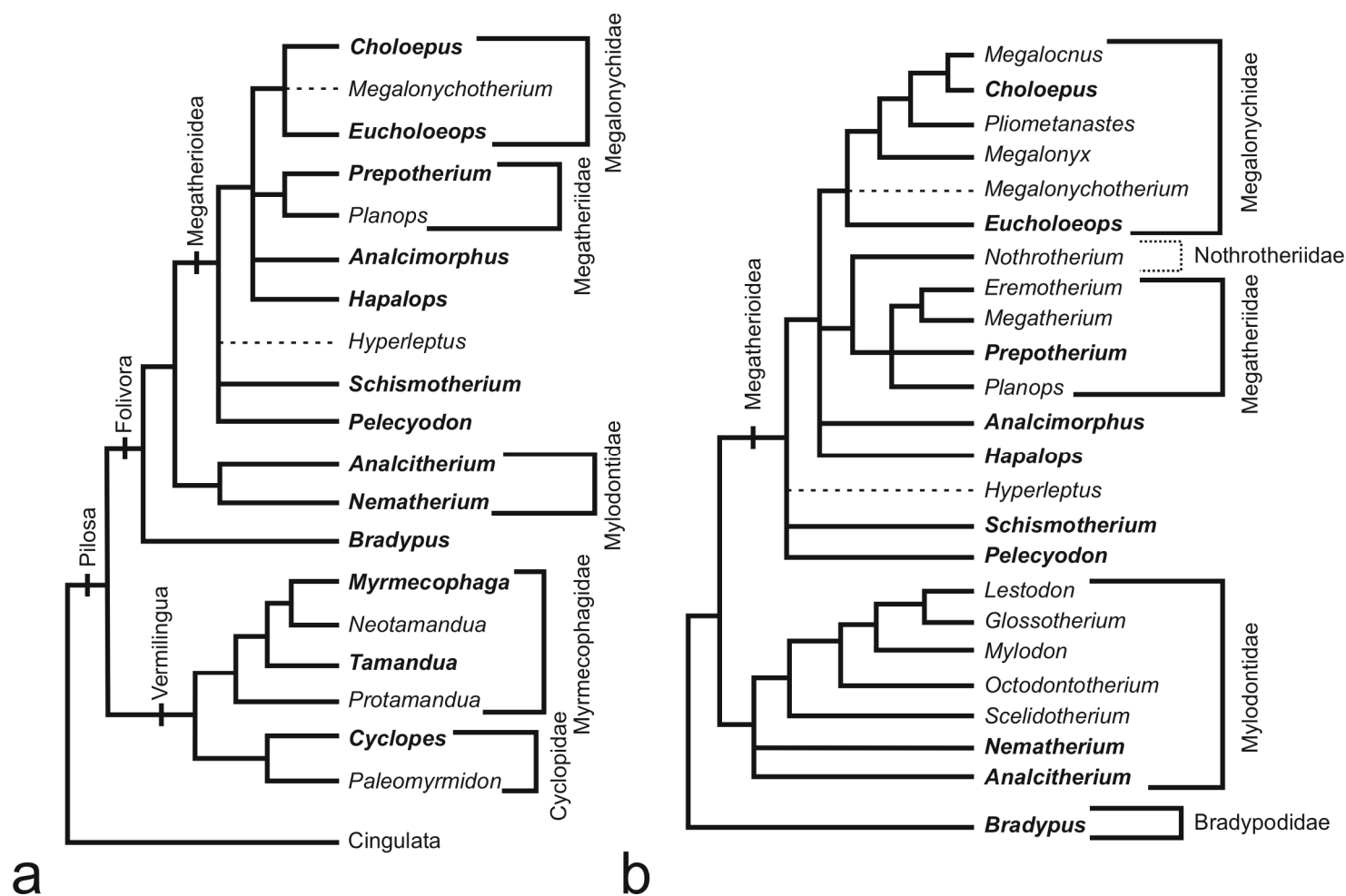


Fig. 2.6 Esquema filogenético general de los Folivora analizados en esta Tesis y sus relaciones con los otros Pilosa (a) y con otros Folivora fósiles (b). Modificado de Gaudin (2004) y Pujos *et al.* (2007).

CAPÍTULO 3

MARCO TEÓRICO Y EPISTEMOLÓGICO

CAPITULO 3. MARCO TEÓRICO Y EPISTEMOLÓGICO

3.1. PALEOBIOLOGÍA

La paleobiología puede definirse como la rama de la biología que intenta reconstruir con la mayor precisión posible los aspectos de la biología y ecología de los organismos extintos, a partir de las evidencias que se han preservado en el registro fósil (restos orgánicos, huellas de actividad). El sesgo impuesto por los procesos tafonómicos es sumamente riguroso: la inmensa mayoría de los restos fósiles en paleontología de vertebrados consisten en partes esqueléticas duras (huesos y dientes), que generalmente son la única evidencia disponible a partir de la cual deben inferirse los demás rasgos morfológicos y otros atributos (fisiológicos, comportamentales, ecológicos) del organismo. De este modo, el punto de partida para este tipo de estudios es la forma de los restos fósiles como fuente principal de información. Esta premisa básica de la paleobiología coincide con el Principio de Correlación de Cuvier, al asumir que la forma del organismo está fuertemente correlacionada con las condiciones ambientales. Los paleobiólogos recurren a la selección natural y la adaptación para explicar el ajuste de la forma del organismo al ambiente.

Una aproximación metodológica a la inferencia de atributos biológicos y ecológicos en organismos fósiles es el actualismo, es decir, la extrapolación de estos atributos a partir del conocimiento que se tiene de los organismos actuales. Esta aproximación puede basarse tanto en una comparación cualitativa como cuantitativa, no tiene límites de escala orgánica y, en general, se prefiere que la comparación sea con los organismos actuales más emparentados filogenéticamente con el fósil en estudio. Sin embargo, este enfoque tiene dos desventajas interesantes. En primer lugar, se corre el riesgo de que el organismo fósil reconstruido resulte una suerte de quimera, un animal construido a partir de una aglomeración de características de otros organismos, algo que Pagel (1991) denominó “animal promedio”. En segundo lugar, muchos organismos fósiles presentan una forma y/o un tamaño tan diferente al de sus parientes actuales que la extrapolación se vuelve una herramienta inútil, difícil o imposible de aplicar. Esto puede solventarse al menos en parte incluyendo organismos actuales no estrictamente emparentados, pero cuya semejanza anatómica con el fósil sugiere que pueden ser utilizados como análogos biológicos. Sin embargo, muchísimos organismos

fósiles presentan anatomías tan diferentes a cualquier organismo actual conocido que desafían por completo la aplicación de este tipo de aproximación metodológica. Es necesario entonces acudir a enfoques metodológicos que permitan inferir los atributos biológicos del fósil en estudio sin utilizar análogos biológicos, sino de otro tipo, químicos y/o físicos, por ejemplo.

Como se mencionó en el Capítulo 1, un protocolo posible para caracterizar la biología de vertebrados fósiles incluiría tres parámetros básicos: tamaño corporal, dieta y preferencia y uso del sustrato (ver Vizcaíno *et al.*, 2008). El objetivo de esta Tesis Doctoral es, entonces, caracterizar a los perezosos santacrucenses de acuerdo a tamaño corporal y preferencia/uso de sustrato.

Una aproximación actualista es la comparación estadística entre la forma de los fósiles en estudio y una muestra de organismos actuales cuyos atributos biológicos y/o ecológicos sean conocidos. De este modo, se estudia la correlación entre la forma y los atributos biológicos y ecológicos analizados. Este enfoque puede dar una idea general no-causal acerca de la ecología hipotética de los organismos fósiles en estudio en base a su similitud con las formas actuales y de las variables de forma que están involucradas en esa similitud. Esta primera aproximación, sin embargo, resulta insuficiente, ya que se testea únicamente la correlación entre las propiedades biológicas y la forma. Es necesario un enfoque que profundice en las posibles relaciones causales de esta similitud morfológica.

3.2. FORMA Y FUNCIÓN: DEFINICIONES Y SIGNIFICACIÓN EPISTÉMICA

Si bien algunos enfoques metodológicos intentan inferir los atributos biológicos directamente desde la forma, el estudio de la relación causal entre la forma y la biología necesita de un paso intermedio, que es buscar respuestas a la pregunta acerca de la función. Esta pregunta incluye dos interrogantes hacia ambos lados (forma y biología) de la función como objeto de estudio epistemológico: el primero acerca de la relación entre la forma y la función y el segundo acerca de la relación entre la función y la ecología del organismo (rol biológico). En este punto es necesario discriminar los términos “función” de “rol biológico”. Se utilizarán algunas definiciones propuestas por Bock y von Wahlert (1965) y Plotnick y Baumiller (2000):

- **Función:** es lo que un rasgo (en inglés *feature*) hace. Incluye las propiedades físicas y químicas emergentes de su forma (en el sentido del término anglosajón *form*). La relación entre la forma y el complejo de funciones que puede realizar se da a través de una interfase que fue definida por Oxnard (1984) como una situación biomecánica resultante o promedio (*averaged biomechanical situation*). Sin embargo, esta situación biomecánica promedio no es fácil de describir. Ciertamente no es el simple “promedio” de todas las fuerzas que la función aplica sobre la forma. Radinsky (1987) formalizó el estudio de la relación entre forma y función, proponiendo que, a partir de la estrecha relación causal existente entre ambos términos, es posible predecir la función a partir de la forma.
- **Rol biológico (*biological role*):** describe la utilización que hace el organismo de la función desempeñada por la forma, durante su vida y en el contexto de su ambiente. Una misma función puede tener múltiples roles biológicos. De acuerdo con Bock y von Wahlert (1965) el rol biológico debe ser observado directamente, por lo tanto es indispensable una aproximación actualista. De este modo, la inferencia del rol biológico en un organismo fósil se debe realizar a partir del conocimiento de la relación entre función y biología en los organismos actuales.

Responder al primer interrogante implica inferir la función a partir del conocimiento de la forma, tomando como premisa que existe una relación causal entre estas dos entidades. Esto se conoce como “paradigma de relación forma-función”, como fue conceptualizado por Radinsky (1987). Dejando de lado por un momento el tamaño corporal, el interrogante acerca de la preferencia de sustrato (que incluye también el hábito locomotor) y el uso de sustrato es a su vez una pregunta acerca de la función del esqueleto apendicular de los perezosos santacrucenses. De este modo, esta Tesis se encuadra dentro del marco conceptual y metodológico de la morfología funcional, es decir, del estudio de la relación causal entre la forma y la función.

Forma y morfología: objeto ontológico y objeto gnoseológico. La forma de los organismos no puede ser aprehendida directamente. Como organismos encerrados en nuestro propio mundo sensorial y conceptual, al percibir los entes ontológicos estos son

definidos y reconstruidos por nosotros en base a la información otorgada por la percepción y el conocimiento previo, convirtiendo los objetos ontológicos en objetos de conocimiento, en entes gnoseológicos. Este proceso de re-definición y re-construcción es individual y subjetivo, pero puede ser controlado en parte y orientado hacia una mayor objetividad por medio de la explicitación de los elementos que se utilizan para definir el objeto gnoseológico. La morfología como ciencia descriptiva es un ejemplo particularmente útil.

En este contexto, al describir un organismo en parte o en su totalidad, el proceso de construcción del objeto gnoseológico está guiado y definido por las herramientas analíticas que el investigador ha adquirido en base al conocimiento previo de otros organismos. De este modo, la *forma* del organismo es “traducida” en *morfología*. Que este proceso de traducción e interpretación anatómica de la forma sea claro y capaz de ser repetido y transmitido a otros investigadores depende de la claridad con que se utilicen las herramientas descriptivas.

La forma puede ser descrita de dos maneras básicas: cualitativamente (el enfoque más tradicional) o cuantitativamente. La descripción cuantitativa da cuenta de la forma por medio de variables métricas (medidas lineales, coordenadas de *landmarks*, etc.). En esta Tesis se utilizarán ambas herramientas descriptivas.

3.3. ECOMORFOLOGÍA

Como se mencionó al inicio de este capítulo, un enfoque metodológico posible para inferir las características biológicas y generar hipótesis ecológicas es analizar la correlación entre la forma y los atributos biológicos y ecológicos de interés. Se procede por comparación estadística entre la forma de los fósiles en estudio y una muestra de organismos actuales cuyos atributos biológicos y/o ecológicos sean conocidos. De este modo, se puede inferir la ecología hipotética de los organismos fósiles analizados en base a su similitud con las formas actuales. Este tipo de enfoque se conoce como “ecomorfología”, analizando la correlación entre las diferencias (variación) en la morfología y los atributos ecológicos del organismo como indicadores del ambiente. El objetivo es estimar las relaciones ecológicas entre los organismos en estudio desde su posición en un espacio morfológico (*e.g.* matemático) y medir la correlación ecología-morfología como una forma de validar el primer objetivo.

3.4. PREFERENCIA DE SUSTRATO, LOCOMOCIÓN Y USO DEL SUSTRATO: DEFINICIONES Y PROBLEMÁTICAS

Para poder estudiar los atributos biológicos que dan cuenta de la relación entre el organismo y el sustrato es necesario definirlos claramente. Una primera aproximación es analizar la preferencia de sustrato, es decir, simplemente caracterizar al organismo de acuerdo al tipo de sustrato en el que desempeña sus actividades. Por ejemplo, un organismo puede ser “acuático” si realiza sus actividades en el agua, “arborícola”, si las realiza en su mayor parte sobre los árboles, “terrestre” si las realiza en o sobre el suelo, o “semiarborícola” si alterna entre los árboles y el suelo. Muchos mamíferos realizan algunas actividades en el suelo, como alimentarse, y otras en los árboles, como buscar refugio o descansar. Los xenartros, particularmente los Pilosa, son un grupo de mamíferos que se ha desempeñado tanto en el sustrato terrestre como en el arbóreo, por lo que resulta interesante el estudio de los perezosos santacruceses dentro de ese rango de preferencias de sustrato: arborícola, semiarborícola y terrestre. Como se ve, esta categorización es completamente independiente de categorías dependientes de la locomoción: por ejemplo, algunos animales corren sobre el suelo, otros corren sobre las ramas.

Otra caracterización posible es el uso del sustrato. La mayoría de los mamíferos utilizan el sustrato para realizar más de una actividad: desplazarse, obtener refugio, alimentarse. Estas actividades implican muchas veces modificar activamente el sustrato y una de las más importantes entre los mamíferos es el acto de cavar. Los mamíferos cavan para buscar alimento o para construir refugios temporales o permanentes donde protegerse a sí mismos y a sus crías del clima y de otros organismos (Hildebrand, 1988). Nótese que esta caracterización es independiente del tipo de sustrato: algunos animales cavan en el suelo, otros cavan sobre troncos de árboles. Los xenartros son uno de los grupos de mamíferos más capacitados para cavar: tanto los armadillos como los osos hormigueros son excelente cavadores. Asimismo, aunque los perezosos actuales no son capaces de cavar, se han inferido capacidades cavadoras para algunos perezosos fósiles del Pleistoceno (véase Bargo *et al.*, 2000) e, inclusive, la construcción de cuevas (Vizcaíno *et al.*, 2001). Por lo tanto, resulta de gran relevancia analizar a los perezosos santacruceses a la luz de este tópico funcional en particular.

Muchos estudios morfofuncionales de mamíferos van más allá de la preferencia de sustrato, buscando caracterizar el modo en el cual los organismos se desplazan sobre ese sustrato, es decir, la locomoción. En estudios comparativos con otros organismos, resulta imprescindible asignar categorías locomotoras a cada taxón. Sin embargo, la categorización del comportamiento locomotor no es sencilla. Uno de los autores que más se preocupó por la problemática de las clasificaciones locomotrices fue Oxnard. En su obra “The Order of Man” (Oxnard, 1984), este autor propuso que la complejidad del comportamiento animal es tan grande que es imposible describir patrones locomotores de animales enteros utilizando categorías únicas para cada taxón (e.g. “saltador”, “corredor” o “trepador”). Aún cuando se conoce el espectro detallado de comportamientos de un organismo dado a partir de estudios de campo, su complejidad es tal que desafía la definición unívoca de su locomoción. La variedad de modos en los cuales un animal se desplaza es tan diferente de la otro animal que la clasificación se vuelve tan fina que termina creando tantas categorías como animales analizados. Finalmente, tales clasificaciones, aunque tomando como base en parte realidades conductuales, se originan también en el conocimiento previo de la morfología, por lo que la circularidad resultante las priva aun más de su valor en evaluar formas fósiles y vivientes (Oxnard, *op. cit.* pág. 102). Oxnard propone un enfoque metodológico diferente para hacer frente a estas dificultades. Este autor define “situaciones biomecánicas promedio”: situaciones contextualizadas mecánicamente que deben definirse previamente a la búsqueda de una significación biológica (rol biológico). La definición de “espectro funcional” utilizada por Elissamburu y Vizcaíno (2004) es un enfoque similar. Siguiendo este enfoque, en esta Tesis se pasará por alto toda clasificación locomotora previa y la información acerca de los diferentes modos de locomoción se integrará al final del análisis. Aunque no se utilicen categorías locomotoras, algún término debe definirse con claridad. Muchos mamíferos, incluidos los xenartros actuales (a excepción de los perezosos) son animales cuadrúpedos, plantígrados que se desplazan por el sustrato caminando y sin mostrar especializaciones para el salto y/o la carrera. Polly (2007) define a estas formas como “ambulatorios” (*ambulatory*).

En la literatura morfofuncional y ecomorfológica es frecuente la utilización de categorías de preferencia de sustrato, de uso de sustrato y de locomoción como si fueran sinónimos. Es común utilizar el término “arborícola” y “trepador” como sinónimos y

“cavador” como una categoría de locomoción. En esta Tesis se intentará evitar estas confusiones.

3.5. HIPÓTESIS DE TRABAJO

De lo señalado anteriormente se desprenden las siguientes hipótesis de trabajo, las que fueron brevemente adelantadas en el capítulo 1:

- 1- La mayoría de los perezosos santacrucenses serían semiarborícolas, siendo las formas pequeñas más trepadoras y las mayores más terrestres (White, 1997), independientemente del origen filogenético.
- 2- La estructura apendicular de los perezosos santacrucenses es más parecida a la de los osos hormigueros (Vermilingua). Esta semejanza sería extensible a sus características funcionales. Dentro del marco de esta hipótesis pueden postularse al menos tres predicciones:
 - a. Los elementos del esqueleto apendicular de los perezosos miocenos son marcadamente diferentes en su morfología de los miembros vivientes del grupo, particularmente *Bradypus* y, en menor medida, *Choloepus* y se asemejan más a los de los vermilinguas semiarborícolas (*Tamandua*). Esta semejanza incluye la forma y las proporciones de elementos óseos como húmero, ulna, fémur, tibia y fibula, astrágalo y calcáneo y el desarrollo relativo de accidentes vinculados a inserciones musculares importantes en la locomoción, entre otras. Además, a semejanza de *Tamandua*, los miembros de los representantes miocenos no parecen evidenciar, dentro de las limitaciones del registro, reducción marcada del número de dígitos, característica distintiva de los perezosos vivientes y asociada a su especializado modo de vida (Mendel, 1979).
 - b. El estudio de la morfología de formas más modernas (para una revisión ver De Iuliis, 2003 y Vizcaíno *et al.*, 2008) para los perezosos fósiles sugiere divisiones musculares más semejantes a la de los vermilinguas que a las de los perezosos actuales. El desarrollo y arreglo de la musculatura apendicular de los perezosos santacrucenses posiblemente sea más afín al observado en vermilinguas que en los perezosos vivientes, fuertemente especializados al hábito péndulo o suspendido.

c. Lo anterior puede indicar aptitudes más comparables a las de los Vermilingua actuales del género *Tamandua* (oso melero) que a las de los perezosos actuales (*Bradypus* y *Choloepus*); es decir, cuadrúpedos activos sobre las ramas y troncos, con capacidad de escarbar el sustrato, más que suspendidos pasivamente de las ramas con el dorso hacia abajo (Vizcaíno *et al.*, 2004).

La diversidad de perezosos santacruceses, sumada a la presencia de osos hormigueros, roedores y primates indicaría:

- 1- Presencia de ambientes arbolados fisonómicamente (no taxonómicamente) comparables a los de determinadas zonas en la región chaqueña (Vizcaíno *et al.*, 2006).
- 2- Una fuerte competencia por el uso del sustrato con una acabada segmentación del gremio arborícola.

CAPÍTULO 4

MATERIALES

CAPITULO 4. MATERIALES

A continuación se listan los especímenes de perezosos santacrucenses estudiados para esta Tesis, así como los especímenes de mamíferos actuales analizados con fines comparativos.

4.1. ACRÓNIMOS DE LAS INSTITUCIONES

AMNH: American Museum of Natural History, New York, USA.

FMNH: Field Museum of Natural History, Chicago, USA.

MLP: Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

MPM-PV: Museo Regional Provincial Padre M. Jesús Molina, Río Gallegos, Argentina.

YPM-VPPU: Yale Peabody Museum, Vertebrate Paleontology, Princeton University Collection, New Haven, USA.

Se consultaron las colecciones de Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata (MLP), del American Museum of Natural History (AMNH) de Nueva York y del Yale Peabody Museum (YPM) de New Haven; y las colecciones de Mastozoología del MLP, AMNH y FMNH. Para visitar las colecciones del AMNH y YPM el autor de esta Tesis concursó y ganó una beca de estudio de colecciones (Collection Study Grant) otorgada por el AMNH, lo que permitió realizar en el año 2008 un viaje de 6 semanas a USA. Posteriormente, a principios de 2010 el autor de esta Tesis realizó un viaje de 2 semanas al FMNH con subsidios provenientes de los proyectos de investigación de los directores. Asimismo, se dispone de una importante colección perteneciente al Museo Padre Regional Provincial P.M.J. Molina (MPM), colectada en los trabajos de campo (2003 – 2011) realizados por el grupo de trabajo dirigido por los directores de esta Tesis y en los que participó activamente el autor de esta Tesis. Esta colección cuenta con especímenes sumamente completos (Láms. 1 y 2) completos, con localización estratigráfica precisa y excelente estado de preservación, que constituyen el núcleo de la presente Tesis.

4.2. ESPECÍMENES FÓSILES

Dado el marco morfofuncional y ecomorfológico de esta Tesis los análisis se centraron en aquellos especímenes más completos y con un muy buen estado de preservación. Esta muestra quedó constituida por 59 especímenes pertenecientes a Megalonychidae, Megatherioidea basales, Megatheriidae y Mylodontidae. La mayoría de los especímenes corresponden al género *Hapalops*, seguido por *Eucholoeops*. Otros géneros incluyen pocos especímenes con elementos postcraneales, aunque suficientes para ser incluidos en el estudio: *Analcimorphus*, *Peleciodon*, *Schismotherium*, *Preprotherium*, *Analcitherium* y *Nematherium*. Por último, *Megalonychotherium*, *Hyperleptus* y *Planops* sólo presentan restos craneales, por lo que no fueron incluidos en esta Tesis.

FOLIVORA

Folivora indet.

- 1- AMNH 9537 (cf. *Planops* sp.). Pelvis muy reconstruida, vértebras y elementos del autopodio. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Río Gallegos, sin localización precisa.

Megalonychidae

***Eucholoeops* sp.**

- 2- FMNH 13125. Cráneo, húmero, radio y tibia sumamente reconstruidos, elementos del autopodio anterior en articulación. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia La Angelina.
- 3- MPM-PV 3402. Escápula completa, húmero y ulna incompletos, autopodio anterior en articulación. Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, NF: 6. Puesto Estancia La Costa (= Corriguen Aike).
- 4- MPM-PV 3651. Escápula, húmero, ulna, radio, fémur, tibia parcial, fibula, calcáneo y elementos de los autopodios. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Campo Barranca.

Eucholoeops fronto

- 5- AMNH 9241. Cráneo, mandíbula, pelvis incompleta y fémur sumamente reconstruido. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Río Gallegos.

- 6- MPM-PV 3403. Cráneo, mandíbula, escápula, húmero, ulna, radio parcial, pelvis, tibia y fibula incompletos. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, NF: 6. Puesto Estancia La Costa (= Corriguen Aike).

Eucholoeops ingens

- 7- FMNH 13280. Cráneo parcial y húmero reconstruido. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia Felton.
- 8- MPM-PV 3401. Cráneo, mandíbula y húmero. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, NF: 7. 2. Puesto Estancia La Costa (= Corriguen Aike).
- 9- MPM-PV 3451. Cráneo y radio. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, NF: 5. 3. Puesto Estancia La Costa (= Corriguen Aike).

Megalonychidae indet.

- 10- AMNH 9249. Húmero incompleto, ulna parcial, radio y fémur. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Ea. Felton, al N. de Río Gallegos, Killik Aike, Güer Aike.
- 11- AMNH 94754. Húmero, ulna y radio reconstruidos. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Río Gallegos.

Megatherioidea basales

cf. *Hapalops*

- 12- MPM-PV 3404. Cráneo, húmero, radio, ulna incompleta, fémur parcial y tibia incompleta. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, NF: 6, Puesto Estancia La Costa (= Corriguen Aike).
- 13- MPM-PV 3462. Cráneo, escápula, húmero incompleto, fémur parcial, tibia incompleta, elementos del autopodio. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, NF: 5.3, Puesto Estancia La Costa (= Corriguen Aike).

Hapalops sp.

- 14- AMNH 9252. Escápula, húmero, ulna y fémur incompletos, elementos de los autopodios. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia Felton.

- 15-MLP 34-III-5-1. Cráneo incompleto, radio y ulna incompletos. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Bon-Accord. Estancia Josefina, Calafate, Santa Cruz.
- 16-MPM-PV 3400. Escápula, húmero parcial, radio, ulna parcial, fémur, tibia, fibula incompleta, calcáneo, elementos autopodiales. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, NF: 3, Estancia La Costa.
- 17-MPM-PV 3412. Cráneo, escápula. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, NF: 5. 3. Puesto Estancia La Costa (= Corriguen Aike).
- 18-MPM-PV 3467. Cráneo, escápula incompleta, húmero, ulna, radio, pelvis incompleta, fémur, tibia, fibula, calcáneo parcial, elementos autopodiales. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, NF: 5. 3. Puesto Estancia La Costa (= Corriguen Aike).
- 19-YPM-VPPU 15005. Escápula reconstruida, húmero incompleto, radio. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.
- 20-YPM-VPPU 15045. Pelvis incompleta, fémur, tibia y fibula. Horizonte y localidad: formación Santa Cruz, Coy Inlet.
- 21-YPM-VPPU 15183. Escápula parcial. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.
- 22-YPM-VPPU 15264. Mandíbula, húmero incompleto. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.
- 23-YPM-VPPU 15535. Radio reconstruido. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Arroyo Aike.
- 24-YPM-VPPU 15594. Fémur. Tibia y fibula en articulación, elementos autopodiales. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.
- 25-YPM-VPPU 15618. Húmero parcial. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.
- 26-YPM-VPPU 15836. Ulna incompleta, astrágalo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Monte Observación.

Hapalops angustipalatus

27- YPM-VPPU 15562. Cráneo, escápula, húmero, ulna, radio, fémur reconstruido, tibia, calcáneo, elementos autopodiales. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

Hapalops elongatus

28- FMNH 13123. Ulna parcial, radio incompleto, tibia y fibula en articulación, astrágalo, calcáneo parcial, elementos autopodiales. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia Felton, Santa Cruz.

29- FMNH 13133. Cráneo, escápula, húmero fragmentario, ulna parcial, radio incompleto. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

30- YPM-VPPU 15011. Cráneo, húmero incompleto, pelvis. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

31- YPM-VPPU 15155. Escápula incompleta, fibula, autopodio posterior en articulación. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

32- YPM-VPPU 15160. Cráneo, húmero fragmentario, ulna, calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

Hapalops indifferens

33- YPM-VPPU 15110. Cráneo, mandíbula, ulna incompleta, fémur, calcáneo, elementos autopodiales. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

Hapalops longiceps

34- YPM-VPPU 15523. Holotipo. Cráneo, mandíbula, húmero muy reconstruido, ulna, radio, pelvis parcial, fémur reconstruido, tibia reconstruida, fibula, astrágalo, calcáneo, elementos autopodiales. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, 13 km. al S. de Coy Inlet.

Hapalops platycephalus

35- YPM-VPPU 15536. Húmero, ulna, fémur, tibia y fibula todos incompletos. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Lago Pueyrredón.

36- YPM-VPPU 15564. Cráneo, húmero reconstruido, fémur, tibia parcial. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Lago Pueyrredón.

Hapalops ponderosus

37- YPM-VPPU 15520. Holotipo. Cráneo, húmero incompleto, fémur, tibia incompleta, calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, 16 km al S. de Coy Inlet.

Hapalops rectangularis

38-AMNH 9222. Holotipo. Mandíbula, escápula parcial, radio, pelvis incompleta, tibia parcial, fibula incompleta, astrágalo, calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Río Gallegos.

39-FMNH 13128. Fémur deformado, tibia fragmentaria, fibula deformada. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia La Angelina, Santa Cruz.

Hapalops ruetimeyeri

40-FMNH 13130. Mandíbula, húmero, ulna, radio, fémur parcial, tibia, elementos autopodiales. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia La Angelina, Santa Cruz.

Peleciodon arcuatus

41-AMNH 9240. Escápula parcial, ulna incompleta, fémur parcial, tibia incompleta. Horizonte y localidad: formación Santa Cruz, Río Gallegos.

42-FMNH 12062. Tibia incompleta, astrágalo, calcáneo, elementos autopodiales. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Río Gallegos.

Hyperleptus garzonianus

43-MPM-PV 4251. Cráneo y mandíbula articulados. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, NF: 7, Puesto Estancia La Costa (= Corriguen Aike).

Schismotherium fractum

44-AMNH 9244. Húmero incompleto, pelvis parcial. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia Felton.

45-FMNH 13137. Cráneo, mandíbula, pelvis encajada en sedimento, tibia parcial, fibula incompleta, astrágalo, calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

46-YPM-VPPU 15524. Cráneo parcial y fémur incompleto. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

Analcimorphus giganteus

47-YPM-VPPU 15561. Cráneo, pelvis, fémur, tibia, fibula, autopodio posterior en articulación. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

Analcimorphus sp.

48- YPM-VPPU 15192. Fémur incompleto. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Cabo Buen Tiempo.

Megatheriidae

Preotherium potens

49- YPM-VPPU 15345. Húmero parcial, ulna incompleta, radio incompleto, fémur, tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

50- YPM-VPPU 15412. Húmero incompleto. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

51- YPM-VPPU 15568. Fíbula incompleta, autopodio anterior en articulación. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

52- YPM-VPPU 15676. Ulna parcial. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

Mylodontidae

Mylodontidae indet.

53- MPM-PV 3406. Tibia, fíbula, astrágalo, calcáneo incompleto, elementos autopodiales. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, NF: 3, Estancia La Costa.

Nematherium sp.

54- FMNH 13129. Cráneo, ulna, radio y parte del autopodio en articulación. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia La Angelina.

55- FMNH 13258. Calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia Felton, Santa Cruz.

56- YPM-VPPU 15374. Húmero. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Güer Aike.

57- YPM-VPPU 15893. Radio incompleto. Localidad y horizonte: Formación Santa Cruz, Patagonia.

58- YPM-VPPU 15965. Astrágalo parcial. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet

Analcitherium sp.

59- FMNH 13131. Húmero. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, 12 millas al Sur de Coy Inlet.

4.3. ESPECÍMENES ACTUALES

Bradypus sp. (Xenarthra, Bradypodidae): AMNH 42454; 42838; 4136; 74137; 97315; 133437; 135474; 209940; 211663; 261304.

Choloepus sp. (Xenarthra, Megalonychidae): AMNH 16873; 35483; 70440; 90269; 139772; 139773; 209941; 265952.

Myrmecophaga sp. (Xenarthra, Myrmecophagidae): AMNH 1020; 100068; 100139. FMNH 15966. MLP 8-X-01-9.

Tamandua sp. (Xenarthra, Myrmecophagidae): AMNH 23432; 23436; 23437; 23565; 23567; 96258; 211659; 21660. MLP s/n

Cyclopes sp. (Xenarthra, Cyclopidae): AMNH 4780; 167845; 171297; 204662; 213188. FMNH 61853.

Priodontes sp. (Xenarthra, Dasypodidae): AMNH 130387; 208104. FMNH 25271; 72913.

Cabassous chacoensis (Xenarthra, Dasypodidae): MLP 1183.

Orycteropus sp. (Tubulidentata, Orycteropodidae): AMNH 51370; 51374; 51905; 51909; 65540.

Coendou sp. (Rodentia, Erethizontidae): AMNH 80045; 100097; 100119; 134073; 212611.

Hystrix sp. (Rodentia, Hystricidae): AMNH 51735; 87220; 87222; 119506.

Marmota sp. (Rodentia, Sciuridae): AMNH 70338; 97386; 179934; 180314; 235648.

Papio sp. (Primates, Cercopithecidae): AMNH 80771; 80774; 120388; 216247; 216251.

Gorilla sp. (Primates, Hominidae): AMNH 54089; 54090; 54091; 54092.

Hylobates sp. (Primates, Hylobatidae): AMNH 90268; 102463; 106581; 106584.

Lemur sp. (Primates, Lemuridae): AMNH 22912; 35396; 150039; 170739; 170740.

Manis gigantea (Pholidota, Manidae): AMNH 53847; 53851; 53857; 53858.

Manis pentadactyla (Pholidota, Manidae): AMNH 60004; 60006; 60007; 172147; 184959.

Phascolarctos sp. (Diprotodontia, Phascolarctidae): AMNH 65607; 65608; 65609; 65610; 107805.

Vombatus sp. (Diprotodontia, Vombatidae): AMNH 42997; 65619; 65622;
70209; 146850.

Sarcophilus sp. (Dasyuromorphia, Dasyuridae): AMNH 65670; 65672; 65673;
70406; 150211.

Thylacinus sp. (Dasyuromorphia, Thylacinidae): AMNH 35244; 35504; 35866;
42259.

Ailurus sp. (Carnivora, Ailuridae): AMNH 35433; 119474; 146682; 146778;
185346.

Acynonyx sp. (Carnivora, Felidae): AMNH 36426; 119654; 119655; 119656;
119657.

Gulo sp. (Carnivora, Mustelidae): AMNH 35054; 35081; 149692; 165766.

Ailuropoda sp. (Carnivora, Ursidae): AMNH 87242; 89028; 110453; 110454;
147746.

Arctictis sp. (Carnivora, Viverridae): AMNH 181; 22906; 35469; 80163;
119600.

CAPÍTULO 5

METODOLOGÍA

CAPITULO 5. METODOLOGÍA

5.1. CUALIFICACIÓN DE LA FORMA: DESCRIPCIONES

De acuerdo a las conceptualizaciones desarrolladas en la introducción y el marco de referencia teórico y conceptual provisto por las descripciones presentes en la literatura anatómica de Pilosa actuales y fósiles (Ameghino, 1891; Flower, 1885; Scott, 1903-1904; Taylor, 1978, 1985; Mendel, 1979, 1981a y b; McDonald, 2003; De Iuliis, 2003, McDonald y De Iuliis, 2008), se procedió a la descripción cualitativa (cualificación de la forma) de los especímenes fósiles. Se utilizó como base la anatomía de mamíferos actuales tratada en Lessertisseur y Saban (1971), en textos de discusión anatómica (e.g. Polly, 2007; De Iuliis y Pulerá, 2010) y en la anatomía humana de Gray (1918) en su edición revisada de 2000, un texto descriptivo de enorme detalle.

El análisis se realizó por observación visual directa en condiciones apropiadas de iluminación, comparando con los elementos óseos homólogos de xenartros actuales: perezosos actuales, osos hormigueros (*Vermilingua*) y armadillos (*Cingulata*). A lo largo del texto, cuando se haga referencia a los grupos *Vermilingua* y *Cingulata*, se estará haciendo mención de las especies *Cyclopes didactylus* (hormiguero pigmeo o serafín del platanar), *Tamandua tetradactyla* y *T. mexicana* (oso melero), *Myrmecophaga tridactyla* (oso hormiguero gigante), *Priodontes maximus* (armadillo gigante), *Chaetophractus villosus* (peludo o quirquincho grande), *Zaedyus pichiy* (piche) y *Cabassous chacoensis* (cabasú). Siempre que sea menester se mencionarán géneros en particular.

5.1.1. Terminología utilizada

Aunque la reconstrucción de tejidos blandos no forma parte de los objetivos del presente capítulo, resulta imposible no hacer mención de músculos, ligamentos, vasos sanguíneos y nervios en una descripción anatómica, puesto que estas estructuras están íntimamente vinculadas en el desarrollo de los elementos esqueléticos del aparato apendicular.

Para la terminología se utilizaron palabras que fueran reconocibles en la literatura previa (Hildebrand, 1988; Polly, 2007; De Iuliis y Pulerá, 2010), de fácil

comprensión, dejando de lado la terminología latina para agilizar la lectura, excepto para el caso de músculos y ligamentos, debido que su denominación en español no presentaría mayores ventajas. El texto anatómico de mayor detalle descriptivo es la clásica anatomía humana de Gray (1918), por lo que se ha recurrido a este texto en múltiples ocasiones.

Términos que no resultaran descriptivos de la condición observada fueron descartados, a pesar de que algunos de ellos han sido ampliamente utilizados en la literatura; tal es el caso de la “faceta odontoide” y la “faceta discoidea” del astrágalo. Ambos términos son claramente descriptivos de la morfología astragalar de los perezosos plio-pleistocénicos, pero su aplicación en las formas santacruceses se discute aquí, no por razón de homologías, sino porque la tróclea astragalar de estos últimos presenta una morfología muchísimo más afín a la de un mamífero placentario generalizado (véase Polly, 2007). Por lo tanto, se decidió conservar la terminología de uso más general en anatomía mamaliana.

5.1.2. Consideraciones sobre los especímenes fósiles

Como se detalla en los capítulos precedentes, el objeto de estudio de la paleontología entraña dificultades especiales por el sesgo tafonómico: la inmensa mayoría de los restos preservados corresponden a tejidos de sostén duros. En el caso particular de los mamíferos, los restos preservados son elementos del esqueleto como dientes y huesos.

Los restos fósiles de los perezosos santacruceses estudiados en esta Tesis se han preservado de forma diferencial. Algunos elementos del esqueleto apendicular están presentes de forma usual (húmero, fémur, radio, ulna, tibia y fibula), mientras que otros son bastante escasos, particularmente los restos de cintura escapular y pélvica. Debido a este hecho, el estudio de la escápula y pelvis ha quedado circunscripto a aquellos géneros en los que se han recuperado restos de estos elementos. En los capítulos subsiguientes se hará mención de éstos oportunamente.

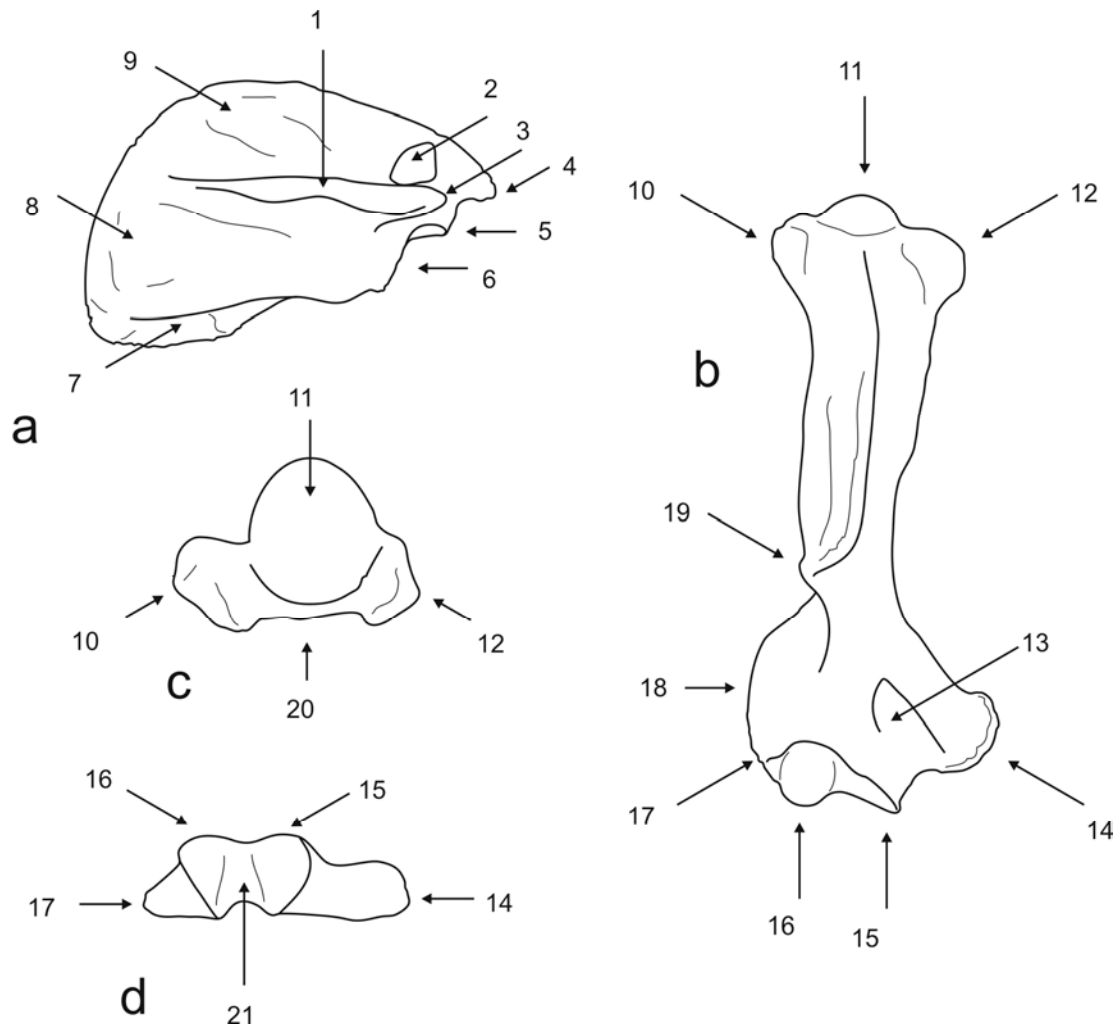


Figura 5.1. Accidentes anatómicos de importancia en esta Tesis, representados en un espécimen generalizado de perezoso santacrucense: a- escápula derecha, vista lateral (extremo ventral hacia la derecha); b- húmero derecho, vista anterior; c- húmero derecho, vista proximal (la cara anterior hacia abajo); d- húmero derecho, vista distal (cara anterior hacia arriba). 1- espina escapular, 2- foramen escapulo-coracoideo; 3- acromion; 4- proceso coracoideo; 5- tubérculo supraglenoideo, 6- fosa glenoidea escapular; 7- fosa postescapular; 8- fosa infraespinosa; 9- fosa supraespinosa; 10- tuberosidad mayor (lateral) del húmero; 11- cabeza humeral; 12- tuberosidad menor (medial) del húmero; 13- canal entepicondilar; 14- entepicóndilo; 15- tróclea humeral; 16- capítulo humeral; 17- ectepicóndilo; 18- cresta epicondilar, 19- plataforma deltopectoral; 20- surco bicipital.

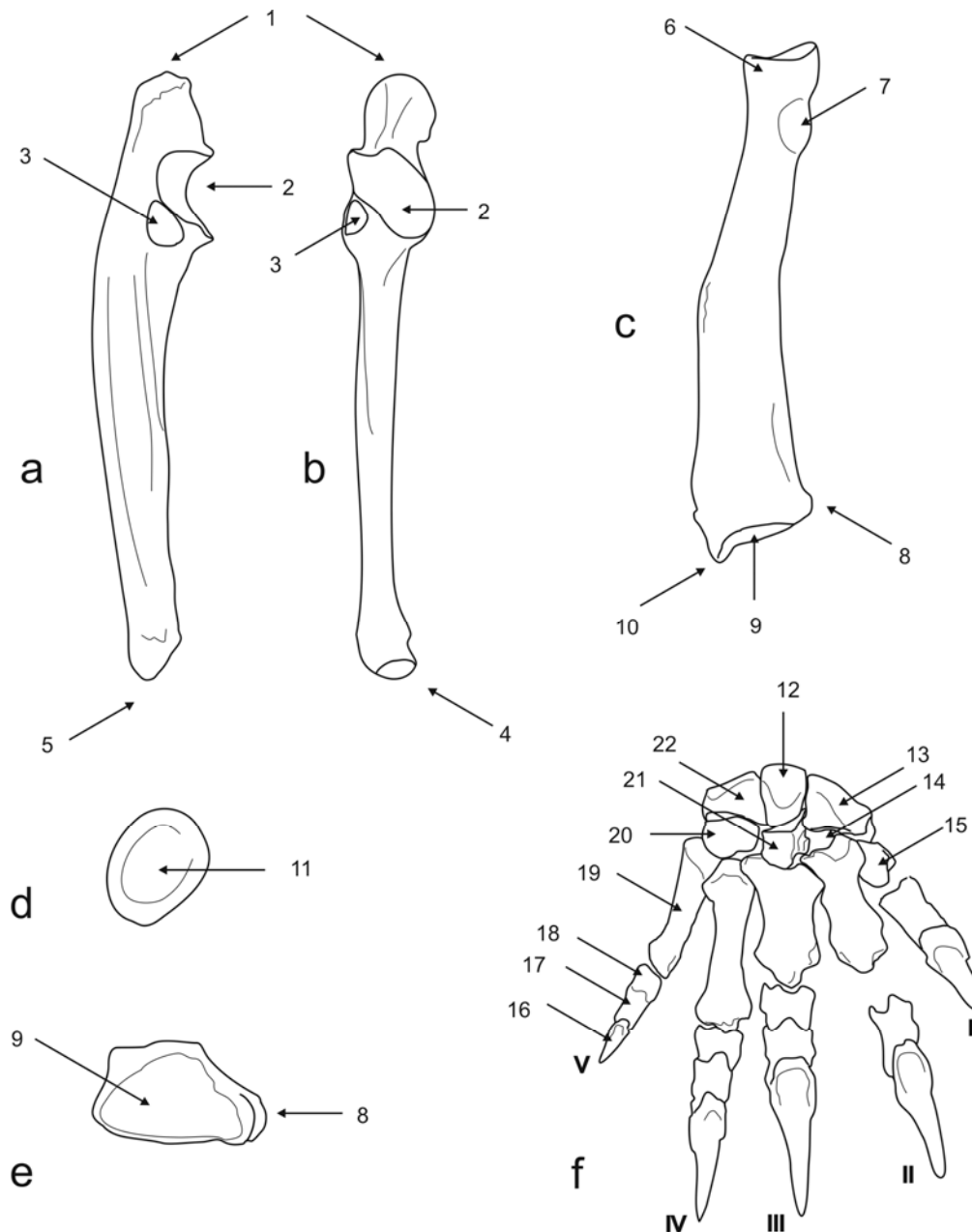


Figura 5.2. Accidentes anatómicos de importancia en esta Tesis, representados en un espécimen generalizado de perezoso santacrucesense: a- ulna derecha en vista lateral (el extremo distal hacia abajo); b- ulna derecha en vista anterior (el extremo distal hacia abajo); c- radio derecho, vista posterior (el extremo distal hacia abajo); d- radio derecho, vista proximal (cara posterior hacia la derecha); e- radio derecho en vista distal (la cara posterior hacia arriba); f- mano derecha en vista dorsal (dígitos señalados con números romanos). 1- olecranon; 2- escotadura semilunar; 3- faceta radial; 4- faceta cuneiformes; 5- proceso estiloides ulnar; 6- cabeza radial; 7- tuberosidad bicipital; 8- faceta ulnar distal; 9- fosa carpal; 10- proceso estiloides radial; 11- fovea radial; 12- semilunar; 13- cuneiforme; 14- unciforme; 15- pisiforme; 16- falange ungueal; 17- falange media; 18- falange proximal; 19- metacarpiano; 20- trapezoide; 21- magno; 22- escafoides.

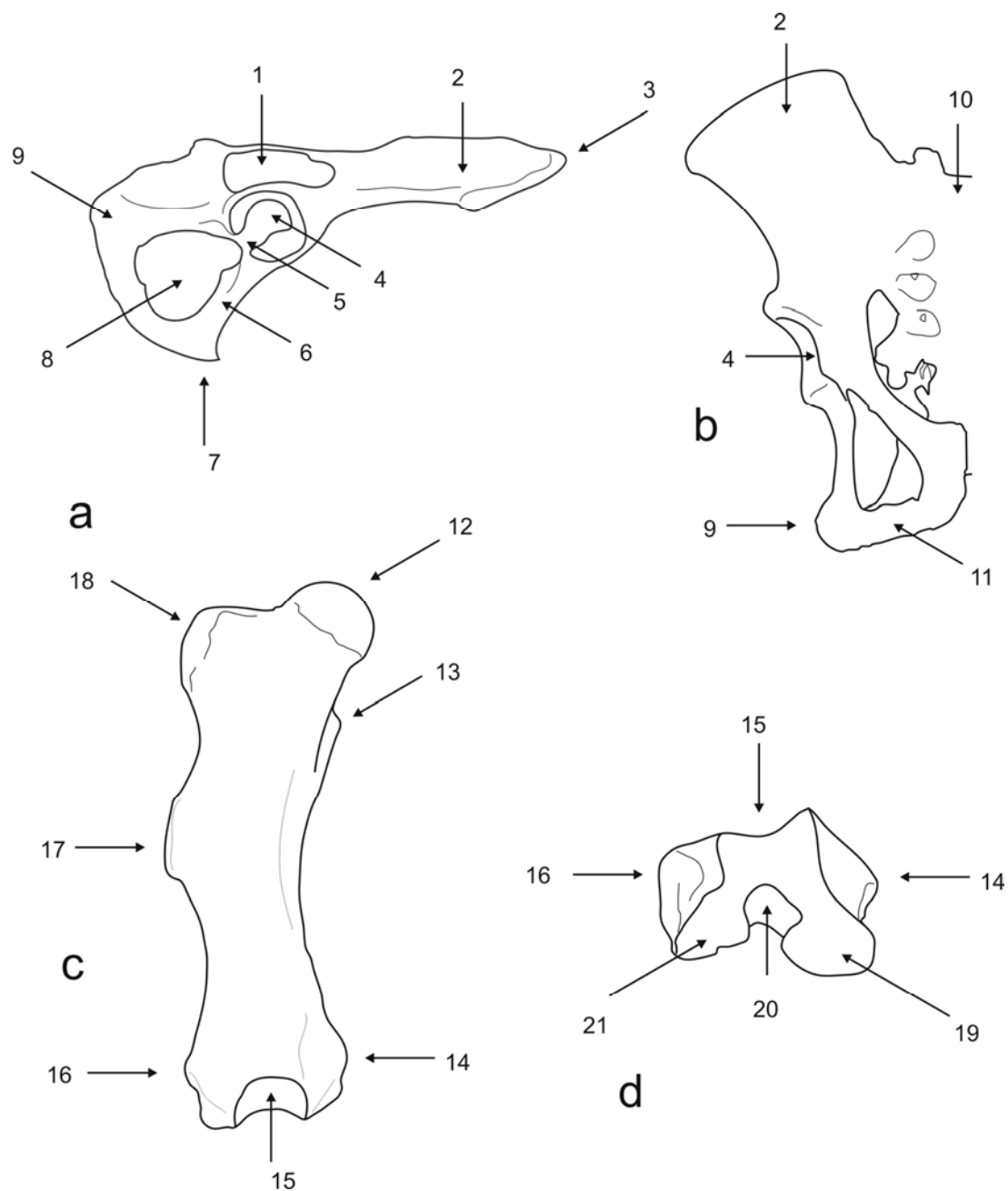


Figura 5.3. Accidentes anatómicos de importancia en esta Tesis, representados en un espécimen generalizado de perezoso santacrucense: a- pelvis en vista lateral (el extremo anterior hacia la derecha); b- pelvis en vista ventral, hemicintura derecha (extremo anterior hacia arriba); c- fémur derecho en vista anterior (extremo distal hacia abajo); d- fémur derecho en vista distal (cara anterior hacia arriba). 1- ventana isquio-ilio-sacra; 2- ilion; 3- cresta ilíaca; 4- acetábulo; 5- escotadura acetabular; 6- pubis; 7- sínfisis púbica; 8- ventana obturadora; 9- isquion; 10- sacro; 11- rama isquiádica descendente; 12- cabeza femoral; 13- trocánter menor; 14- epicóndilo femoral medial; 15- surco patelar; 16- epicóndilo femoral lateral; 17- tercer trocánter; 18- trocánter mayor; 19- cóndilo medial; 20- fosa intercondilar; 21 cóndilo lateral.

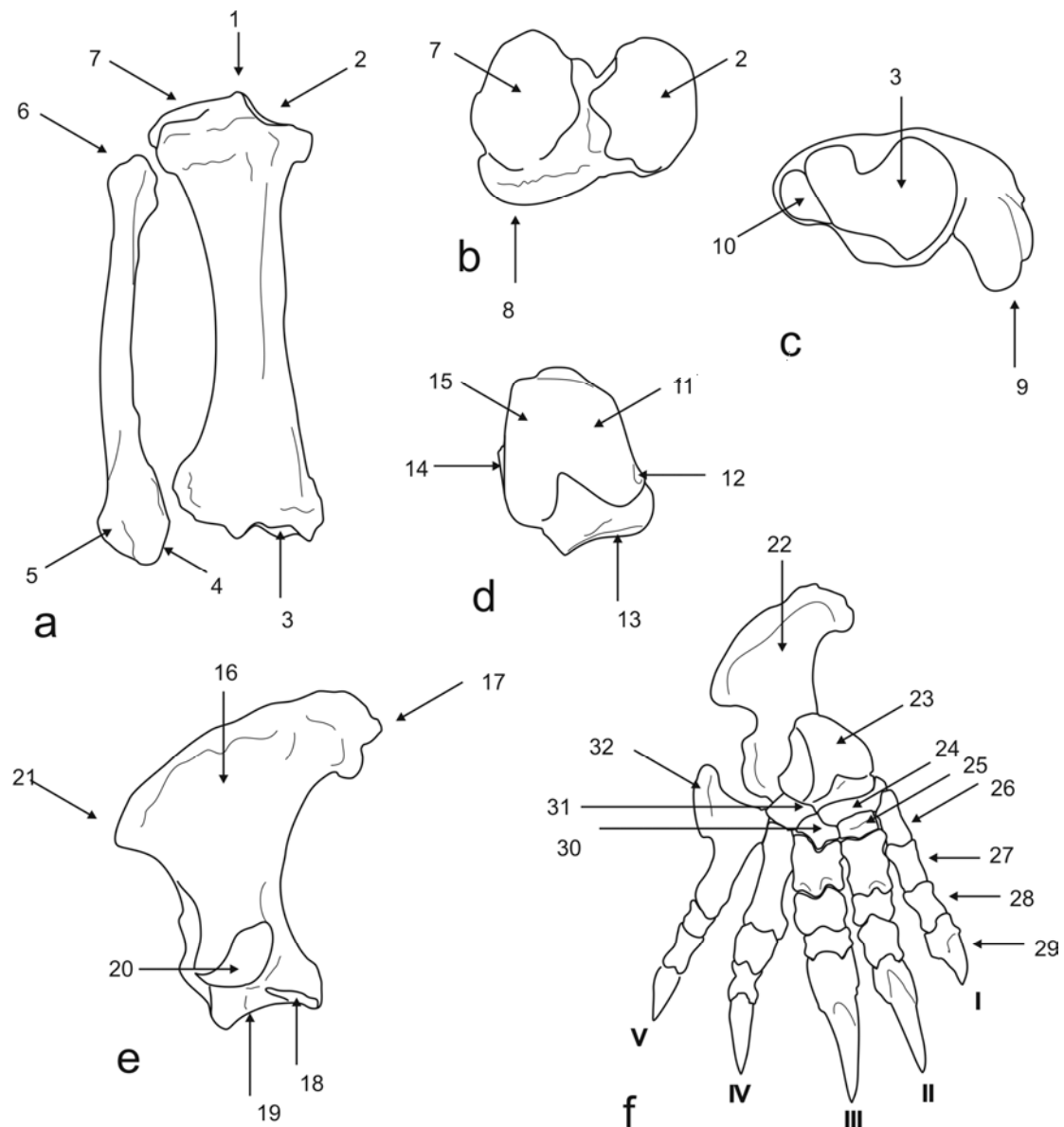


Figura 5.4. Accidentes anatómicos de importancia en esta Tesis, representados en un espécimen generalizado de perezoso santacrucense: a- tibia y fibula derechas en vista anterior (extremos distales hacia abajo); b- tibia derecha en vista proximal (cara anterior hacia abajo); c- tibia derecha en vista distal (cara anterior hacia arriba); d- astrágalo derecho en vista dorsal (extremo anterior hacia abajo); e- calcáneo derecho en vista dorso-medial (extremo anterior hacia abajo); f- pie derecho en vista dorso-lateral (dígitos señalados con números romanos). 1- eminencia intercondiloidea; 2- faceta o cóndilo tibial medial, 3- faceta tibial astragalar; 4- faceta fibular ectal; 5- maléolo fibular; 6- epífisis proximal fibular; 7- faceta o cóndilo tibial lateral; 8- tuberosidad tibial; 9- tróclea tibial distal; 10- faceta fibular distal; 11- cóndilo troclear medial; 12- faceta astragalar ental; 13- cabeza astragalar; 14- faceta astragalar ectal; 15- cóndilo troclear lateral; 16- túber calcáneo; 17- tubérculo calcaneal medial; 18- faceta sustentacular; 19- faceta cuboidal; 20- faceta calcaneal ectal; 21- tubérculo calcaneal lateral; 22- calcáneo; 23- astrágalo; 24- navicular; 25- cuneiformes; 26- metatarsiano; 27- falange proximal; 28- falange intermedia; 29- falange ungueal; 30- cuneiforme lateral; 31- cuboides; 32- ala del metatarsiano V.

5.2. RECONSTRUCCIÓN DE TEJIDOS BLANDOS

La reconstrucción de los tejidos blandos en formas fósiles parte, en primera instancia, de la búsqueda visual de accidentes óseos que pudieran ser atribuidos a inserción de ligamentos o tendones.

5.2.1. Terminología utilizada

Es notable la abundancia de términos anatómicos y la redundancia de algunos. Para evitar confusiones se decidió circunscribir la nomenclatura de músculos y ligamentos a la utilizada por Taylor (1978), Mendel (1979, 1981a y b) y De Iuliis y Pulerá (2010) en su texto de disección de vertebrados.

Tejido conectivo laxo: es el que se ubica entre estructuras tales como músculos, nervios y vasos sanguíneos, colaborando en el relleno de los espacios entre los mismos.

Fascia: tejido conectivo denso dispuesto en forma laminar y relacionado en general con músculos. Suele estar presente formando tabiques entre grupos musculares o envolviendo músculos y se trataría del epimisio (vainas conjuntivas individuales de cada músculo) con un grado de desarrollo mayor.

Tendón: tejido conectivo denso que vincula paquetes musculares con elementos esqueléticos. Cuando el tendón es muy corto, se define como músculo con "inserción carnosa", mientras que en los casos en que el tendón es grande y conspicuo se habla de "inserción tendinosa".

Aponeurosis: es un caso especial de tendón, el cual, de forma similar a la fascia, forma una lámina fuerte y con gran desarrollo que se inserta sobre el elemento esquelético, aunque a veces también sobre un rafe o septo tendinoso entre dos músculos. Los músculos que se insertan por medio de aponeurosis son definidos como mostrando "inserción aponeurótica".

Ligamento: son estructuras de tejido conectivo de densidad y forma variables que vinculan dos o más piezas esqueléticas entre sí. Muchas veces presentan continuidad con fascias y tendones, por lo que resulta difícil distinguir con claridad unos de otros.

Entesis: superficies irregulares simples o formaciones esqueléticas óseas tanto erosivas como osteo-productivas (en el sentido utilizado por Mariotti *et al.*, 2007). Las entesis son reconocibles por la presencia de irregularidades superficiales (superficies

rugosas o remodeladas, crestas, surcos, etc.), producidas por el hueso en respuesta a cargas mecánicas generadas por la transmisión de fuerzas musculares vinculadas con los movimientos (Mariotti *et al.*, 2007).

Resulta claro que la historia de vida del individuo influirá en mayor o menor medida en el grado de tal respuesta ósea (sinmorfosis, Taylor y Weibel, 1981), además de los determinantes genéticos de dicha respuesta (filogenia). Sin embargo, la distinción cualitativa entre el grado de desarrollo de una entesis producto de una demanda mecánica “normal” y una “patológica” no parece ser claro (Mariotti *et al.*, 2007). Adicionalmente, no pudo establecerse un criterio que permitiera discernir entesis atribuibles a la inserción de ligamentos de aquellas atribuibles a la inserción de tendones. Teniendo en cuenta esta problemática, se decidió utilizar el término entesis en su acepción más amplia, es decir, aplicándolo a estructuras óseas generadas tanto por la inserción de ligamentos como de tendones. Si bien la reconstrucción ligamentosa no fue el objetivo principal del estudio, no se dejó de lado el relevamiento de dicha información cuando estuvo disponible.

Con respecto al uso del término entesis en relación a la terminología aplicada en la sección descriptiva (Capítulo 6, sección 6.1), se prefiere aquí, en la medida de lo posible, dejar libre la nomenclatura anatómica descriptiva significativa de la interpretación muscular. Con esto se quiere expresar que los accidentes óseos descriptos tienen estatus ontológico propio e independiente de la hipótesis relativa al tejido blando asociado. Así por ejemplo, la identificación y descripción de la cresta epicondilar del húmero es previa e independiente de su posterior calificación como entesis de la musculatura supinadora del antebrazo, por lo que se prefiere ese término al término “cresta supinadora” (*supinator crest*) utilizada por algunos autores anglosajones.

Metodología de observación: los elementos óseos fueron analizados cualitativamente a ojo desnudo, utilizando luz rasante y lupa de mano cuando fuera necesario para realzar el contraste lumínico y facilitar la observación de entesis pobremente desarrolladas.

5.2.2. Paréntesis Filogenéticos Actuales (*Extant Phylogenetic Brackets*)

El método de Paréntesis Filogenéticos Actuales (*Extant Phylogenetic Brackets*, EPB) propuesto por Witmer (1995) permite testear hipótesis de reconstrucción de

tejidos blandos con niveles de especulación definidos. Esta metodología utiliza los taxones actuales filogenéticamente más afines al fósil en estudio para analizar la relación entre el tejido blando y un rasgo óseo asociado. Básicamente se trata de un método que permite asignar un grado de soporte a las hipótesis utilizando el criterio de parsimonia. La metodología presenta una serie de interrogantes ya desde su misma conceptualización. La pretensión de que la relación tejido blando-óseo sea unívoca muchas veces se malogra: generalmente más de un tejido blando está condicionando la morfología de un rasgo óseo determinado. Así, se asume la primacía ontogenética de los tejidos blandos sobre aquellos óseos: esto implica que la relación de inferencia de la homología se produce *desde* el músculo *hacia* el hueso en los taxones actuales y al revés en los fósiles. Tal relación de causalidad es difícil de testear de otra manera que no sea mediante embriología comparada. ¿Hasta dónde podemos acotar la influencia de otros factores no considerados al proponer que un determinado tejido blando es suficiente y necesario para explicar un rasgo óseo? Ahora bien, las hipótesis de homología entre actuales y fósiles se realizan entre rasgos óseos entre sí ¿Es la homología transitiva? ¿Qué criterios de homología se siguen en el caso de las cicatrices musculares? ¿Son homólogas cuando son producidas por músculos homólogos, aún en el caso de hallarse en partes diferentes del elemento óseo o incluso en elementos diferentes?

Metodología. Primero se determinan las relaciones correlato óseo-rasgo blando (entesis-músculo, en este caso) en los taxones actuales utilizados como “paréntesis filogenéticos”. Se asume que estas relaciones óseo-blandas se han heredado de un ancestro común, es decir, que son homólogas. Luego se determina la condición para el correlato óseo en el taxón fósil en estudio. A continuación se realiza la optimización (el caso es lo suficientemente sencillo como para poder realizar la optimización sin recurrir a software cladístico) de tejido blando asociado, asignando así tres estados de carácter posibles: presente, ausente, o ambiguo. Durante dicha optimización, en la “pasada hacia abajo” se produce la formulación de la hipótesis, y en la “pasada hacia arriba” esa hipótesis es testeada. Seguidamente se detallan los tres casos principales descritos por Witmer en su trabajo original de 1995.

- a- Nivel Inferencial I. Si en ambos paréntesis actuales está presente el correlato óseo y su rasgo blando asociado, y el correlato óseo (entesis en el caso de

estructuras de origen o inserción muscular o ligamentosa) está igualmente presente en la forma fósil, se puede inferir la presencia del rasgo blando asociado (homólogo) en el fósil con un elevado grado de certidumbre.

- b- Nivel Inferencial II. En el caso de que el paréntesis viviente externo no posea el correlato óseo citado ni su rasgo blando asociado, la inferencia de la presencia del tejido blando en cuestión en el fósil no se encontraría sustentada por la evidencia. La asignación sería ambigua o equívoca.
- c- Por último, si en ninguno de los paréntesis actuales se verifica la relación rasgo blando asociado-correlato óseo, la asignación en el fósil es negativa según la evidencia. Como sostiene Witmer, esto no significa que no se pueda inferir el rasgo blando en el fósil, si no, simplemente, que tal inferencia es más especulativa. Por otra parte, existen muchos casos en que la evidencia morfológica señalando la presencia de un rasgo blando determinado es tan fuerte, que dejar esa hipótesis de lado podría ser poco razonable.

Adicionalmente, existen niveles alternativos de puntuación del grado de inferencia. Estos niveles se denominan I', II' y III' y el procedimiento de asignación es el mismo. Solamente se utilizan en aquellos casos en los cuáles el tejido blando en estudio no tiene un correlato óseo asociado. Aunque resulta obvio que un nivel I entraña más certidumbre que un nivel I', las relaciones de prioridad entre todos los grados de inferencia alternativos y los originales no están claras aún (Witmer, 1995).

Propuesta metodológica. Si tenemos en cuenta que un músculo puede poseer dos o más correlatos óseos (entesis en diferentes piezas óseas, por ejemplo cráneo y mandíbula, húmero y radio), podemos inferir su presencia en base a correlatos óseos distintos. Así, el mismo músculo puede ser inferido con distinto nivel inferencial dependiendo del correlato óseo analizado. La presencia del músculo se infiere con el nivel de inferencia mayor entre los dos.

Sin embargo, existen situaciones problemáticas que trascienden la capacidad explicativa del EPB. Estas incluyen casos en los que la disparidad morfológica entre los taxones actuales y el fósil en estudio es tan grande que las hipótesis a testear tropiezan con problemas graves de validación ¿En qué medida la evidencia morfológica trasciende las hipótesis soportadas por el método? Por lo tanto, no sería razonable

descartar automáticamente las hipótesis con nivel de validez menor. Otras aproximaciones metodológicas, como las relaciones de forma y función, o la parsimonia pueden otorgar soporte adicional.

5.2.3. Musculatura del aparato apendicular

Las descripciones de la musculatura apendicular de los perezosos santacruceses se realizaron sobre la base de aquellas de los Pilosa actuales, recopilada de la literatura preexistente (Macalister, 1869; Humphry, 1870; Macalister, 1875; Windle y Parsons, 1899; Jouffroy, 1971; Taylor, 1978; Mendel, 1979, 1981a y b; Taylor, 1985; Nyakatura, 2010), utilizando como fuente adicional de información literatura general y específica sobre otros grupos de Mammalia (Argot, 2001, 2002; Szalay y Sargis, 2001; Candela y Picasso, 2008; De Iuliis y Pulerá, 2010; entre otros).

El Apéndice I presenta una sinopsis de la musculatura del esqueleto apendicular de los Pilosa elaborada a partir de la literatura citada previamente, incluyendo información acerca de las entesis de origen e inserción, estructura del músculo y su función general. A modo de resumen, se ofrece a continuación una tabla (Tabla 5.1a y b) con las entesis de origen e inserción de la musculatura apendicular.

| |
|-----------------|
| Esqueleto axial |
| Cintura |
| Estilopodio |
| Zeugopodio |
| Autopodio |

Tabla 5.1.a Clave de colores utilizada en la Tabla 5.1.b para identificar origen e inserción de los músculos.

| MUSCULOS DEL MIEMBRO ANTERIOR Y CINTURA ESCAPULAR | | |
|---|---|------------------------------|
| Músculo | Origen | Inserción |
| <i>Supraspinatus</i> | Fosa supraespinosa de la escápula | Tuberosidad mayor del húmero |
| <i>Infraspinatus</i> | Fosa infraspinosa de la escápula | Tuberosidad mayor del húmero |
| <i>Subscapularis</i> | Fosa subescapular | Tuberosidad menor del húmero |
| <i>Pectoralis major</i> | Esternebras en variada extensión, a veces hasta el xifoides | Cresta pectoral del húmero |

| | | |
|------------------------------------|---|---|
| <i>Latissimus dorsi</i> | Fascia toraco-lumbar | Borde medial del húmero |
| <i>Subclavius</i> | Primera costilla | Clavícula, proceso coracoides y proceso acromion de la escápula |
| <i>Deltoides</i> | Espina y proceso acromial de la escápula | Cresta deltoidea del húmero |
| <i>Teres major</i> | Fosa postescapular | Borde medial del húmero |
| <i>Teres minor</i> | Espina secundaria de la escápula | Porción más baja de la tuberosidad mayor del húmero |
| <i>Coracobrachialis</i> | Proceso coracoides de la escápula | Borde superior del entepicóndilo |
| <i>Dorsi-epitrochlearis</i> | Fascia tendinosa sobre el <i>latissimus dorsi</i> | Olecranon |
| <i>Triceps longus</i> | Borde ventral de la escápula en su tercio anterior | Olecranon |
| <i>Triceps externus</i> | Faz posterior del húmero | Olecranon |
| <i>Triceps internus</i> | Faz posterior del húmero | Olecranon |
| <i>Anconeus externus</i> | Ectepicóndilo | Olecranon |
| <i>Anconeus internus</i> | Entepicóndilo | Olecranon |
| <i>Biceps brachii</i> | Proceso coracoides de la escápula | Túber bicipital del radio |
| <i>Brachialis</i> | Borde inferior de la cresta deltoidea del húmero | Borde antero-medial de la ulna, distal a la faceta radial |
| <i>Brachioradialis</i> | Borde lateral de la cresta deltoidea del húmero | Proceso estiloides del radio |
| <i>Pronator quadratus</i> | Cara medial de la mitad distal del radio | Cara medial de la mitad distal de la ulna |
| <i>Palmaris longus</i> | Entepicóndilo | Primera falange del dígito III |
| <i>Pronator teres</i> | Entepicóndilo | Borde dorsal del radio en su mitad distal |
| <i>Flexor digitorum sublimis</i> | Entepicóndilo | Faz ventral de las falanges |
| <i>Flexor digitorum profundus</i> | Entepicóndilo Mitad proximal del radio, diáfisis de la ulna, olecranon | Dígitos II, III y IV más un tendón muy fino para el dígito I |
| <i>Flexor carpi ulnaris</i> | Entepicóndilo Olecranon | Pisiforme |
| <i>Flexor carpi radialis</i> | Entepicóndilo | Base del metacarpal III |
| <i>Supinator</i> | Ectepicóndilo | Cara lateral de la mitad proximal del radio |
| <i>Extensor carpi radialis</i> | Ectepicóndilo | Metacarpales II y III |
| <i>Extensor carpi ulnaris</i> | Ectepicóndilo | Metacarpal V |
| <i>Extensor digitorum communis</i> | Ectepicóndilo | Falanges intermedia y ungueal |
| <i>Iliop-soas</i> | Vértebras torácicas posteriores y lumbares Ilión | Trocánter menor del fémur |
| <i>Pectineus</i> | Borde anterior del pubis | Borde medial del fémur adyacente al trocánter menor |

| | | |
|----------------------------------|--|--|
| <i>Sartorius</i> | Cresta ilíaca y borde anterior del ilion | Cara medial proximal de la tibia |
| <i>Gracilis</i> | Sínfisis púbica | Cara medial proximal de la tibia |
| <i>Quadriceps femoris</i> | Espina ilíaca posterior | Tuberosidad tibial |
| | Diáfisis anterior del fémur | |
| <i>Tensor fasciae latae</i> | Cresta ilíaca | Tercer trocánter del fémur |
| <i>Adductores</i> | Sínfisis púbica | Cara posterior de la diáfisis femoral |
| <i>Gluteus maximus</i> | Vértebras sacras | Tercer trocánter del fémur |
| | Cresta ilíaca | |
| <i>Gluteus medius</i> | Fosa ilíaca dorsal | Trocánter mayor del fémur |
| <i>Gluteus minimus</i> | Fosa ilíaca dorsal | Trocánter mayor del fémur |
| <i>Piriformis</i> | Faz ventral del sacro | Trocánter mayor del fémur |
| <i>Quadratus femoris</i> | Tuberosidad isquiádica | Cara posterior de la diáfisis femoral |
| <i>Biceps femoris</i> | Tuberosidad isquiádica | Epífisis proximal de la fíbula |
| | Cara posterior de la diáfisis femoral | |
| <i>Semitendinosus</i> | Tuberosidad isquiádica | Cara medial proximal de la tibia |
| <i>Semimembranosus</i> | Tuberosidad isquiádica | Cóndilo medial de la tibia |
| <i>Gastrocnemius</i> | Cara posterior de la diáfisis femoral distal | Túber calcáneo |
| <i>Soleus</i> | Faz posterior de tibia y fíbula | Túber calcáneo |
| <i>Plantaris</i> | Borde lateral del fémur | Tendón del <i>m. flexor digitorum longus</i> |
| <i>Popliteus</i> | Cóndilo lateral del fémur | Cara posterior de la tibia |
| <i>Tibialis anterior</i> | Cara anterior de tibia y fíbula | Entocuneiforme y metatarsal I |
| <i>Tibialis posterior</i> | Cara posterior de la tibia | Entocuneiforme y navicular |
| <i>Quadratus plantae</i> | Cara ventral del olecranon | Tendón del <i>m. flexor digitorum longus</i> |
| <i>Extensor digitorum longus</i> | Epicóndilo femoral | Cara dorsal de falanges II a V |
| | Epífisis proximal de la fíbula | |
| <i>Peroneus tertius</i> | Cara lateral de la tibia | |
| <i>Peroneus longus</i> | Mitad proximal de la fíbula | Metatarsal V |
| <i>Peroneus brevis</i> | Mitad distal de la fíbula | Metatarsal V |
| <i>Flexor digitorum longus</i> | Cara posterior de la tibia | Cara ventral de falanges |

Tabla 5.1.b. Musculatura de ambos miembros y cinturas, con su respectivo origen e inserción.

5.3. MORFOLOGÍA FUNCIONAL: METODOLOGÍA

Se evaluaron cualitativamente los rasgos morfológicos de interés funcional en comparación con los rasgos homólogos de los *Xenarthra* vivientes, interpretando su valor funcional de acuerdo a la información presente en la literatura, tanto de *Xenarthra*

como de otros grupos de mamíferos, y utilizando análogos mecánicos cuando fuere necesario. La comparación con formas actuales se encaró en primera instancia con el objetivo de entender el significado funcional de los rasgos morfológicos (véase Argot, 2001).

La primera sección (Función) se ocupa del significado funcional puro de los rasgos analizados, sin ningún tipo de consideración ecológica, ateniéndose a la definición de función explicitada en el Capítulo 3, Marco teórico. De acuerdo a las conceptualizaciones propuestas por Oxnard (1985), se intentó caracterizar funcionalmente cada rasgo utilizando los taxones actuales más relacionados como “modelos funcionales”; luego se integró esta información en un “perfil mecánico” de cada miembro, herramienta metodológica que no sería otra cosa que la “situación biomecánica promedio” (*averaged biomechanical situation*) propuesta por Oxnard. Cuando fue necesario, se recurrió a la comparación con otros taxones no estrechamente relacionados.

En una segunda instancia (Capítulo 3, Rol biológico), se intentó hallar asociaciones causales entre patrones anatómicos funcionales y hábitos (*e.g.* preferencia de sustrato).

5.4. CUANTIFICACIÓN DE LA FORMA: MORFOMETRÍA

Con el fin de realizar un estudio comparativo con mamíferos actuales de diversos hábitos locomotores, se aplicaron análisis estadísticos de variables clásicas (medidas lineales, índices). Para tal fin se elaboró una base de datos morfométrica, incluyendo tanto medidas lineales tradicionales obtenidas con calibre, como sets de datos adicionales a partir de fotografías orientadas utilizando software adecuado. En el Apéndice II se incluye la matriz de correlación de las variables utilizadas.

Es usual que en los estudios morfométricos que utilizan como variables medidas lineales clásicas se incluya una figura que representa las mismas en relación a los elementos morfológicos en estudio. En la inmensa mayoría de los casos dichas medidas aparecen representadas como orientadas de acuerdo a los ejes mayores de los elementos esqueléticos y manteniendo una relación de perfecta ortogonalidad entre sí (*e.g.* Sargis, 2002a y b; Elissamburu y Vizcaíno 2004; Candela y Picasso, 2008, entre otros). Es muy común también que en el apartado de metodología no se haga ninguna referencia

específica a la manera en que se tomaron las medidas, detallando únicamente el instrumental utilizado y el tipo de análisis estadístico aplicado a los datos recolectados.

En primera instancia podría proponerse que las medidas utilizadas en la descripción de la forma deberían ser todas ortogonales para permitir que las varianzas de las medidas sean independientes entre sí. Infringir la ortogonalidad introduciría problemas de covariación y colinealidad entre las variables. No obstante, la independencia estadística sólo puede lograrse (o suponerse) en diseños estadísticos experimentales. Cualquier pretensión de independencia en variables tomadas sobre entes biológicos no sometidos a condiciones experimentales controladas es fútil. Una muestra tomada (y el autor insiste en este punto) a partir de especímenes de colección infringe los supuestos estadísticos conocidos de la teoría del muestreo, volviendo teóricamente inaplicables la mayoría de los test estadísticos al uso. Es decir, la toma de datos de especímenes de colección no se produce al azar, sino a partir de una muestra seleccionada *a priori* por el investigador a partir de una población constituida (al menos en el caso de las colecciones de especímenes de mamíferos actuales) por individuos provenientes de zoológicos (la mayoría extremadamente longevos y excedidos de peso), confiscados a circos o a particulares, o recolectados a partir de carcasas presentes en el campo o de animales atropellados por automotores. Pocas veces se tiene la posibilidad de disponer de especímenes recolectados *ex profeso* utilizando un diseño de muestreo que sea estadísticamente coherente. En el caso de vertebrados fósiles, las condiciones de muestreo presentan un sesgo aún mayor.

La necesidad de ortogonalidad entre las medidas al momento de efectuar la medición implica:

- 1- Definir ejes y planos de simetría en el hueso o elemento a medir.
- 2- Orientar el calibre de modo que sea siempre normal o paralelo a esos ejes.

Esto involucra una metodología de toma de los datos bastante compleja. Puede realizarse fácilmente si las medidas se toman de fotografías adecuadamente orientadas, pero la toma de datos “calibre en mano” produce errores de paralaje difíciles de evitar y ponderar, a menos que se disponga de algún artilugio mecánico (como una férula del tipo de las que se usan en medicina) para orientar el elemento a medir y el calibre. Sin embargo, en ningún trabajo incluido en la bibliografía de la presente Tesis se detalla un procedimiento o instrumental de este tipo. Además, deben definirse ejes de simetría. Para el húmero, un eje posible sería el que une el extremo más proximal de la cabeza

humeral y el extremo más distal de la tróclea o del capítulo. Todas las medidas a tomar serán en última instancia paralelas o normales a dicho eje, para cada vista. En determinados elementos óseos, como la pelvis o los elementos del basipodio (carpales y tarsales), la definición de un eje de simetría unívoco y a la vez sencillo de utilizar como marco de referencia en el momento de efectuar la medición “calibre en mano” puede ser una tarea dificultosa.

Sin embargo, para el caso de medidas que representan brazos de palanca o de momento (u otros rasgos de interés funcional), la ortogonalidad no sería un requisito indispensable. De acuerdo a lo anterior, para la presente Tesis se decidió proceder a la toma de medidas considerando las mismas como la mínima distancia en línea recta entre dos puntos anatómicos de interés (*landmarks*), dejando de lado toda pretensión de ortogonalidad. La medición se llevó a cabo disponiendo ambas puntas del calibre en cada uno de los *landmarks* considerados y realizando la lectura correspondiente.

Algunas medidas adicionales fueron tomadas a partir de fotografías orientadas específicamente para tal propósito, tomadas con cámara fotográfica digital montada en soporte estático y en condiciones de iluminación adecuadas. La lectura de la medida fue tomada mediante el software de acceso libre ImageJ® (Wayne Rasband, National Institute of Health).

Las medidas utilizadas (Figuras 5.5 y 5.6) son en su mayoría las mismas que se emplean de manera tradicional en muchos de los trabajos disponibles en la literatura previa (*e.g.* Sargis, 2002a y b; Elissamburu y Vizcaíno 2004; Candela y Picasso, 2008) y se incluyeron algunas medidas definidas específicamente para esta Tesis. Las medidas, su definición y abreviaturas se detallan a continuación en la Tabla 5.2.

Los datos obtenidos fueron organizados en una planilla de datos utilizando software de acceso libre disponible (OpenOffice.org; <http://www.openoffice.org/>).

| Elemento | Medida | Abreviatura |
|----------|---|-------------|
| Escápula | Longitud Escapular: longitud desde la apófisis supraglenoidea al borde posterior al nivel del fin de la espina. | LE |
| | Fosa Glenoidea: longitud desde la apófisis supraglenoidea al borde ventral de la fosa glenoidea. | FGL |
| | Ancho fosa Glenoidea: ancho máximo de la fosa glenoidea en sentido medio-lateral. | AGL |
| Húmero | Diámetro Transverso Humeral: ancho de la diáfisis en el punto medio entre tróclea y cabeza. | DTH |
| | Longitud del Húmero: borde más proximal de la cabeza - borde más distal de la tróclea. | LH |

| | | |
|--------|---|-------|
| | Diámetro Antero-Posterior del Húmero: ancho antero-posterior de la diáfisis en el punto medio entre tróclea y cabeza | DAPH |
| | Longitud de la Cabeza Humeral: borde más anterior de la cabeza - borde más posterior | LCH |
| | Ancho de la Faceta Articular Distal del Húmero: borde más medial de la tróclea - borde más lateral del capitulo | AFADH |
| | Profundidad del Valle Troclear Humeral: ancho antero-posterior del valle troclear | PVTH |
| | Profundidad de la Tróclea Humeral: largo antero-posterior de la tróclea en vista distal | PTH |
| | Protrusión Medial del Entepicóndilo Humeral: desde el borde más medial de la tróclea hasta el extremo más medial del entepicóndilo. | PMEH |
| | Ancho de la Epífisis Distal del Húmero: borde más medial de la epitróclea - borde más lateral del ectepicóndilo | AEDH |
| | Túber Mayor del Húmero: surco bicipital - túber mayor | TMH |
| | Túber menor del Húmero: surco bicipital - túber menor | TmH |
| | Amplitud Máxima entre Túberes Humerales | AMTH |
| Ulna | Longitud Ulnar: largo total entre el proceso estiloides y el olecranon | LU |
| | Altura de la Diáfisis Ulnar: altura de la diáfisis en su parte media | ADU |
| | Altura de la diáfisis en la parte media de la escotadura semilunar | ADUe |
| | Longitud del Olecranon: punto medio de la escotadura semilunar - extremo más posterior y ventral del olecranon | LO |
| | Longitud Funcional de la Ulna: punto medio de la escotadura - extremo más distal de la ulna | LFU |
| | Longitud antero-posterior de la Escotadura semilunar Ulnar | LEU |
| | Diámetro Medio Ulnar: ancho de la diáfisis a la parte media | DMU |
| | Ancho de la Escotadura semilunar Ulnar en su borde posterior | AEU |
| Radio | Longitud del Radio: largo total (medido entre la parte media de la fosa capitular y el proceso estiloides) | LR |
| | Ancho de la Diáfisis Radial en su parte media | ADR |
| | Amplitud máxima de la Fosa Carpal Radial: medido entre sus extremos anterior y posterior | AFCR |
| | Ancho de la Cabeza Radial: diámetro máximo | ACR |
| | Largo de la Cabeza Radial: diámetro mínimo | LCR |
| | Diámetro de la Fosa Carpal Radial: ancho máximo | DFCR |
| Pelvis | Largo total de la Pelvis entre el borde anterior del ala iliaca y la tuberosidad isquiádica | LPEL |
| | Longitud del Ilión: largo entre el borde anterior del acetábulo y el extremo anterior del ala ilíaca | LIL |
| | Longitud del Isquion: largo entre el borde posterior del acetábulo y el extremo posterior de la tuberosidad isquiádica | LIS |
| Fémur | Diámetro Transverso del Fémur: ancho de la diáfisis en la parte media entre cóndilo y cabeza | DTF |
| | Ancho antero-posterior de la Cabeza Femoral | ACF |
| | Ancho Inter-Trocantérico | AITR |
| | Longitud total del Fémur: medido entre el extremo más distal cóndilo al borde más proximal de la cabeza | LF |
| | Ancho medio-lateral máximo de la Cabeza Femoral | ACF2 |
| | Ancho máximo Inter Condilar: entre bordes lateral y medial de ambos cóndilos femorales | AICF |
| | Ancho máximo Epífisis Distal Femoral | AEDF |
| | Ancho máximo Fosa Inter-condilar Femoral | AFIF |

| | | |
|-----------|--|-------|
| | Ancho antero-posterior Cóndilo Lateral | LCL |
| | Ancho antero-posterior Cóndilo Medial | LCM |
| | Ancho Surco Patelar | ASP |
| Tibia | Longitud de la Tibia: medido desde el extremo más distal del maléolo medial al borde más proximal de la meseta tibial | LT |
| | Ancho Transverso de la Tibia: ancho de la diáfisis en la parte media entre maléolo y meseta | ATT |
| | Longitud antero-posterior de la Meseta Tibial | LMT |
| | Diámetro Antero-Posterior de la Tibia: medido en la parte media de la diáfisis | DAPT |
| | Longitud antero-posterior de la Mortaja Tibial | LMOT |
| | Ancho de la Mortaja Tibial | AMOT |
| | Ancho máximo Cóndilo Lateral Tibial | ACLT |
| | Largo máximo antero-posterior Faceta Medial Tibial | LFMT |
| | Largo máximo antero-posterior Faceta Lateral Tibial | LFLT |
| | Ancho máximo de la Meseta Tibial | AMT |
| Fíbula | Largo total de la Fíbula | LFIB |
| | Longitud de la Faceta Ectal Fibular: desde el borde proximal de la faceta astragalar al extremo más distal del maléolo | LFEF |
| Astrágalo | Amplitud Troclear Astragalar: ancho máximo entre trócleas en su borde más anterior | ATAST |
| | Longitud del Astrágalo: largo máximo entre cabeza astragalar y borde posterior de las trócleas | LAST |
| | Largo máximo antero-posterior Faceta Ectal Astragalar | LFECa |
| | Largo antero-posterior máximo Faceta ental Astragalar | LFEnA |
| | Ancho máximo Cabeza Astragalar | ACAST |
| Calcáneo | Longitud total del Calcáneo: desde el borde más distal del túber al borde más anterior de la faceta cuboidal | LCAL |
| | Longitud Funcional Del Calcáneo: desde el borde más distal del túber al borde más anterior de la faceta astragalar | LFCAL |
| | Ancho mediolateral máximo Túber del Calcáneo | ATCAL |

Tabla 5.2. Medidas lineales utilizadas en esta Tesis y su abreviatura.

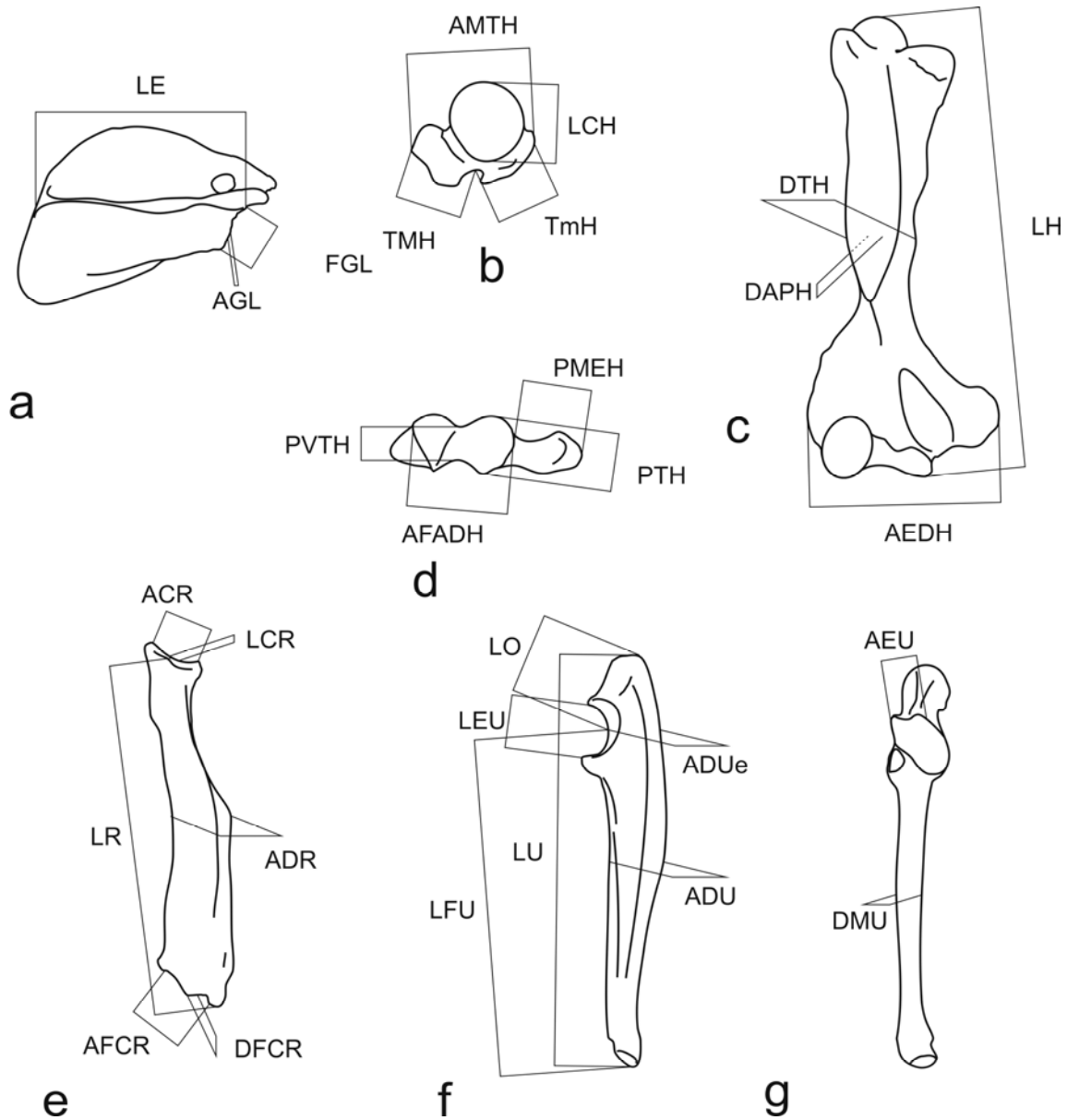


Fig. 5.5. Medidas de los elementos de la cintura escapular y miembro anterior. a- Escápula derecha, vista lateral; b- Húmero derecho, vista proximal; c- Húmero derecho, vista anterior; d- Húmero derecho, vista distal; e- Radio derecho, vista anterior; f- Ulna derecho, vista medial; g- Ulna derecho, vista anterior. Abreviaturas como en la Tabla 5.2.

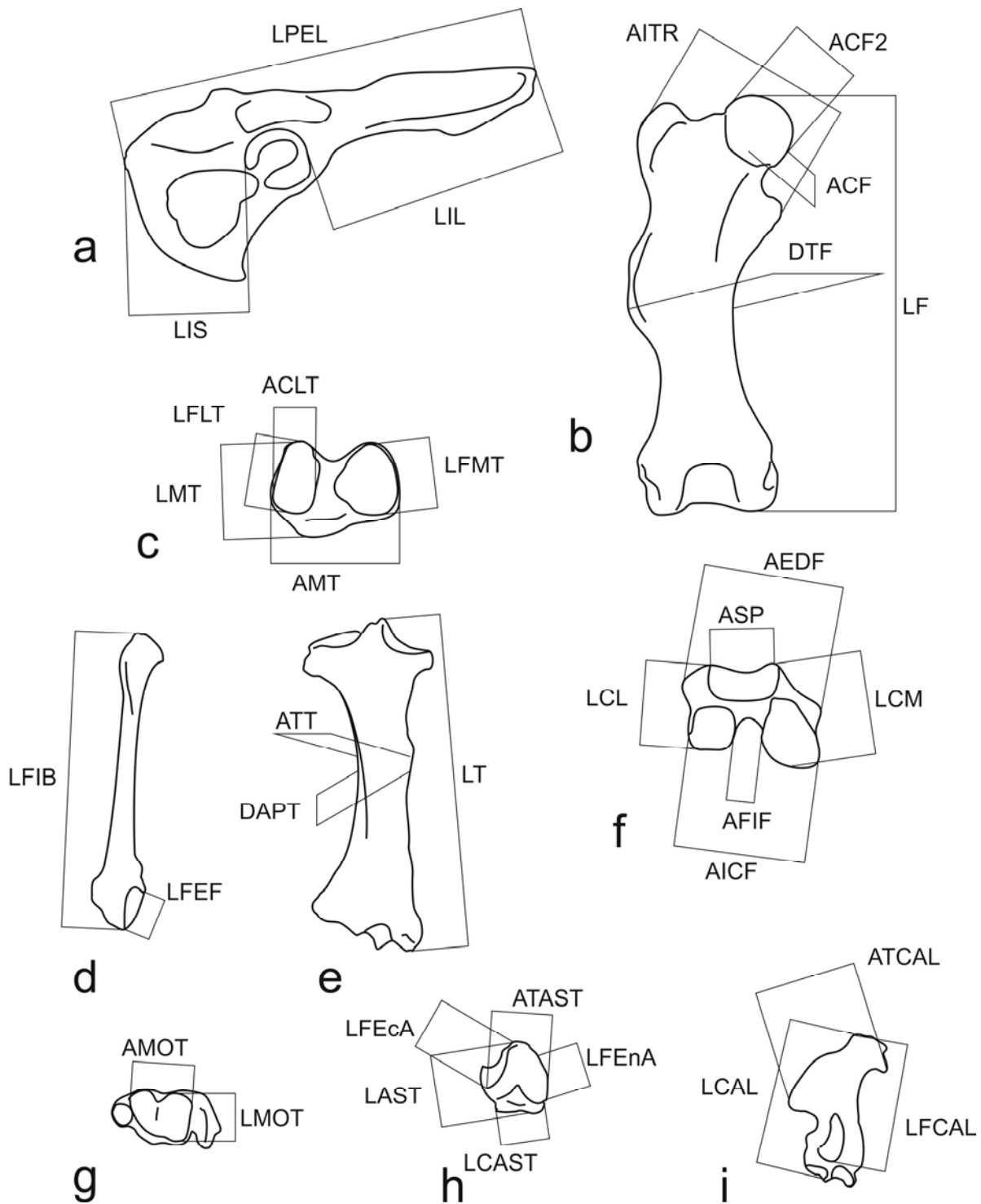


Fig. 5.6. Medidas de los elementos de la cintura pélvica y miembro posterior. a- Pelvis, vista lateral; b- Fémur derecho, vista anterior; c- Tibia derecha, vista proximal (cara anterior hacia abajo); d- Fíbula derecha, vista anterior; e- Tibia derecha, vista anterior; f- Fémur derecho, vista distal; g- Tibia derecha, vista distal (cara anterior hacia arriba); h- Astrágalo derecho, vista dorsal; i- Calcáneo derecho, vista dorsal. Abreviaturas como en la Tabla 5.2.

5.5. ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL

La masa corporal es una magnitud escalar que describe la cantidad de materia que conforma el cuerpo bajo estudio. En esta Tesis la unidad utilizada para expresarla es el kilogramo. El peso, en cambio, es una magnitud vectorial que representa la fuerza con la que es atraído el cuerpo por el campo gravitatorio y se expresa en N (Newtons) o su equivalente en kg-fuerza. Éste es el parámetro que suele medirse de forma usual en biología utilizando balanzas. Aunque muchas veces ambos términos son utilizados indistintamente como sinónimos, conceptualmente no son equivalentes. Sin embargo, dado que el valor de la aceleración gravitatoria terrestre ($0,98 \text{ m/s}^2$) es muy cercano a 1, se considera aquí que a fines prácticos puede utilizarse el peso como un estimador adecuado de la masa corporal. Así, en esta Tesis se hará referencia siempre al valor de masa (magnitud escalar).

La masa corporal es una variable que está correlacionada con una multitud de características biológicas en mamíferos. Como ejemplos se pueden citar la tasa metabólica basal, el ritmo cardíaco, el tiempo de sueño, los requerimientos energéticos, los rangos de frecuencia de emisión y audición sonora, la velocidad máxima en carrera, entre otras (Smith y Savage, 1956; Hildebrand, 1988). Por este motivo resulta una de las primeras caracterizaciones de gran importancia al encarar cualquier estudio de los aspectos ecológicos en especies extintas.

Comúnmente el enfoque más utilizado para dicho fin es la predicción de la masa corporal basada en regresiones lineales simples o múltiples. Esta metodología implica la generación de ecuaciones de predicción de la masa corporal basadas en datos de especies actuales.

5.5.1. Estimación a partir de medidas lineales. Con el objetivo de obtener ecuaciones de regresión pasibles de ser utilizadas para la predicción de los valores de masa se procedió a la construcción de una base de datos de los taxones de mamíferos actuales analizados utilizando los valores promedios de masa presentes en la literatura (Nowak, 1999). Se utilizó el valor de masa máximo para cada sexo cuando estuvo disponible.

De Esteban-Trivigno *et al.* (2008) desarrollaron una serie de ecuaciones de estimación de masa corporal con el propósito específico de aplicarlas a xenartros fósiles. Basándose en modelos multivariantes generados sobre una extensa muestra de

mamíferos actuales, generaron ecuaciones de estimación y aplicaron factores de ponderación de error. Sin embargo, al incluir medidas de varios elementos del esqueleto apendicular, estas ecuaciones no pueden aplicarse más que a muy escasos especímenes de perezosos santacruceses, ya que la mayoría de los ejemplares carecen de muchos de los elementos o estos se han preservado de forma incompleta. Por esta razón, se decidió obtener una ecuación de predicción para cada elemento del postcráneo por separado (escápula, húmero, radio, ulna, pelvis, fémur, tibia y fibula, astrágalo, calcáneo). De este modo, y conociendo el error porcentual (PE%), es posible obtener estimaciones de masa corporal a partir de esqueletos postcraneos incompletos, e inclusive a partir de elementos aislados.

Cada ecuación de predicción se obtuvo mediante la regresión múltiple de las variables medidas para cada elemento considerado, tomando la masa promedio como variable dependiente y las medidas lineales como variables independientes. Con el objeto de evitar las problemáticas presentadas por la naturaleza exponencial de la relación entre las variables lineales y la masa corporal (que es una variable cuyo incremento se da de acuerdo a una relación cúbica respecto a las medidas lineales), se empleó el logaritmo decimal de las variables originales y del peso corporal.

En la regresiones múltiples se aplicó un factor de ponderación taxonómico similar al utilizado por De Esteban-Trivigno *et al.* (2008), con el objetivo de asignar un “peso” equivalente a cada género y disminuir el sesgo introducido por la mayor representación de algunos grupos sistemáticos en la base de datos (Xenarthra, Carnivora).

A posteriori de cada regresión múltiple se aplicó un análisis de Inflación de la Varianza, utilizando el criterio de información de Akaike (AIC), con el objeto de determinar aquellas variables que mostraban mayor grado de redundancia en sus varianzas o colinealidad.

A continuación se realizó un análisis del modelo paso a paso (*stepwise analysis*) con el criterio de selección *backward-forward*, de nuevo empleando el AIC, con el fin de obtener ecuaciones de regresión cuyos valores globales de Inflación de la Varianza fueran los más bajos posibles.

Obtenidas las ecuaciones de regresión se procedió al reemplazo de las variables independientes por los valores obtenidos para cada elemento del postcráneo de los perezosos fósiles en estudio.

Con el fin de restaurar adecuadamente la dimensión de las variables logaritmizadas y evitar la distorsión causada por el empleo del anti-logaritmo (véase De Esteban-Trivigno *et al.*, 2008 y trabajos citados allí), se utilizó la ecuación de Snowdon (2001) del estimador de proporción “Ratio Estimator” (RE). Para restaurar la dimensión simplemente se procedió a multiplicar el valor de la predicción por el RE correspondiente a cada ecuación.

Adicionalmente se calcularon los estimadores de poder predictivo utilizados por De Esteban-Trivigno *et al.* (2008), es decir, el error porcentual de la estimación (PE%). Además, se utilizaron otros estimadores de error de la predicción, como el “Quasi Maximum Likelihood Estimator” (WMLE, véase Ferguson, 1986) y el “Smearing Estimator” (SE, véase Duan, 1983).

Todo el procedimiento estadístico fue realizado utilizando el paquete estadístico de acceso libre R (R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>). En el Apéndice III se detallan los *scripts* utilizados para el cálculo.

5.5.2. Análisis de sesgo filogenético: descomposición de la varianza del logaritmo de la masa corporal por transformación ortonormal

Un serio problema estadístico, planteado por algunos autores (véase Felsenstein, 1985) se deriva del hecho de que los taxones que forman parte de una filogenia estructurada jerárquicamente no pueden ser considerados *a priori* como observaciones independientes (Felsenstein, 1985). Estos autores señalan que la dependencia de las relaciones filogenéticas en las variables en estudio debe ser cuantificada previamente. Con el fin de analizar posibles sesgos filogenéticos en la distribución de la variable masa corporal entre los taxones actuales utilizados para la regresión múltiple, se aplicó un test de descomposición ortonormal de la varianza propuesto por Ollier *et al.* (2006). Para este fin se construyó un árbol filogenético de los taxones actuales comprendidos en la muestra, de acuerdo a hipótesis filogenéticas disponibles en la literatura (Asher y Helgen, 2010). De este modo se esperaba caracterizar la dependencia filogenética de la masa corporal (logaritmizada). Para la construcción del árbol, cálculo de la función

ortograma y de los estadísticos, se utilizaron los *scripts* para R desarrollados por Ollier *et al.* (2006).

Para aplicar esta metodología a la variable masa corporal (logaritmizada), primero se construyó un árbol filogenético parentético de los taxones actuales empleados en la estimación de masas a partir de bibliografía existente (Asher y Helgen, 2010). Luego, se aplicó el script para R por Ollier *et al.* (2006) para construir el árbol filogenético.

El objetivo de la metodología propuesta por Ollier *et al.* (2006) fue ofrecer un procedimiento de tipo canónico para descomponer la varianza de una variable dada con respecto a la estructura topológica del árbol filogenético de los taxones en estudio. Esta metodología prescinde para sus cálculos de las distancias entre los nodos y los terminales, es decir del largo de las ramas, utilizando sólo la topología del árbol. Estos autores propusieron además una función denominada “ortograma” para expresar dicha descomposición de la varianza. Además, ofrecen cuatro test estadísticos no paramétricos derivados del ortograma. Se considera como hipótesis nula la ausencia completa de dependencia filogenética en el sentido dado por Blomberg *et al.* (2003). De este modo, los valores observados correspondientes a los terminales del árbol (es decir, los taxones en estudio) son intercambiables independientemente de la estructura del árbol. Para analizar esta hipótesis, Ollier *et al.* (2006) propusieron comparar la descomposición observada de la varianza con descomposiciones obtenidas de una muestra de permutaciones (tantas como terminales tenga el árbol), utilizando cuatro estadísticos para evaluar la diferencia entre la descomposición observada y las simuladas.

Estos estadísticos son (véase Ollier *et al.*, 2006): R2Max, cuyo valor más alto indicaría un cambio significativo de la variable aparecido en un nodo, mientras que se mantiene conservativo en las ramas derivadas de ese nodo; Dmax corresponde al estadístico Kolmogorov–Smirnov utilizado para testear si el vector que describe la variable puede o no corresponder a una muestra al azar de una distribución uniforme; SkR2k indica el grado de asimetría (*skewness*) de la varianza; por último, SCE mide la variación local promedio de los valores del ortograma. Los límites de confianza para estos cuatro estadísticos se construyen a partir de un número relevante (en este caso se utilizaron 20000) de permutaciones de Monte Carlo.

5.6. ECOMORFOLOGIA: ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES Y ANÁLISIS DISCRIMINANTE

Con el objetivo de realizar un estudio exploratorio que permita testear hipótesis de correlación entre forma (morfología) y variables ecológicas (preferencia de sustrato, hábito locomotor, uso del sustrato), se procedió a realizar Análisis de Componentes Principales (PCA por su sigla en inglés) y Análisis Discriminante.

Los PCA se utilizan como herramienta exploratoria en estudios ecomorfológicos debido a su simplicidad y a sus múltiples ventajas. Permiten una aproximación intuitiva a los datos, evitando la necesidad de categorizaciones ecológicas previas, no requieren prácticamente de supuestos estadísticos que deban ser testeados *a priori* y/o asumidos y permiten la realización de gráficos bi- o tridimensionales que grafican de manera muy sencilla la distribución de la variación morfológica. Para la realización de los PCA se utilizó la conversión de los datos mediante el logaritmo decimal, a fin de evitar distorsiones debidas a la amplitud de tamaño corporal de la muestra considerada. Como variables fueron utilizadas la mayoría de las 75 variables lineales descriptas previamente, aunque algunas de las variables que presentaban una correlación elevada con otras variables fueron dejadas de lado. Se realizaron PCA globales, de miembro anterior, de miembro posterior y por cada uno de los elementos postcraneales (escápula, húmero, ulna, radio, pelvis, fémur, tibia y fibula, astrágalo y calcáneo). Se utilizó la matriz de correlación y los datos faltantes fueron reemplazados por la media global. Los especímenes fósiles que presentaban menos del 50% de los datos correspondientes a las variables en análisis fueron removidos *a priori*. Se utilizó el paquete *prcomp* del software estadístico R.

El Análisis Discriminante se utiliza para determinar que variables discriminan mejor entre los tres grupos de preferencia de sustrato (arborícola, semiarborícola y terrestre) utilizando la muestra de mamíferos actuales y las variables morfométricas lineales. Este análisis construye un modelo estadístico de acuerdo a la varianza entre y dentro de cada grupo (similarmente al ANOVA). Se utilizó el método *forward-stepwise* para la construcción del modelo, el cual incluiría sólo aquellas variables que mejor contribuyeran a la discriminación de los grupos de preferencia de sustrato. Se eliminaron del análisis aquellas variables que presentaban una correlación superior al 95% con al menos otras dos variables, con el objetivo de disminuir la colinealidad. Las

variables fueron transformadas utilizando el logaritmo decimal con el objetivo de reducir la dimensionalidad de la muestra y forzar una distribución normal. Se realizaron análisis por separado para miembro anterior y cintura escapular, por un lado, y miembro posterior y cintura pélvica, por el otro. Los especímenes fósiles que presentaban menos del 50% de las variables fueron removidos del análisis. Finalmente, se realizó un análisis de correlación canónica utilizando las funciones discriminantes obtenidas previamente y se graficaron las raíces canónicas para observar la posición de los especímenes fósiles en el morfoespacio.

Todo el procedimiento fue realizado utilizando los paquetes *lda* y *cca* del programa R.

5.7. MECÁNICA DEL ESQUELETO APENDICULAR: ÍNDICES BIOMECÁNICOS Y DE FORMA

Los índices biomecánicos resultan de un valor inestimable en el estudio de la función de los miembros (Smith y Savage, 1956; Hildebrand, 1988; Vizcaíno *et al.*, 1999; Elissamburu y Vizcaíno, 2004, entre otros). Permiten la comparación rápida de gran cantidad de taxones mediante parámetros adimensionales de fácil construcción matemática y sencilla realización con cualquier software estadístico o matemático.

En la inmensa mayoría de los casos los índices biomecánicos consisten en un cociente entre el brazo de entrada y de salida de una palanca simple, cociente que estará reflejando el parámetro conocido como “ventaja mecánica” (Hildebrand, 1988) y que no es otro que la mayor o menor capacidad del sistema físico de la palanca de realizar trabajo.

Una palanca con elevada ventaja mecánica es capaz de un gran factor de conversión de la fuerza de entrada en potencia mecánica, en detrimento de la velocidad, mientras que con ventajas mecánicas menores el sistema convierte la fuerza de entrada mayoritariamente en una ganancia en velocidad. Si bien no pueden obtenerse valores netos de fuerza y velocidad, debido a las dificultades metodológicas y a los supuestos implicados en la modelización de músculos hipotéticos (áreas transversales hipotéticas, dirección simple y lineal de las fibras, ausencia de pennación y de división en vientres), la aproximación mediante índices biomecánicos tiene varias ventajas. Entre otras cosas, permite la evaluación relativa de la ventaja mecánica entre dos extremos posibles:

optimización de la velocidad y optimización de la potencia muscular, además de una mayor facilidad y rapidez metodológica y en la visualización comparativa de los resultados. Muchos de los músculos del aparato apendicular actúan sobre el esqueleto a nivel articular configurando palancas simples, de modo que puede desarrollarse una plétora de índice biomecánicos para el estudio de la función de los miembros.

Los índices utilizados en esta Tesis corresponden en su mayoría a aquellos utilizados en trabajos previos de otros autores, aunque unos pocos han sido desarrollados específicamente (Tablas 5.3 y 5.4).

| Índice | Fórmula | Fuente |
|--|----------------------|------------------------------|
| Índice Braquial | $BI=LR/LH*100$ | Sargis, 2002a y b |
| Índice proporcional de la longitud de la espina escapular respecto a la longitud del humero | $IESH=LE/LH*100$ | Este trabajo |
| Índice de robustez del humero | $HRI=DTH/LH*100$ | Elissamburu y Vizcaíno, 2004 |
| Índice de profundidad de la epífisis distal humeral respecto al largo total del humero | $PEDH=PTH/LH*100$ | Este trabajo |
| Índice proporcional de la amplitud del entepicóndilo respecto a la longitud total del humero | $IEPI=PMEH/LH*100$ | Este trabajo |
| Índice de habilidad fosorial | $IFA=LO/LFU*100$ | Elissamburu y Vizcaíno, 2005 |
| Índice de robustez de la ulna | $URI=DMU/LFU*100$ | Elissamburu y Vizcaíno, 2006 |
| Índice proporcional de la cabeza radial | $RHI=ACR/LCR*100$ | Sargis, 2002a y b |
| Índice Crural | $CI=LT/LF*100$ | Sargis, 2002a y b |
| Índice de longitud del isquion | $ISI=LIS/LPEL*100$ | Sargis, 2002a y b |
| Índice de robustez del fémur | $FRI=DTF/LF*100$ | Elissamburu y Vizcaíno, 2007 |
| Índice de robustez de la tibia | $TRI=ATT/LT*100$ | Elissamburu y Vizcaíno, 2008 |
| Índice de profundidad del cóndilo femoral medial respecto del largo total de fémur – Índice de profundidad del cóndilo femoral medial respecto del ancho de la epífisis femoral distal | $MCDI=LCM/LF*100$ | Sargis, 2002a y b |
| | $MCDI2=LCM/AEDF*100$ | Sargis, 2002a y b |
| Índice de proporciones de la epífisis tibial proximal (meseta tibial) | $TPEI=LMT/AMT*100$ | Sargis, 2002a y b |

Tabla 5.3. Índices utilizados en esta Tesis y su referencia bibliográfica correspondiente.

Para una rápida observación de los resultados se procedió a la realización de *boxplot* de los valores de cada índice por cada taxón, con el fin de evitar sesgos introducidos por supuestos ecológicos previos. En el apéndice IV se incluyen los

valores para cada espécimen, así como los promedios para los taxones de mamíferos actuales.

Todo el procedimiento estadístico fue realizado utilizando el paquete *boxplot* del programa R.

| Fórmula | Significación funcional |
|----------------------|--|
| $BI=LR/LH*100$ | Optimización de velocidad relativa de extensión del zeugopodio anterior por sobre la fuerza (longitud relativa del brazo de salida = zeugopodio anterior) |
| $IESH=LE/LH*100$ | Ventaja mecánica de la musculatura retractora del estilopodio anterior |
| $HRI=DTH/LH*100$ | Resistencia mecánica de la diáfisis humeral |
| $PEDH=PTH/LH*100$ | Profundidad relativa de la tróclea humeral, representa la necesidad de estabilización de la articulación humero-ulnar y su restricción a movimientos parasagitales |
| $IEPI=PMEH/LH*100$ | Ventaja mecánica de la musculatura flexora carpal y digital |
| $IFA=LO/LFU*100$ | Ventaja mecánica para la extensión del zeugopodio anterior |
| $URI=DMU/LFU*100$ | Resistencia mecánica de la diáfisis ulnar |
| $RHI=ACR/LCR*100$ | Forma general de la cabeza radial, reflejando capacidad de supinación-pronación |
| $CI=LT/LF*100$ | Optimización de velocidad relativa de extensión del zeugopodio posterior por sobre la fuerza (longitud relativa del brazo de salida = zeugopodio posterior) |
| $ISI=LIS/PEL*100$ | Ventaja mecánica de la musculatura flexora del estilopodio posterior |
| $FRI=DTF/LF*100$ | Resistencia mecánica de la diáfisis femoral |
| $TRI=ATT/LT*100$ | Resistencia mecánica de la diáfisis tibial |
| $MCDI=LCM/LF*100$ | Profundidad relativa del cóndilo femoral medial, indicando las demandas de estabilización mecánica de la articulación |
| $MCDI2=LCM/AEDF*100$ | Profundidad relativa del cóndilo femoral medial, también está vinculado a la estabilidad de la articulación |
| $TPEI=LMT/AMT*100$ | Representa la forma de la epífisis proximal tibial y está vinculado a la estabilización de la articulación |

Tabla 5.4. Significación funcional de los índices antes definidos.

CAPÍTULO 6

RESULTADOS

CAPÍTULO 6. RESULTADOS

6.1. CUALIFICACIÓN DE LA FORMA: DESCRIPCIONES

Como se explicó en el Capítulo 5 (Metodología) las descripciones de los elementos óseos del esqueleto apendicular de los perezosos santacruceses estuvieron focalizadas sobre aquellos rasgos de interés funcional reconocidos por autores previos, tanto en xenartros como en otros grupos de mamíferos. Siempre que fue necesario, se hizo referencia a especímenes en concreto. En caso de no hacerlo, la descripción para ese rasgo se consideró para la generalidad de los perezosos santacruceses analizados aquí.

Algunos elementos sólo están representados para algunos géneros, especialmente la escápula y la pelvis, por lo que la descripción se acotó esos especímenes en particular.

6.1.1. MIEMBRO ANTERIOR Y CINTURA ESCAPULAR

Escápula (Figs. 5.1 y 6.1 y Lám. 3)

El contorno general de la escápula, en los perezosos santacruceses *Hapalops*, *Eucholoeops* y *Peleciodon* es ligeramente triangular, similar a la de *Choloepus* y se diferencia de *Bradypus* por su contorno menos trapezoidal. En los Vermilingua, *Priodontes* y *Cabassous* la escápula es mucho más expandida y cuadrangular debido a un mayor desarrollo de la fosa postescapular (incluyendo la fosa *teres sensu* Polly, 2007), sitio de origen del *m. teres major* y del *m. triceps longus*. Esta fosa postescapular no se encuentra tan expandida en los perezosos santacruceses, si no que forma una superficie levemente helicoidal (que se denominará aquí espira postescapular), más desarrollada en *Eucholoeops* que en los otros dos géneros, presentando *Peleciodon* el menor desarrollo (aunque es probable que se trate de un individuo juvenil o subadulto), de manera similar a *Bradypus*. La espina escapular secundaria tampoco presenta un desarrollo tan pronunciado como el de los Vermilingua o *Priodontes*. *Eucholoeops* es también el que evidencia la mayor expansión del borde vertebral, el cual es recto en *Hapalops*. Ninguno de estos géneros muestra un borde vertebral tan volcado

anteriormente como en los perezosos actuales, que presentan una fuerte semejanza con algunos primates como *Ateles* e *Hylobates*.

Ambas fosas, supra e infraespinosa, son de dimensiones similares, como en los *Vermilingua* y *Priodontes*, siendo la supraespinosa ligeramente más grande que la infraespinosa, aunque sin llegar a serlo tanto como en los perezosos actuales. La espina escapular es alta y bien desarrollada, con un fuerte borde lateral, prolongándose dorsalmente casi hasta el margen vertebral, mientras que anteriormente se extiende formando el proceso acromion. En *Hapalops* (MPM-PV 3400, 3412) se prolonga por delante de la fosa glenoidea (como en los *Vermilingua*), hecho que no ocurre en *Eucholoeops* (MPM-PV 3402, 3403), al igual que en *Choloepus*. Un espécimen de *Hapalops*, (YPM-VPPU 15562) presenta el borde anterior del acromion fusionado al proceso coracoides y en otro (YPM-VPPU 15005) hay evidencias de lo mismo, mientras que en un tercero (FMNH 13143) los extremos cráneo-ventrales se encuentran muy cercanos, aunque sin fusionarse. Una explicación para este rasgo es la osificación del ligamento coraco-acromial. Esto no parece ser el caso para *Eucholoeops*. Tampoco se han hallado rasgos que permitan inferir la existencia de una articulación acromio-clavicular definida, por lo que se propone aquí que la misma debía ser ligamentosa.

La fosa glenoidea es de contorno piriforme (Fig. 6.1d), más alargada que ancha, y su mitad más anterior se incurva siguiendo la cara ventral del proceso coracoides más bien abruptamente, como en *Myrmecophaga*, y no suavemente como en los perezosos actuales. El tubérculo supraglenoideo es fuerte. El proceso coracoideo se encuentra fusionado postero-dorsalmente con el borde escapular, delimitando un foramen coraco-escapular como en otros *Xenarthra* (*Choloepus*, *Bradypus*, *Myrmecophaga*, *Tamandua*). Este foramen es de mayor tamaño en *Eucholoeops* que en *Hapalops*. El extremo craneal del proceso coracoideo es fuerte y expandido en sentido medio-lateral, de superficie labrada, indicando un fuerte ligamento coraco-acromial, además del desarrollo del *m. biceps brachii* y *m. coraco-brachialis* (*Eucholoeops* MPM-PV 3402).

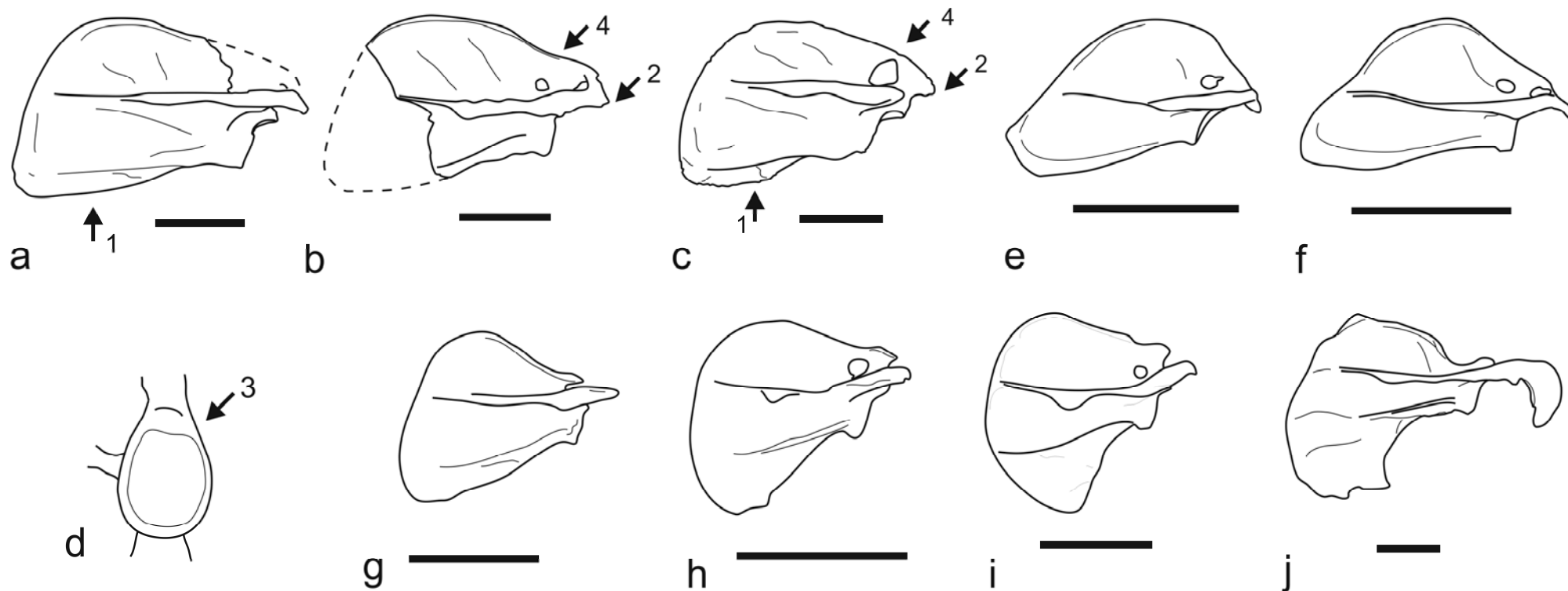


Fig. 6.1. Escápulas derechas en vista lateral. a- *Hapalops* MPM-PV 3412; b- *Hapalops angustipalatus* YPM-VPPU 15562; c- *Eucholoeps fronto* MPM-PV 3403; d- El mismo espécimen, fosa glenoidea en vista anterior; e- *Bradypus variegatus* AMNH 42838; f- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; g- *Cyclopes didactylus* FMNH 81889; h- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; i- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; j- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- fosa postescapular; 2 posición del arco coracoideo; 3 tubérculo supraglenoideo; 4- foramen coraco-escapular. Escala = 5cm (excepto en g-, escala = 2 cm.).

Húmero (Figs. 5.1, 6.2, 6.3 y 6.4; Lám. 4 y 5)

El húmero de los perezosos santacrucenses es macizo y robusto cuando se lo compara con los perezosos actuales, especialmente con el grácil *Bradypus*. Su robustez general y el grado de desarrollo de los accidentes óseos vinculados a la inserción de músculos (entesis) invitan a buscar semejanzas con *Myrmecophaga*, *Tamandua*, *Priodontes* y *Chaetophractus*, más que con *Choloepus* y *Bradypus*. En el caso de los milodóntidos santacrucenses (*Nematherium* y *Analcitherium*), su robustez es más acentuada.

La cabeza humeral es proporcionalmente grande, subsférica, ligeramente ovoide en vista proximal y algo volcada posteriormente. No presenta un cuello marcado, a excepción de la separación entre la cabeza y la cara posterior de la diáfisis, por lo que se la considerará como sésil. Su superficie es lisa y suave, carente de accidentes discernibles. Las tuberosidades son bajas, gruesas y cuadrangulares y no se proyectan por encima de la cabeza, permitiendo una amplia movilidad de la articulación gleno-humeral. Si bien la tuberosidad lateral se muestra ligeramente más alta y gruesa que la medial, esta última está más expandida medio-lateralmente. Entre ambas tuberosidades el surco bicipital es amplio y somero. La cara anterior de cada tuberosidad se continúa distal y mesialmente en un reborde. Ambos rebordes constituyen los labios bicipitales interno y externo. El interno es muy breve y poco marcado, no extendiéndose más que lo que se supone ocuparía el ligamento humeral transverso. En cambio, el labio bicipital externo es grueso y rugoso, se extiende casi por dos tercios de la diáfisis. Distalmente se encuentra con un reborde o labio de características similares que se extiende por la cara lateral de la diáfisis, casi desde el tercio proximal, distal y posterior a la base de la tuberosidad lateral. Ambos rebordes o crestas coinciden pasada la mitad de la diáfisis formando una figura en “V” con un ápice muy marcado, delimitando así un área alongada que distalmente protruye de la diáfisis. Este accidente no es otro que la tuberosidad deltoidea o cresta deltopectoral (“V deltoïdien” de Lessertisseur y Saban, 1971), pero en razón de sus características únicas lo denominaremos aquí plataforma deltopectoral (“deltopectoral shelf” de los autores anglosajones). La misma se extiende bastante más que en los perezosos vivos, casi dos terceras partes del largo total del húmero, como en *Myrmecophaga* y *Priodontes*. En su tercio distal suele aparecer una cresta media que llega hasta el ápice. En *Eucholoeps* (MPM-PV 3401 y 3403) el ápice

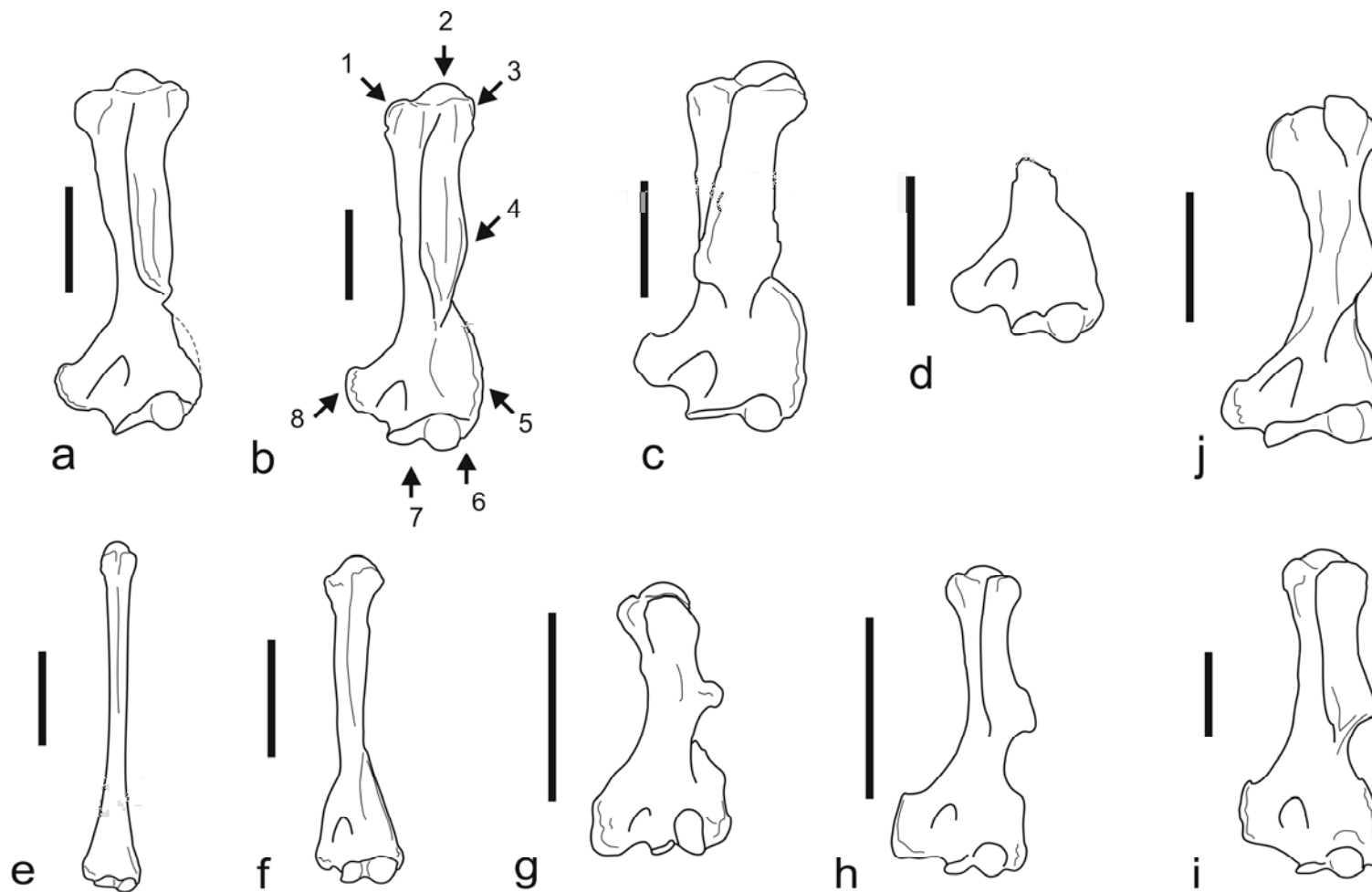


Fig. 6.2. Húmeros izquierdos en vista anterior. a- *Hapalops* MPM-PV 3404; b- *Eucholoeops* MPM-PV 3403 (húmero derecho invertido); c- *Nematherium* YPM-VPPU 15347; d- *Schismotherium* AMNH 9244; e- *Bradypus variegatus* AMNH 42838; f- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; g- *Cyclopes didactylus* FMNH 81889; h- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; i- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; j- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- tuberosidad mayor; 2- cabeza; 3- tuberosidad menor; 4- plataforma deltopectoral; 5- cresta epicondilar; 6- capitulo; 7- tróclea; 8- entepicóndilo. Escala = 5cm (excepto en g-, escala = 1 cm.).

es más bien agudo, mientras que en *Hapalops* (MPM-PV 3404 y 3467) es mucho más redondeado y obtuso. En *Analcitherium* y *Nematherium* (FMNH 13131 y YPM-VPPU 15347, respectivamente) el desarrollo areal de la plataforma deltopectoral es sumamente marcado: ambos rebordes divergen proximalmente, por lo que la plataformadeltopectoral es bastante más ancha que la propia diáfisis a ese nivel, proyectándose sus bordes a ambos lados y por delante de la misma. Como consecuencia, el surco bicipital se vuelve muy estrecho y abre distalmente sobre el lado medial de la plataforma. El *sulcus spiralis* o depresión subdeltoidea, que aloja al nervio radial (Lessertisseur y Saban, 1971), es ancho y profundo pero breve.

Sobre el borde medial de la mitad proximal de la diáfisis se observan crestas rugosas más o menos bien marcadas. Debido a la plataforma deltopectoral la diáfisis es de sección romboidal en su mitad proximal, subcilíndrica después de dicha plataforma y aplanada antero-posteriormente en su tercio distal, entre los epicóndilos.

La porción distal del húmero es ancha como en los Vermilingua y los Cingulata (*Priodontes*, *Cabassous*, *Chaetophractus*). La cresta supracondilar (“supinator crest” de Polly, 2007) está muy bien desarrollada, especialmente en los milodóntidos. Se origina del borde lateral de la diáfisis cerca de su mitad y se extiende distalmente hasta el ectepicóndilo. Éste es rugoso, muy masivo en los milodóntidos y más grácil en las demás formas. En algunos especímenes se observa un surco o muesca entre el ectepicóndilo y el capítulo, probablemente para el anclaje del ligamento colateral radial. El entepicóndilo también está muy bien desarrollado y protruye medialmente mucho más que en *Bradypus* y *Choloepus*, asemejando más la condición observada en *Tamandua* y *Myrmecophaga*. Su extremo epifisario es rugoso y labrado. En los milodóntidos, nuevamente, está más desarrollado que en los megaterioideos. Mesialmente, el entepicóndilo está atravesado por un ancho canal entepicondilar, como en otros Xenarthra (e.g. *Choloepus*, *Tamandua*, *Priodontes*; y excepto *Bradypus*), por el cual discurriría la arteria braquial y el nervio mediano. El canal se abre distalmente en una fosa profunda que se prolonga hasta el borde distal del entepicóndilo, adyacente a la tróclea humeral. La combinación de un canal entepicondilar de gran calibre con sección elipsoidal y paredes gruesas y anchas lo hace más parecido al de los Vermilingua, como *Myrmecophaga* y *Tamandua*, que al de *Priodontes*. Solamente en *Schismotherium* (AMNH 9244) la pared lateral del canal es grácil como en *Priodontes*. En *Eucholoeops*

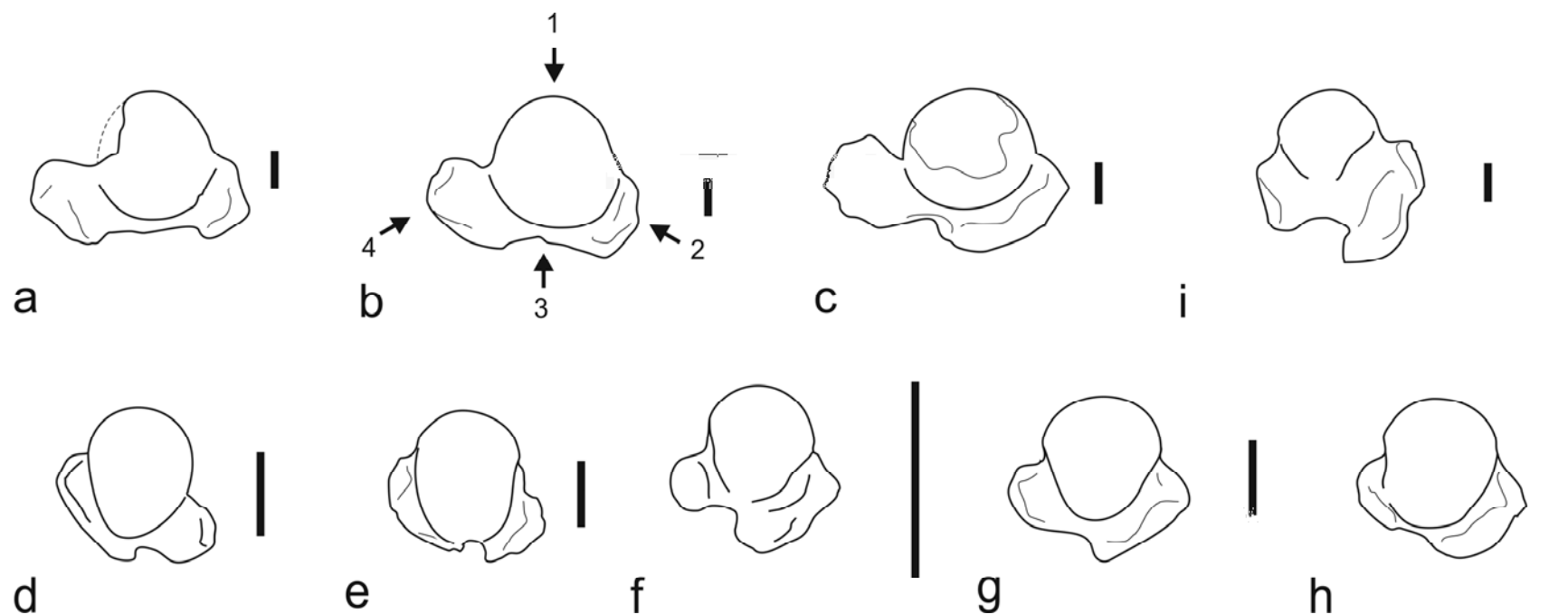


Fig. 6.3. Húmeros izquierdos en vista proximal con la cara anterior hacia abajo. a- *Hapalops* MPM-PV 3404; b- *Eucholoeps* MPM-PV 3403 (húmero derecho invertido); c- *Nematherium* YPM-VPPU 15347; d- *Bradypus variegatus* AMNH 42838; e- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; f- *Cyclopes didactylus* FMNH 81889; g- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; h- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; i- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- cabeza; 2- tuberosidad mayor, 3- surco bicipital; 4- tuberosidad menor. Escala = 1 cm.

el canal entepicondilar es, en general, de menor calibre que en *Tamandua* y en los milodóntidos.

La cara posterior de la mitad distal del húmero es más bien plana y sin rasgos notorios. La fosa olecraneana es pequeña, somera y subcircular.

La superficie articular con el zeugopodio es ancha como en muchos Xenarthra (e.g. *Tamandua*, *Myrmecophaga*, *Priodontes*) y está dividida, como en la mayoría mamíferos, en un capítulo lateral y anterior y una tróclea medial y terminal. El capítulo es globular y de gran tamaño, como en los perezosos actuales y en *Myrmecophaga* y *Tamandua*. Su cara distal se estrecha posteriormente para formar el labio lateral de la mitad posterior de la tróclea, por lo que en vista distal tiene un contorno subtriangular, similar al de *Myrmecophaga* y *Tamandua* y en menor medida *Choloepus*, y no tan circular como en *Bradypus*. Este estrechamiento es más marcado en *Hapalops* y en *Schismotherium* (AMNH 9244), mientras que en *Eucholoeops* y en los milodóntidos es menos acusado. En ningún caso se observa reborde capitular (“capitular tail” *sensu* Sargis, 2002a), presente en algunos Cingulata (*Priodontes*, *Chaetophractus*). La fosa radial es somera. La fosa coronoidea es de posición muy lateral, formando una depresión continua con la fosa radial. La tróclea es más bien aplanada, al contrario que en *Choloepus*, asemejándose más a *Bradypus*, *Myrmecophaga* y *Tamandua*. Su labio medial es bastante plano, expandido en sentido antero-posterior y, en vista distal, tan largo como el capítulo. Posteriormente forma el labio medial de la mitad posterior de la tróclea. *Eucholoeops* y *Schismotherium* son los que presentan un labio troclear medial más convexo, mientras que en *Hapalops* y en los milodóntidos es más aplanado.

Ulna (Fig. 5.2, 6.5 y Lám. 6 y 7)

La ulna de los perezosos santacruceses es robusta como la de los Vermilingua, sin llegar a serlo tanto como la de los Cingulata (*Priodontes*, *Cabassous*), pero claramente más fuerte que la delgada y grácil de *Bradypus* y *Choloepus*. El olecranon (o proceso olecraneano) es fuerte y bien desarrollado como en *Myrmecophaga* y *Tamandua*, aunque no presenta expansiones posteriores, sino que adopta la forma de un túber redondeado y de contorno triangular. Su extremo libre presenta complejas rugosidades superficiales y una cresta rugosa lateral. En *Hapalops* y *Peleciodon* (AMNH 9240) la diáfisis ulnar es curva (posteriormente convexa), mientras que en

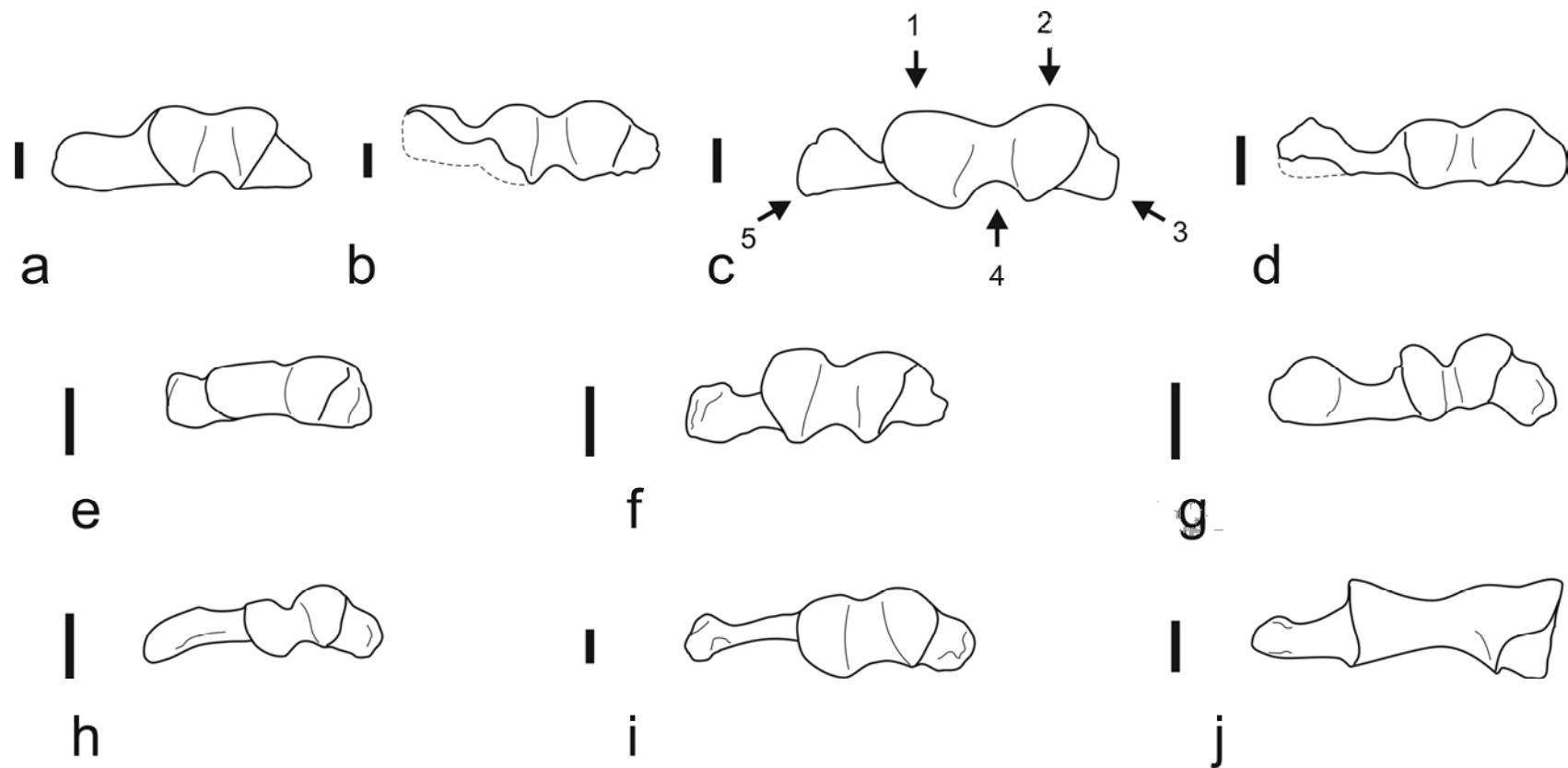


Fig. 6.4. Húmeros izquierdos en vista anterior y con lacara anterior hacia arriba. a- *Hapalops* MPM-PV 3404; b- *Eucholoeps* MPM-PV 3403 (húmero derecho invertido); c- *Nematherium* YPM-VPPU 15347; d- *Schismotherium* AMNH 9244; e- *Bradypus variegatus* AMNH 42838; f- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; g- *Cyclopes didactylus* FMNH 81889; h- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; i- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; j- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- tróclea; 2- cóndilo; 3- ectepicóndilo; 4- valle intertroclear; 5- entepicóndilo. Escala = 5cm (excepto en g-, escala = 1 cm.).

Eucholoeops, *Prepothorium* (YPM-VPPU 15345) y *Nematherium* (FMNH 13129) es recta.

La escotadura semilunar para la articulación con la tróclea humeral es profunda y de contorno semilunar, como en *Bradypus*, debido al gran desarrollo del proceso coronoides. *Eucholoeops* y *Prepothorium* evidencian procesos coronoides más desarrollados, ampliando la superficie de contacto y de transmisión de fuerzas con el húmero. En la cara anterior del proceso coronoides se evidencian rugosidades para el anclaje del ligamento anular que envuelve la cabeza del radio. En vista anterior la escotadura semilunar se dispone oblicuamente con respecto al eje mayor de la diáfisis, como en la mayoría de los mamíferos, dejando sitio en el lado lateral del proceso coronoides para una faceta radial de contorno subcircular aunque más bien plana.

La diáfisis es curva o recta (*vide supra*) y de sección en forma de “8”, debido a que tanto su borde anterior como posterior son gruesos y ambas caras (lateral y medial) de la diáfisis entre ambos bordes adoptan la forma de dos fosas más profundas proximalmente. El borde anterior forma además una plataforma triangular en su mitad proximal, adyacente al proceso coronoides. El cuerpo de la diáfisis disminuye ligeramente su diámetro hacia el extremo distal, como en *Choloepus* y *Bradypus*. En *Prepothorium* es en el que más se acentúa esta tendencia. En ningún caso se observa que la diáfisis se vuelva más robusta distalmente, como ocurre en *Priodontes* y en *Cyclopes*.

La epífisis distal es robusta y gruesa, como en *Tamandua*. En general está levemente inclinada posteriormente y su extremo más distal remata en un proceso estiloides sumamente ancho y robusto, pero sésil, como en *Bradypus*. Este extremo presenta una faceta distal plana y subcircular dirigida antero-medialmente, para la articulación con el cuneiforme (“pyramidal” de Lessertisseur y Saban, 1971; “triquetrum” de Mendel, 1981a; “triquetal” de Polly, 2007; “triangular” de la anatomía humana). El borde interóseo (anterior) del extremo epifisario no presenta más que una ligera rugosidad como indicadora de la articulación con el borde correspondiente del radio.

Radio (Figs. 5.2, 6.6, 6.7 y 6.8, Láms. 8 y 9)

El radio de los perezosos santacrucenses, como otros elementos del esqueleto apendicular, es robusto y corto, muchísimo más que en *Bradypus*, asemejándose más al

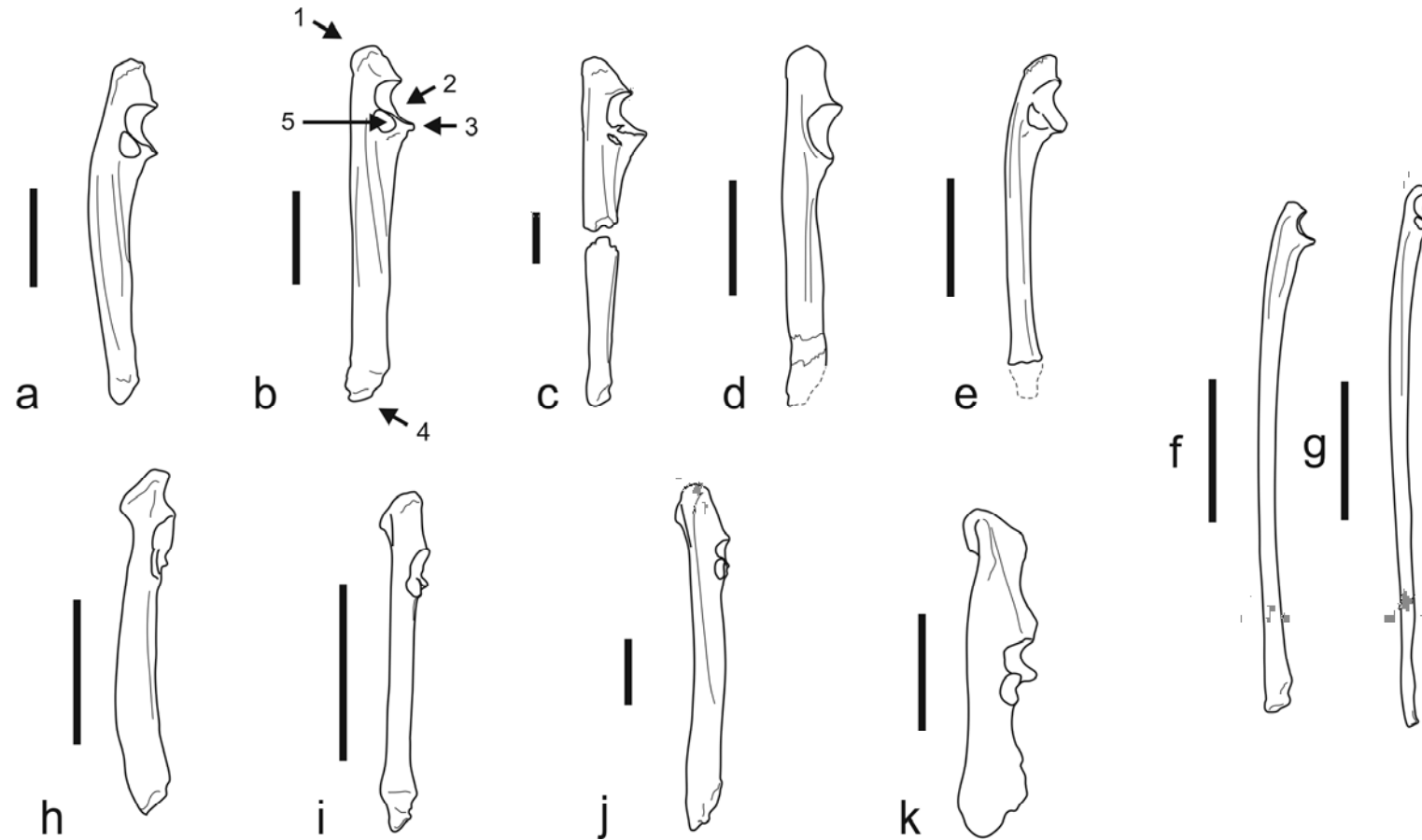


Fig. 6.5. Ulnas derechas en vista lateral. a- *Hapalops* MPM-PV 3467 (ulna izquierda invertida); b- *Eucholoeps* MPM-PV 3403; c- *Prepothierium* YPM-VPPU 15345; d- *Nematherium* FMNH 13129; e- *Pelecypodon* AMNH 9240; f- *Bradypus variegatus* AMNH 42838; g- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; h- *Cyclopes didactylus* AMNH 171297; i- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; j- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 15966; k- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- olecranon; 2- escotadura semilunar; 3- proceso coronoides; 4- proceso estiloides; 5- faceta radial. Escala = 5cm (excepto en h-, escala = 1 cm.).

de *Choloepus*. El grado de robustez recuerda al radio de *Myrmecophaga* y *Tamandua*. Al igual que en estos últimos y en *Choloepus*, la diáfisis está curvada anteriormente.

La cabeza radial (epífisis proximal) es relativamente grande y de contorno ovalado en vista proximal, como en *Myrmecophaga* y *Tamandua*, diferenciándose así de las cabezas radiales casi perfectamente circulares que se observan en *Bradypus* y *Choloepus*. La fôvea para la articulación con el capítulo del húmero es redondeada. Los extremos antero-medial y postero-lateral de la cabeza se prolongan ligeramente, dándole un perfil suavemente semilunar en vista posterior. El ángulo lateral se prolonga algo más que el medial, como en *Tamandua*, aumentando la superficie de articulación con la cara postero-distal del capítulo.

El borde de la cabeza radial es liso, posiblemente en relación con la rotación dentro del ligamento anular. En su cara latero-posterior presenta una faceta plana y subcircular que articula con la faceta ulnar correspondiente. Al menos, las capacidades de pronación-supinación parecen haber sido más restringidas que las de los perezosos actuales. También podría sugerirse que la limitación postural del radio para la pronación se reflejaría en el apoyo de la mano en el sustrato, más sobre el lado ulnar que plantígradamente.

La diáfisis es de sección cilíndrica o subtriangular proximalmente y se vuelve medio-lateralmente aplanada y medialmente curvada. Sobre su borde posterior, en el tercio proximal, se encuentra una tuberosidad bicipital (“radial tuberosity” de la anatomía humana y de Polly, 2007) muy bien desarrollada y de forma oval. La diáfisis más distal se incurva bruscamente y aumenta su diámetro medio-lateral, de manera similar a *Choloepus*. El borde medial, rugoso, puede ser recto (*Hapalops* y *Eucholoeps*) o convexo (*Nematherium*). En este último género la diáfisis aumenta de forma muy pronunciada su diámetro medial-lateral en esta región, formando un reborde rugoso muy marcado (YPM-VPPU 15893).

La epífisis distal presenta un proceso estiloides de ubicación antero-medial, bien marcado, similar al de *Choloepus*. Anterior y lateral al proceso estiloides se encuentra un surco bien desarrollado para los tendones de la musculatura extensora carpal. La amplia fosa glenoidea carpal, que articula con escafoides (“navicular” de la anatomía humana) y semilunar (“lunate” de Mendel, 1981a y Polly, 2007), es de contorno subtriangular como en *Choloepus*, con el ápice dirigido medialmente y está ligeramente inclinada hacia la cara posterior. Esto puede indicar que la articulación radio-carpal

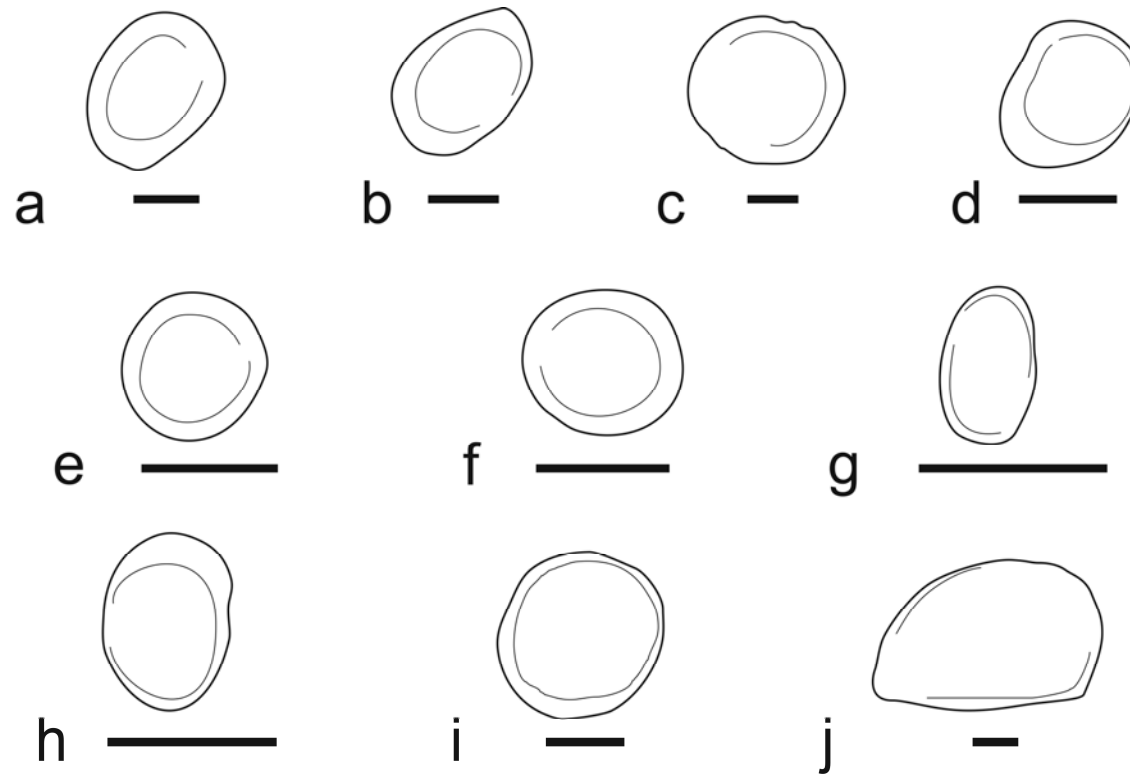


Fig. 6.6. Cabezas radiales izquierdas en vista proximal (dorsal), con la cara posterior hacia la derecha. a- *Eucholoeops* MPM-PV 3451; b- *Hapalops* MPM-PV 3404; c- *Prepotherium* YPM-VPPU 15345; d- *Nematherium* FMNH 15893; e- *Bradypus variegatus* AMNH 42838; f- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; g- *Cyclopes didactylus* AMNH 171297; h- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; i- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 15966; j- *Priodontes maximus* FMNH 25271. Escala = 1 cm.

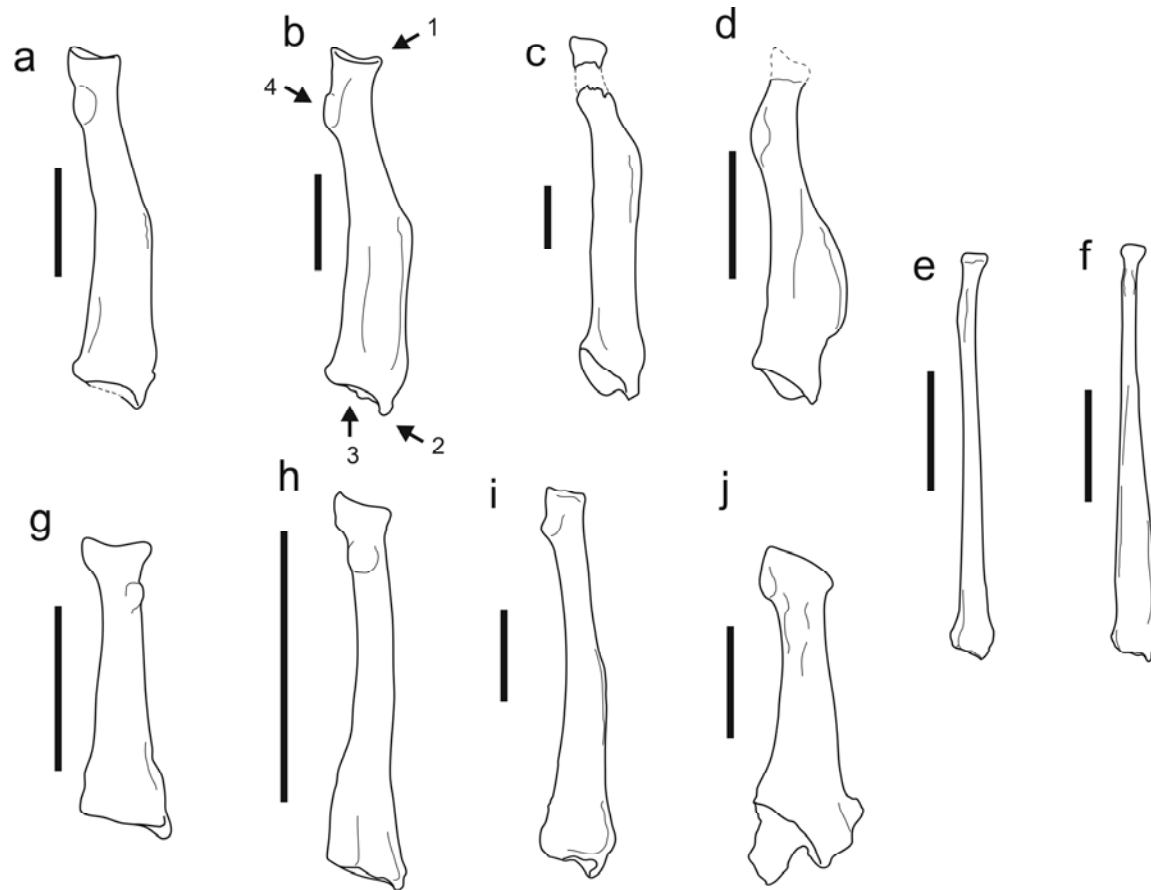


Fig. 6.7. Radios izquierdos en vista medial (interna). a- *Eucholoeops* MPM-PV 3451; b- *Hapalops* MPM-PV 3404; c- *Preprotherium* YPM-VPPU 15345 (radio derecho invertido); d- *Nematherium* FMNH 15893 (radio derecho invertido); e- *Bradypus variegatus* AMNH 42838; f- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; g- *Cyclopes didactylus* AMNH 171297; h- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; i- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 15966; j- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- cabeza radial; 2- proceso estiloides; 3- fosa carpal; 4- tuberosidad bicipital. Escala = 5 cm (excepto en h-, escala = 1 cm.).

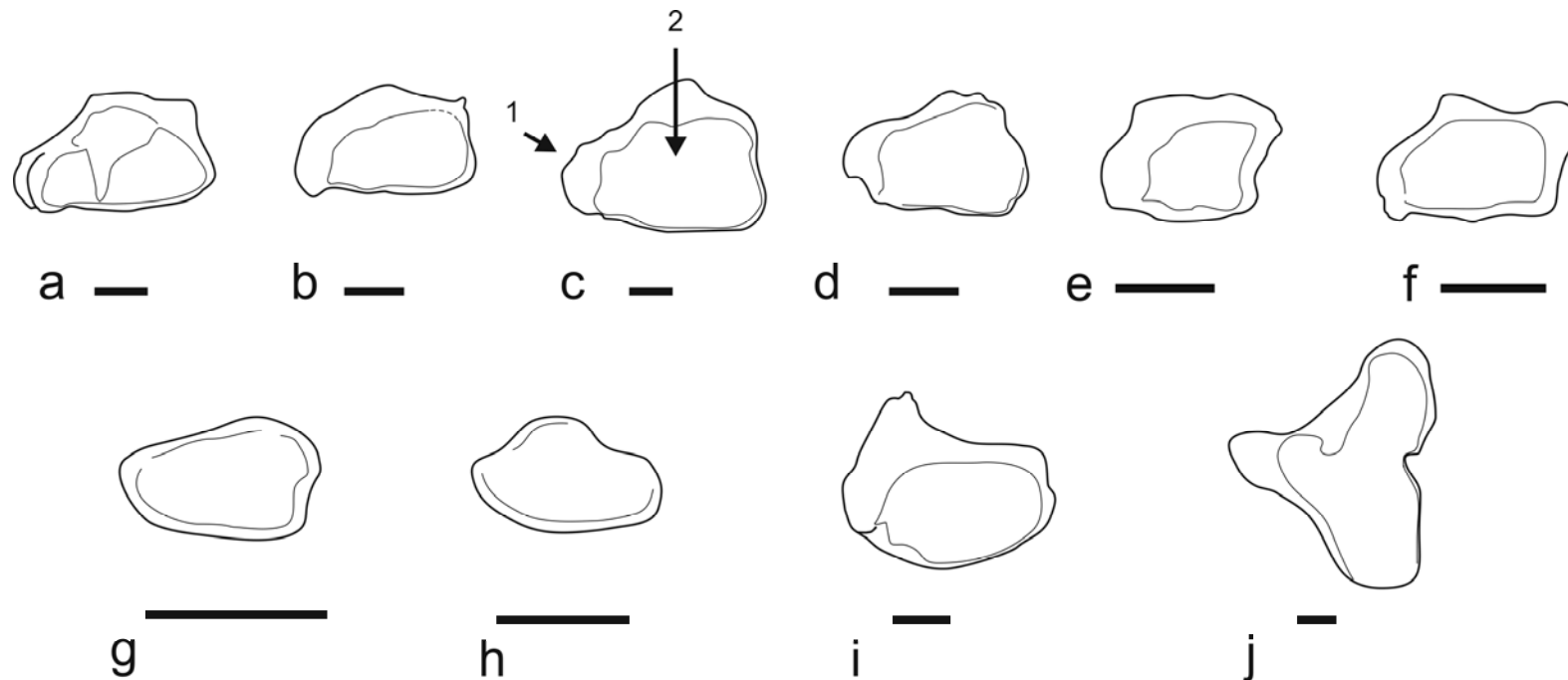


Fig. 6.8. Radios izquierdos en vista distal (ventral), con la cara posterior hacia abajo. a- *Eucholoeps* MPM-PV 3451; b- *Hapalops* MPM-PV 3404; c- *Prepothierium* YPM-VPPU 15345 (radio derecho invertido); d- *Nematherium* FMNH 15893 (radio derecho invertido); e- *Bradypus variegatus* AMNH 42838; f- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; g- *Cyclopes didactylus* AMNH 171297; h- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; i- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 15966; j- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- proceso estiloides; 2- fosa carpal. Escala = 1 cm.

estaría capacitada para la flexión y no para una gran extensión. La foseta para la articulación con el extremo distal de la ulna es triangular y muy somera, indicando que el movimiento de rotación (pronación-supinación) del radio sobre la ulna distal no era usual o al menos no implicaba cargas mecánicas fuertes.

Autopodio anterior (Fig. 5.3, 6.9 y Lám. 10)

Se conservan pocos autopodios articulados en las colecciones antiguas (e.g. *Eucholoeops* FMNH 13125, *Hapalops* FMNH 15523, *Nematherium* FMNH 13129). El espécimen figurado por Scott (1903-1904) como *Hapalops* YPM-VPPU 15171 no pudo ser estudiado debido a que figuraba como perdido en los registros de la colección. Una mano articulada casi completa ha sido recuperada en los trabajos de campo recientes (*Eucholoeops* MPM-PV 3402, Lám. 10).

La articulación zeugopodio-autopodial se daría entre escafoides y semilunar con el radio, por un lado, y entre el cuneiforme y la ulna, por el otro. El contorno proximal en vista palmar de escafoides, semilunar y cuneiforme articulados forma una suave curva convexa que cambia ligeramente a cóncava sobre el borde medial del escafoides. El margen más anterior del escafoides se incurva formando un suave reborde.

El autopodio anterior de los perezosos santacruceses es más bien conservador en su estructura y configuración; es pentadáctilo y con todos los dedos bien desarrollados. Se asemeja más al autopodio de un Vermilingua como *Myrmecophaga* o *Tamandua* que al de los perezosos actuales, presentando todos los elementos característicos de la condición ancestral mamaliana (Polly, 2007), sin fusión, reducción o pérdida de elementos. Los metacarpianos son robustos, especialmente el II y el III. Las tres primeros metacarpianos son más cortos que los demás, un rasgo común a los Pilosa (McDonald, 2003), aunque existe cierta variación en la longitud de los metacarpianos III y IV entre los géneros, como se aprecia en la Lámina 10 (b y c). La primera falange de cada dígito es corta y masiva, con superficies articulares muy desarrolladas en sentido dorso-palmar. La segunda falange es más larga y grácil. Los cinco dígitos portaban falanges ungueales bien desarrolladas, aunque los tres centrales eran los más grandes. La tuberosidad subungueal está muy bien desarrollada en todos los casos.

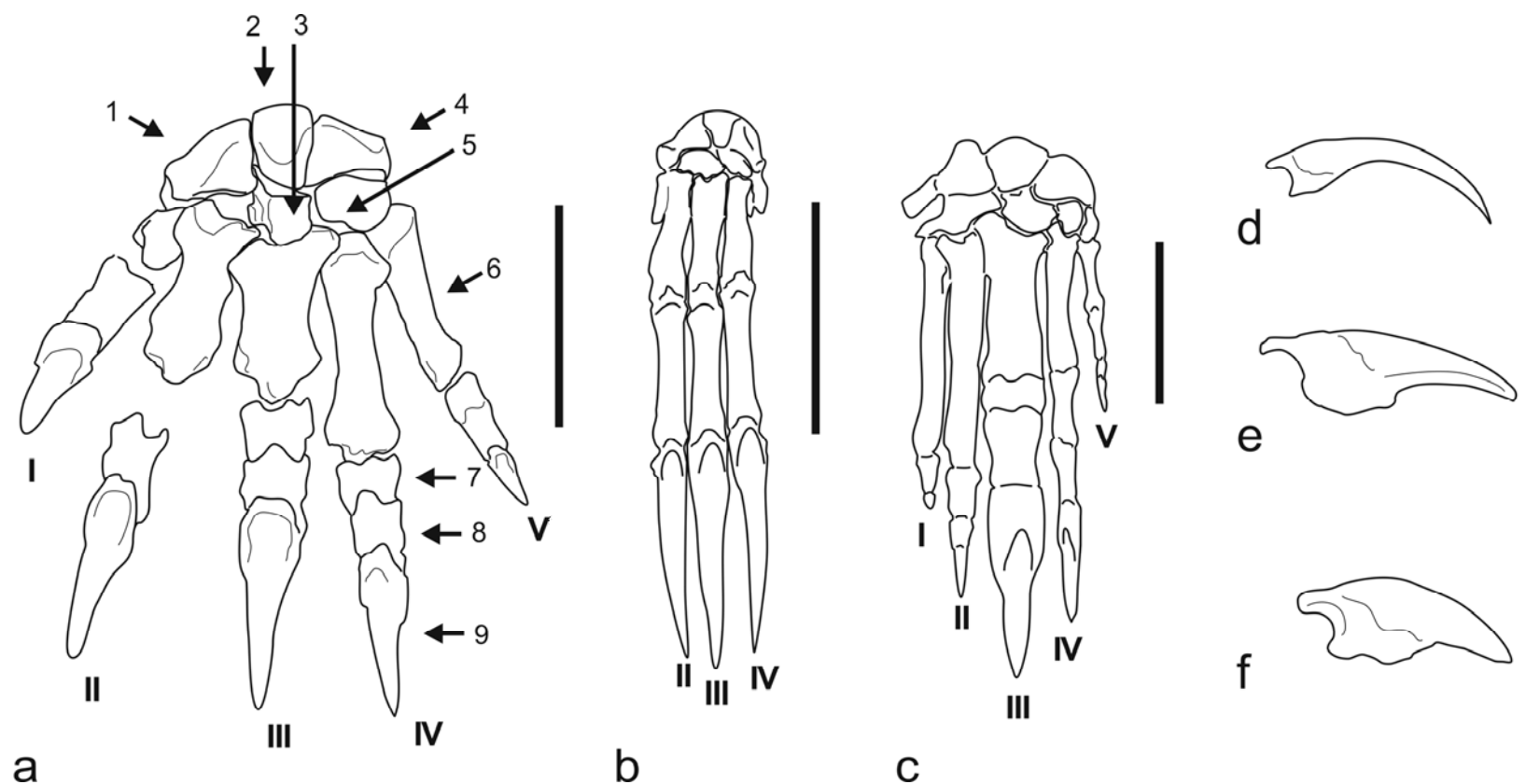


Fig. 6.9. Autopodio anterior, vistas dorsales y falanges en vista lateral. a- mano izquierda generalizada, la imagen fue construida a partir de varios especímenes de *Hapalops*; b- mano izquierda de *Bradypus* AMNH 74137; c- mano izquierda de *Myrmecophaga tridactyla* AMNH 100139; Escala = 5 cm. d- falange ungueal de *Bradypus* AMNH 74137; e- falange ungueal de *Prepotherium* YPM-VPPU 15568; f- falange ungueal de *Eucholoeops* FMNH 13125. 1- cuneiforme; 2- semilunar; 3- magno; 4- escafoides; 5- trapezoide; 6- metacarpiano; 7- falange proximal; 8- falange intermedia; 9- falange ungueal. Escala = 1 cm.

6.1.2. MIEMBRO POSTERIOR Y CINTURA PÉLVICA

Pelvis (Figs. 5.3, 6.10 y 6.11, Lám. 11)

La pelvis de los perezosos santacrucenses muestra una mezcla de características tanto de perezosos actuales como de los Vermilingua. Existen pocos especímenes que conserven pelvis más o menos completa (ver Capítulo 4 Materiales) y corresponden a los géneros *Hapalops*, *Eucholoeops*, *Analcimorphus* y *Schismotherium*. La descripción se ajustará a estos, en principio.

El ilion presenta alas ilíacas planas y anchas como en *Choloepus* (AMNH 9227), aunque el borde formado por la cresta ilíaca es más redondeado, especialmente en *Eucholoeops* (MPM-PV 34003), *Analcimorphus* (YPM-VPPU 15561) y *Schismotherium* (FMNH 13137), mientras que en *Hapalops* (YPM-VPPU 15011) la cresta ilíaca se proyecta lateralmente formando un borde anguloso como en *Myrmecophaga*.

Las ramas isquiádicas dorsales son mucho más robustas que en los perezosos actuales, inclinadas lateralmente y de aproximadamente la mitad de la longitud de la espina ilíaca. La tuberosidad isquiádica es prominente, especialmente en *Analcimorphus*. Las ramas isquiádicas ventrales no se inclinan hacia atrás como en los perezosos actuales, si no hacia adelante como en *Tamandua* y en *Priodontes*. Es interesante notar que en ambos perezosos vivientes la rama isquiádica ventral se encuentra caudalmente inclinada, junto con el pubis y la sínfisis, al tiempo que la rama isquiádica dorsal (incluyendo la tuberosidad isquiádica) es breve, de aproximadamente un tercio de la longitud de la lámina ilíaca (especialmente en *Bradypus*). Configuraciones similares (más allá de la mayor robustez de los elementos) se observan en *Cyclopes* y en menor medida en *Myrmecophaga*, mientras que en *Tamandua*, si bien el isquion es algo más corto que la espina ilíaca (aproximadamente la mitad de su longitud), la rama isquiádica ventral no está tan inclinada caudalmente. Por el contrario, algunos Cingulata como *Priodontes* muestran ramas isquiádicas dorsales lateralmente inclinadas, largas y expandidas y ramas ventrales rostralmente inclinadas.

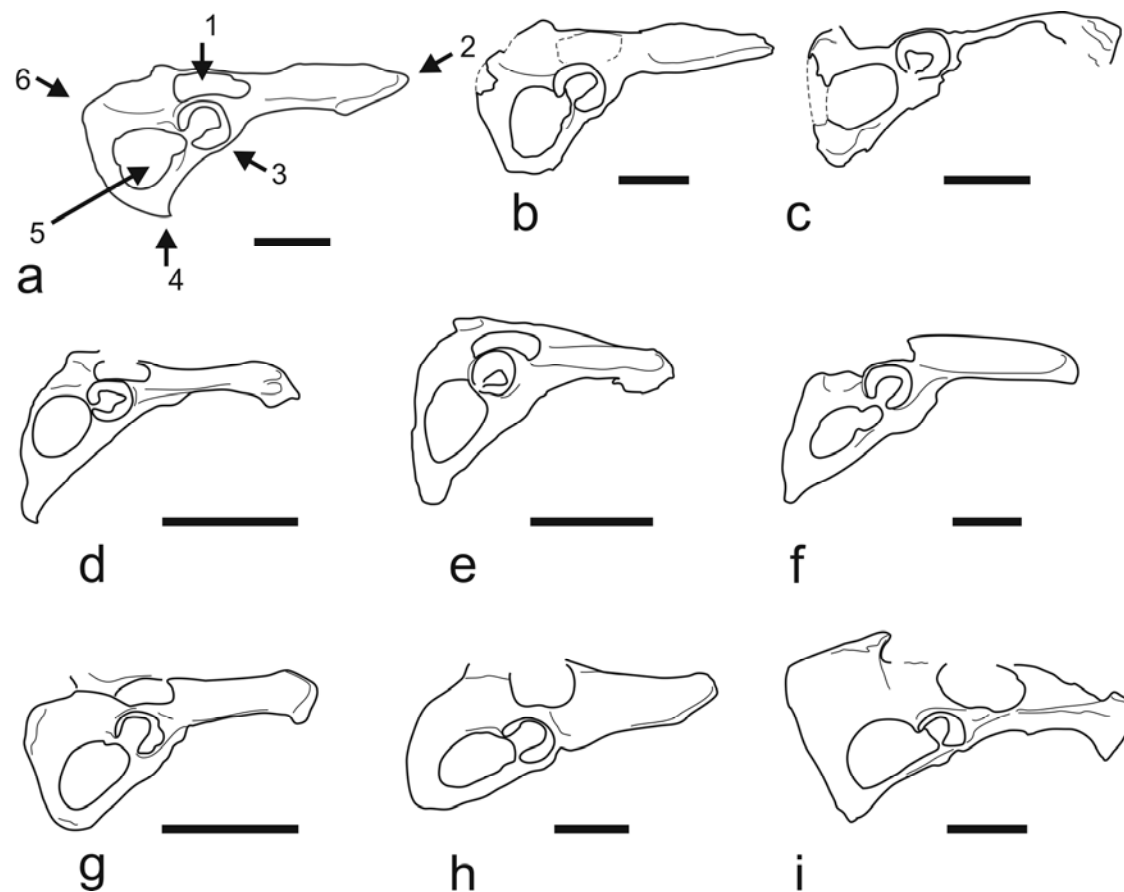


Fig. 6.10. Cinturas pélvicas en vista lateral, se han omitido en parte los elementos vertebrales sacros. a-*Hapalops* YPM-VPPU 15011; b-*Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; c-*Schismotherium* FMNH 13137; d-*Bradypus* AMNH 42838; e-*Choloepus didactylus* AMNH 35483; f-*Cyclopes didactylus* FMNH 81889; g-*Tamandua mexicana* AMNH 23565; h-*Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; i-*Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- ventana isquio-ilio-sacra; 2- cresta iliaca; 3- acetábulo; 4- sínfisis pubiana; 5- ventana obturadora; 6- tuberosidad isquiádica. Escala = 5cm (excepto en f-, escala = 1 cm.).

El pubis es recto e inclinado hacia atrás. Contrariamente a los perezosos actuales y a *Myrmecophaga* y *Cyclopes*, su longitud no excede la de la rama descendente del isquion, asemejándose más a *Tamandua* y *Priodontes*. Al ser ambos pubis rectos, sus extremos ventrales concurren en la sínfisis formando un ángulo agudo, por lo que la cuenca pelviana es más triangular o piriforme en vista ventral que en los perezosos actuales, aunque no tanto como en los *Vermilingua* y *Priodontes*. La sínfisis púbica es fuerte y recta, más larga que en los perezosos actuales y en *Cyclopes*, aunque no tanto como en *Myrmecophaga*, sino más similar a *Tamandua*. En *Analcimorphus* la sínfisis se dispone paralela al sacro, mientras que en *Hapalops* y *Schismotherium* se inclina posteriormente.

El acetábulo está orientado ventralmente en las formas de mayor talla como *Analcimorphus* (similarmente a *Myrmecophaga* o *Priodontes*), aunque también en *Eucholoeops*, mientras que en las de menor talla, como *Hapalops*, muestra mayor lateralización (equivalente a la condición observada en *Tamandua*). En ningún caso el acetábulo llega a estar tan dirigido lateralmente como en ambos perezosos vivientes. La escotadura acetabular para el ligamento *teres femoris* es más amplia que en los perezosos actuales, similar a la que se observa en *Cyclopes*, aunque no tanto como en *Tamandua* y *Myrmecophaga*. Al igual que en los *Vermilingua*, está dirigida posteroventralmente. De este modo, el lóbulo antero-ventral de la faceta articular acetabular está ampliamente separado del lóbulo posterior, de menor tamaño. Además, todos los perezosos santacruceses, independientemente del tamaño, presentan acetábulos de borde ventral abierto, similares a los de *Myrmecophaga* y *Tamandua*, mientras que en *Bradypus*, *Choloepus* y *Cyclopes* el acetábulo presenta un contorno mucho más cerrado.

Fémur (Figs. 5.3, 6.12 y 6.13, Láms. 12 y 13)

El fémur de los perezosos santacruceses es masivo, ancho y aplanado en sentido antero-posterior. En general por su forma recuerda más al fémur de los Cingulata como *Priodontes*, *Chaetophractus* y *Cabassous* que al de los perezosos actuales. Es más masivo en *Prepotherium* (YPM-VPPU 15345) y *Hapalops* (MPM-PV 3467, YPM-VPPU 15520, 15110, 15594), mientras que en *Eucholoeops* (MPM-PV 3403 y AMNH 9241), *Pelecyodon* (AMNH 9240) y *Analcimorphus* (YPM-VPPU 15561) es algo más grácil.

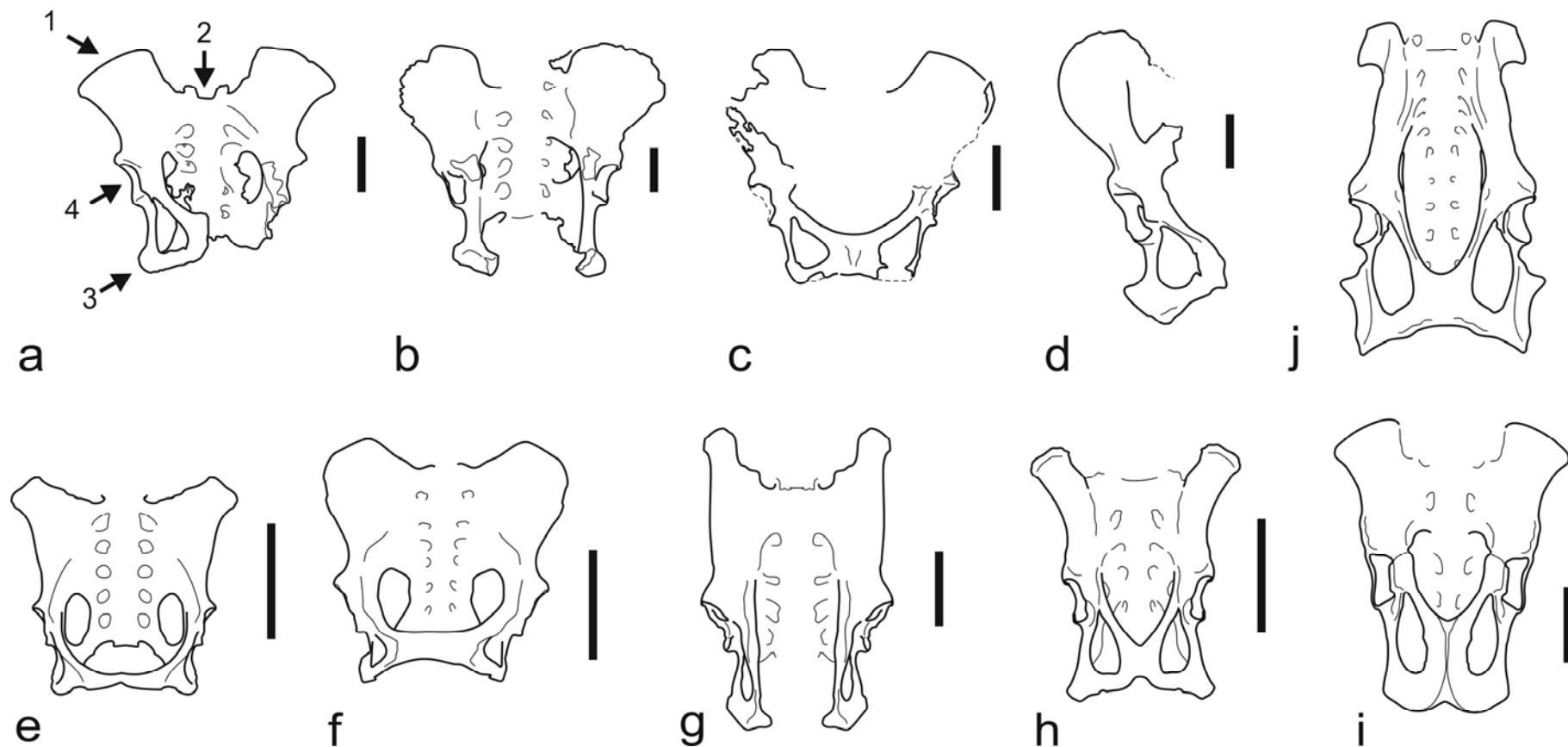


Fig. 6.11. Pelvis en vista ventral. a-*Hapalops* YPM-VPPU 15011; b-*Eucholoeps* MPM-PV 3403; c-*Schismotherium* FMNH 13137; d-*Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; e-*Bradypus* AMNH 42838; f-*Choloepus didactylus* AMNH 35483; g-*Cyclopes didactylus* FMNH 81889; h-*Tamandua mexicana* AMNH 23565; i-*Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; j-*Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- cresta ilíaca, 2- sacro; 3- tuberosidad isquiádica; 4- acetábulo. Escala = 5cm (excepto en g-, escala = 1 cm.).

La epífisis proximal es ancha. La cabeza femoral es hemisférica, como en los Pilosa vivientes y en *Priodontes*, y relativamente grande, indicando que la articulación acetábulo-femoral era muy móvil. El cuello es breve y poco marcado, al igual que en *Choloepus* y en *Priodontes*. En *Hapalops* y en *Prepothierium* la cabeza es ligeramente más sésil que en *Eucholoeps* y *Schismotherium*. En *Hapalops*, además, la superficie articular se extiende sobre la cara dorsal del cuello en dirección del trocánter mayor, indicando que era capaz de abducción femoral extensiva. El ángulo de la cabeza con la diáfisis femoral en el plano medio-lateral varía ligeramente entre los diferentes géneros de perezosos santacruceses, como ya señaló White (1993). La cabeza está en todos los casos inclinada anteriormente respecto a la diáfisis, como en *Choloepus*, *Cyclopes* y *Priodontes*. La *fovea capitis* es grande como en los Vermilingua (aunque sin ser tan profunda), bien desarrollada en todos los casos excepto *Schismotherium*, con un reborde marcado en su borde proximal. En los perezosos actuales apenas se distingue como un área rugosa que se ubica en posición medio-dorsal y ligeramente hacia la cara posterior de la cabeza femoral. En *Hapalops* y *Prepothierium* la *fovea capitis* se acerca más al borde postero-medial de la cabeza que en los demás géneros Santacruceses. En *Analcimorphus* y *Prepothierium* es enorme y de bordes gruesos, ovalada, con el eje mayor en sentido antero-posterior, indicando un ligamento *teres femoris* muy desarrollado, tal como indica la ancha escotadura acetabular.

El trocánter mayor, grande y bien desarrollado como el de *Myrmecophaga*, se proyecta lateralmente y en ningún caso se extiende por encima de la cabeza femoral, sino que su borde más proximal se mantiene siempre por debajo de la misma (excepto en *Prepothierium*), al igual que en los perezosos vivientes, *Tamandua* y *Cyclopes*. En *Prepothierium* el trocánter mayor es más amplio y redondeado que en los demás grupos de perezosos santacruceses y su borde más proximal se sitúa a la altura de la cabeza femoral. El trocánter menor es de forma triangular en vista anterior y protruye medialmente de forma más pronunciada que en los perezosos actuales, similarmente a la condición observada en los armadillos *Priodontes*, *Cabassous*, *Chaetophractus*, mientras que en los Vermilingua apenas es visible en vista anterior. No existen diferencias marcadas con respecto a la posición y tamaño del trocánter menor entre los distintos géneros de perezosos santacruceses, excepto en *Analcimorphus*, dónde pareciera estar más distalmente ubicado con respecto a la cabeza, aunque el espécimen está algo deformado (YPM-VPPU 15561).

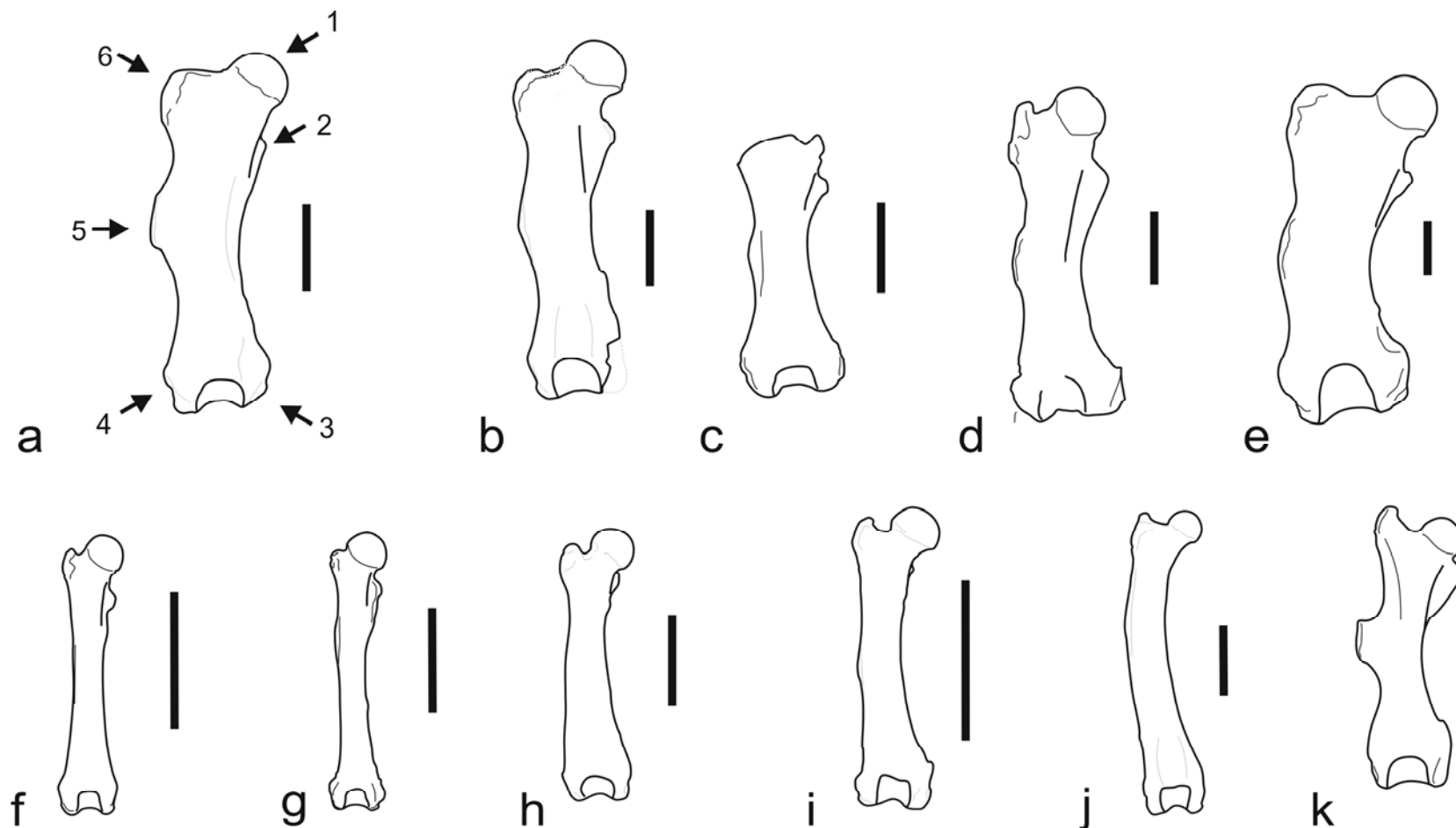


Fig. 6.12. Fémures derechos en vista anterior. a-*Hapalops* YPM-VPPU 15011 (fémur izquierdo invertido); b- *Eucholoeps* MPM-PV 3403; c- *Peleciodon* AMNH 9240; d- *Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; e- *Prepotherium* YPM-VPPU 15345; f- *Bradypus* AMNH 42838; g- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; h- *Cyclopes didactylus* FMNH 81889; i- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; j- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; k- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- cabeza; 2- trocánter menor; 3- epicóndilo medial; 4- epicóndilo lateral; 5- tercer trocánter; 6- trocánter mayor. Escala = 5cm (excepto en h-, escala = 1 cm.).

La fosa inter-trocantérica, sobre la cara posterior del fémur, es ancha y profunda en la base del trocánter mayor, haciéndose más somera conforme se expande medial y distalmente. El margen lateral de la fosa está especialmente bien marcado por el eje óseo que forma la base del trocánter mayor y que está sumamente desarrollado, aún más que en *Myrmecophaga* o *Priodontes*. En la mayoría de los perezosos santacruceses ocupa el primer tercio de la diáfisis, aunque en *Prepootherium* se extiende casi hasta la mitad de la misma.

La diáfisis femoral de los perezosos santacruceses está medio-lateralmente expandida, una condición más similar a *Cyclopes* y *Tamandua* que a los perezosos actuales y *Myrmecophaga*. Aunque en algunos especímenes parte de esta expansión está relacionada con el aplanamiento por estrés litostático durante la fosilización, como es evidente en algunas muestras agrietadas, los ejemplares claramente deformados de este modo no son numerosos. Ésta expansión de la diáfisis es más pronunciada en las formas de mayor tamaño, como *Prepootherium*, mientras que los perezosos de menor talla muestran fémures más gráciles. La expansión medio-lateral podría relacionarse a una sumatoria de tres características, alguna de las cuales se ha discutido previamente: un trocánter mayor de posición baja y lateralmente expandido, un tercer trocánter lateralmente sobresaliente y una epífisis distal amplia. La diáfisis presenta también una ligera curvatura, como en los *Vermilingua* y *Priodontes*. Esta curvatura es más marcada en las formas de fémur más corto y robusto, como *Hapalops* y *Prepootherium*, mientras que en *Eucholoeops*, *Analcimorphus* y *Peleciodon* la diáfisis es algo más recta. Dentro del género *Hapalops* se registra cierta variabilidad: *H. ponderosus* (YPM-VPPU 15520) muestra un fémur algo más robusto que las otras especies del género.

La naturaleza del tercer trocánter, amplio, sobresaliente y ubicado aproximadamente en la mitad de la diáfisis, recuerda fuertemente el de los Cingulata (*Priodontes*, *Cabassous*, *Chaetophractus*). En ningún caso se fusiona con el epicóndilo femoral lateral o con el trocánter mayor como en otros perezosos fósiles (véase McDonald, 2003). En *Prepootherium* es más extenso y se encuentra en una posición ligeramente más distal que en los demás géneros. La cresta rugosa que remata su borde lateral es recta en *Hapalops* y suavemente redondeada en las otras formas.

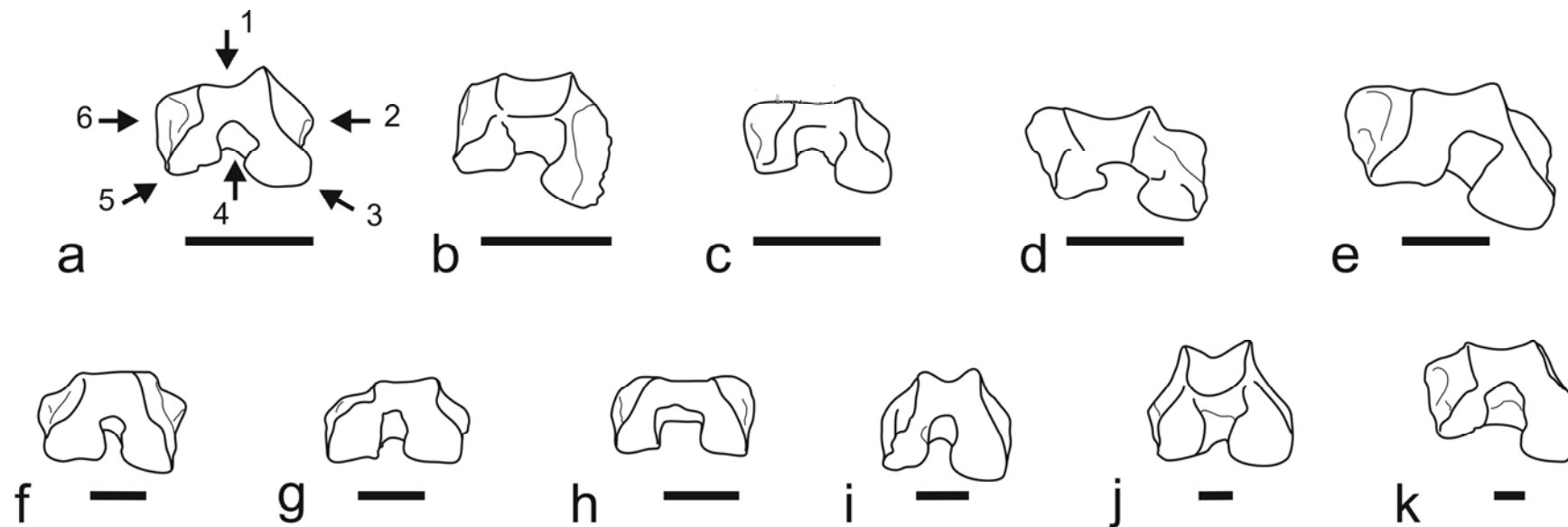


Fig. 6.13. Fémures derechos en vista distal, la cara anterior hacia arriba. a-*Hapalops* YPM-VPPU 15011 (fémur izquierdo invertido); b- *Eucholoeps* MPM-PV 3403; c- *Peleciodon* AMNH 9240; d- *Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; e- *Prepothierium* YPM-VPPU 15345; Escala = 5 cm. f- *Bradypus* AMNH 42838; g- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; h- *Cyclopes didactylus* FMNH 81889; i- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; j- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; k- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- surco patelar; 2- epicóndilo medial, 3- cóndilo medial; 4- fosa intercondilar; 5- cóndilo lateral; 6- epicóndilo lateral. Escala = 1 cm.

La epífisis distal del fémur de los perezosos santacruceses es amplia medio-lateralmente y deprimida en sentido antero-posterior. Los cóndilos articulares son de diferente tamaño: el cóndilo medial presenta un diámetro antero-posterior mayor que el lateral en la mayoría de las formas, aunque *Analcimorphus* y algunos especímenes de *Hapalops* presentan cóndilos subiguales, como en los perezosos actuales. Sin embargo, dichos especímenes evidencian un mayor grado de deformación por carga litostática, bajo la forma de aplastamiento antero-posterior, por lo que el patrón recién descrito podría deberse a esta deformación tafonómica. En vista distal los cóndilos están separados por una fosa intercondilar ancha, casi del ancho del cóndilo medial, como la que se observa en *Priodontes* y en *Tamandua*. La fosa es proporcionalmente más ancha en *Eucholoeops*, algo menos en *Hapalops* y *Analcimorphus* y más estrecha en *Prepotherium*. Los cóndilos no se disponen terminalmente sobre la cara distal de la epífisis como en *Bradypus*, sino que se encuentran bastante inclinados posteriormente como en *Choloepus*, *Tamandua* y *Priodontes*. El surco rotuliano es ancho y somero, mostrando una condición comparable a la de los perezosos actuales y *Vermilingua* como *Tamandua* y *Cyclopes* y hasta, cierto punto, comparable también a la de *Priodontes*.

Es de notar que en algunas formas, como *Prepotherium*, *Analcimorphus* y algunos especímenes de *Hapalops*, la cresta medial (labio interno) del surco es más pronunciada que la lateral, una característica posiblemente relacionada con la excursión lateral del fémur. Por otro lado, *Eucholoeops* y algunos especímenes de *Hapalops* muestran surcos rotulianos más bajos y de labios más simétricos.

La patela o rótula es de contorno subtriangular en vista anterior y de buen desarrollo, con un ápice distal bastante pronunciado.

Tibia (Figs. 5.4, 6.14, 6.15 y 6.16; Láms 15 y 16)

La tibia de los perezosos santacruceses es corta en comparación con el fémur, robusta y curvada tanto en el plano medio-lateral como en el plano antero-posterior, como en los perezosos actuales, *Cyclopes* y los cingulados *Priodontes* y *Chaetophractus*. La tibia y la fibula no co-osifican como en estos armadillos, si no que mantienen una relación articular estrecha.

La epífisis proximal es ancha y comprimida antero-posteriormente, con una tuberosidad tibial breve y poco protuberante, no muy diferente de la de las formas actuales, aunque

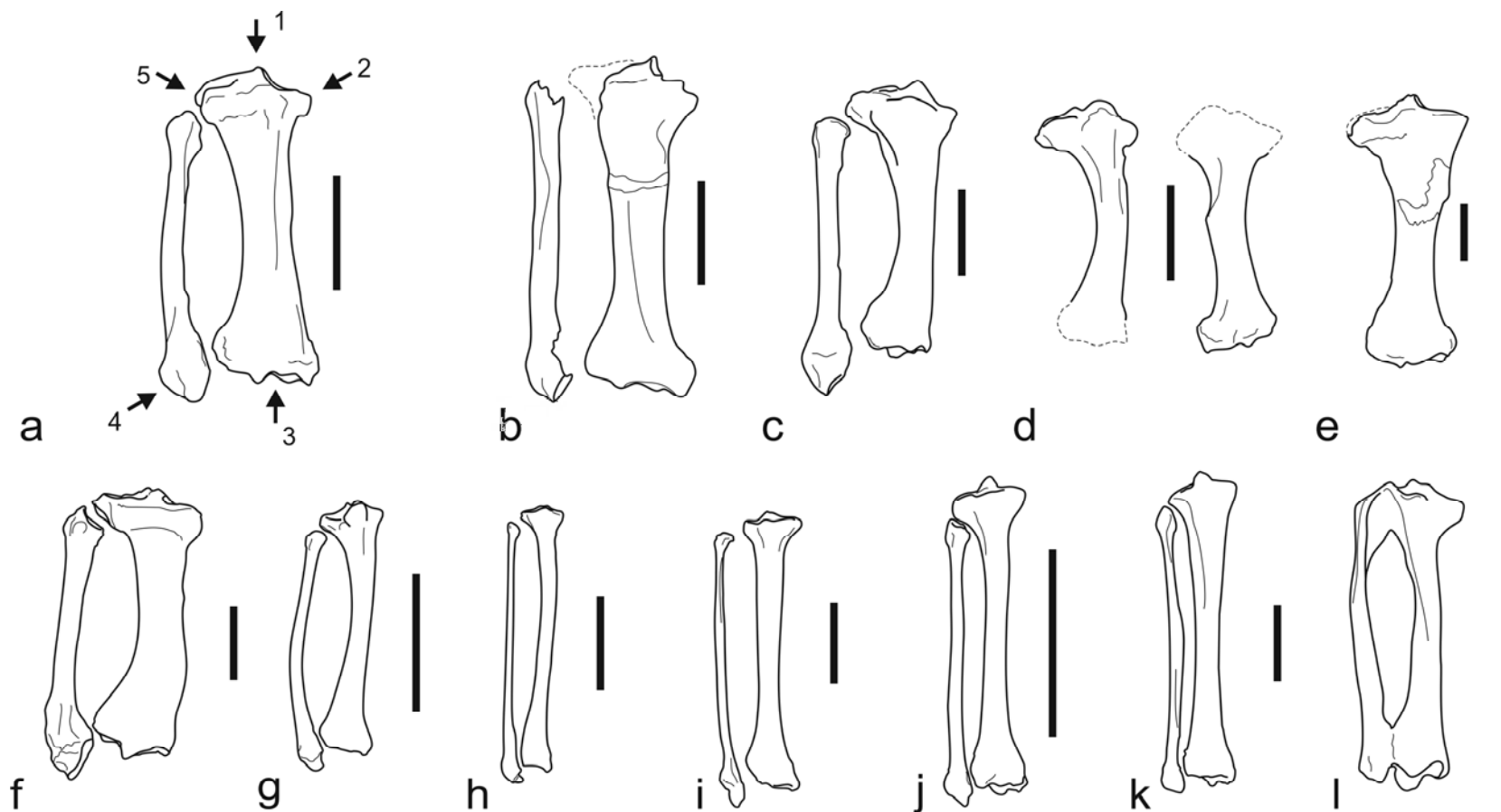


Fig. 6.14. Tibias y fibulas derechas en vista anterior. a-*Hapalops* YPM-VPPU 15045 (fibula izquierda invertida); b- *Eucholoeops* MPM-PV 3403 (tibia) y FMNH 13125 (fibula); c- *Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; d- *Pelecyodon* AMNH 9240; e- *Preprotherium* YPM-VPPU 15345 (tibia izquierda invertida); f- Mylodontidae indet. MPM-PV 3406 (tibia y fibulas izquierdas invertidas); g- *Bradypus* AMNH 74136; h- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; i- *Cyclopes didactylus* AMNH 171297; j- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; k- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; l- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- eminencia intercondiloidea; 2- cóndilo o faceta medial; 3- faceta astragalar; 4- maléolo fibular; 5- cóndilo o faceta lateral. Escala = 5 cm. (excepto en i- escala = 1 cm.).

existe cierta variabilidad. *Hapalops* y *Prepothorium* (YPM-VPPU 15345) tienen una tuberosidad tibial más aplanada, ancha y lateralmente expandida, mientras que en *Peleciodon* (AMNH 9240) y *Analcimorphus* (YPM-VPPU 15561) es menos aplanada. En estos dos últimos taxones, la tuberosidad es más acuminada y proyectada anteriormente, especialmente en *Analcimorphus*. Los cóndilos tibiales muestran una morfología muy similar a los de *Priodontes*: los cóndilos mediales son cóncavos y aplanados, mientras que los cóndilos laterales son ligeramente más convexos y están ubicados en diferentes niveles, siendo el medial más bajo que los laterales. La superficie postero-lateral para el tendón del *m. popliteus* presenta un buen desarrollo, tanto como para permitir el deslizamiento de una osificación sesamoidea. *Prepothorium* y el milodóntido MPM-PV 3406 tienen un cóndilo lateral mayor y más plano, mientras que en *Analcimorphus* y *Hapalops* es mucho más convexo.

La diáfisis tibial, como se mencionó previamente, muestra una fuerte curvatura lateral. La curvatura es más pronunciada en *Analcimorphus*, los milodóntidos y algunas especímenes de *Hapalops* (FMNH 13130 y FMNH 13123), mientras que en *Prepothorium* y *Eucholoeops* (MPM-PV 3403) la diáfisis tibial es algo más recta, especialmente en el segundo género. *Peleciodon* también exhibe una diáfisis curvada como en *Hapalops*.

La epífisis distal es también amplia y masiva en todos los casos. El maléolo tibial es muy reducido y no posee superficies articulares como en *Priodontes*, aunque desarrolla en su aspecto postero-medial una fuerte tróclea (sulco maleolar de la anatomía humana) con al menos dos surcos profundos y visibles para algunos de los músculos extensores de la articulación astrágalo-tibial.

La faceta astragalar es en general de forma redondeada y ligeramente subtriangular, con el ápice dirigido medialmente. Es más triangular en *Peleciodon*, los milodóntidos y *Analcimorphus*, mientras que en *Prepothorium*, *Hapalops* y *Eucholoeops* es más cuadrangular. Su borde anterior presenta una fuerte eminencia producida por un proceso que articula con el surco medio de la tróclea astragalar y serviría como tope articular en flexión, contactando con una profunda cavidad existente en la cara anterior de la tróclea astragalar, justo en la base de la cabeza astragalar. El borde lateral de la faceta astragalar es casi recto y forma un borde neto con la faceta tibial fibular. El borde posterior se extiende como un labio, más desarrollado medialmente, contra el cual desliza la mitad posterior de la tróclea astragalar, como en

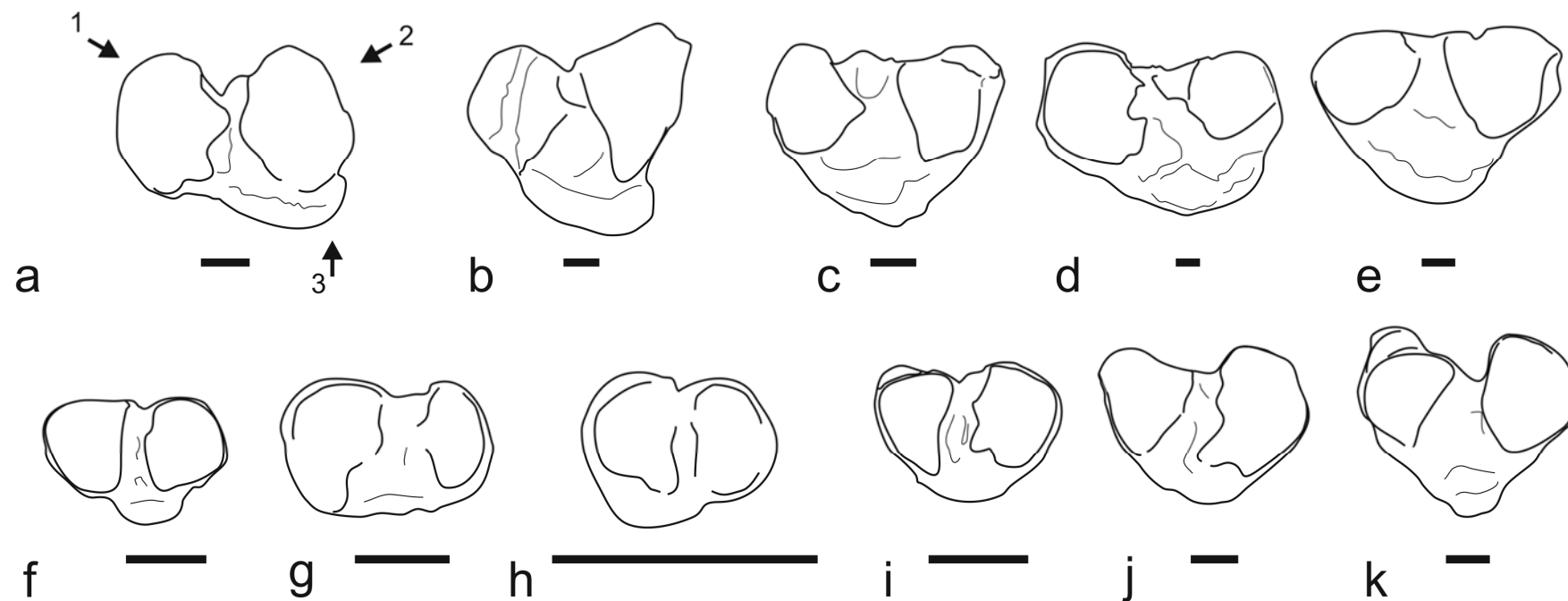


Fig. 6.15. Tibias derechas en vista proximal, la cara anterior hacia abajo. a-*Hapalops* YPM-VPPU 15045; b- *Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; c- *Pelecycodon* AMNH 9240; d- *Preotherium* YPM-VPPU 15345 (tibia izquierda invertida); e- Mylodontidae indet. MPM-PV 3406 (tibia izquierda); Escala = 5 cm. f- *Bradypus* AMNH 74136; g- *Choloepus didactylus* AMNH 35483; h- *Cyclopes didactylus* AMNH 171297; i- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; j- *Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; k- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- cóndilo o faceta lateral; 2- cóndilo o faceta medial; 3- tuberosidad tibial. Escala = 1 cm.

Priodontes, *Myrmecophaga*, *Tamandua* y *Bradypus*. Este labio postero-medial está bien desarrollado en *Prepothierium*, el milodóntido MPM-PV 3406 y *Hapalops*. Un rasgo notable es la ligera inclinación lateral de la faceta articular astragalar. El eje de rotación astrágalo-tibial se dispondría algo inclinado hacia el exterior, como se ve en los perezosos actuales y en *Cyclopes*, en parte debido a la curvatura de la diáfisis tibial y en parte por la diferencia de tamaño existente entre los cóndilos astragales medial y lateral (*vide infra*).

Fíbula (Figs. 5.4 y 6.14, Lám. 16)

Los perezosos santacruceses presentan una fíbula recta como la de *Choloepus* y *Tamandua*. Es robusta en comparación con la tibia, más similar a *Priodontes* que a la de los perezosos actuales. La epífisis proximal muestra una faceta articular elipsoidal que articula con una faceta correspondiente de la tibia. La epífisis distal es enorme, exhibiendo un maléolo lateral o fibular sumamente desarrollado, como en *Priodontes* y en los perezosos actuales. La faceta articular con la tibia es plana y su contacto es sumamente ajustado, lo cual indica escasas capacidades de rotación de la fíbula con respecto a la tibia. La faceta articular para la superficie ectal del astrágalo es notable por su tamaño, plana y de forma semilunar. Al igual que en otros Xenarthra (McDonald, 2003), no existe articulación fibulo-calcaneal.

Autopodio posterior (Figs. 5.4, 6.17, 6.18 y 6.19, Láms. 12, 13 y 14)

El autopodio posterior de los perezosos santacruceses, al igual que el anterior, es algo conservador en su estructura: pentadáctilo y no evidencia pérdida, reducción o fusión de elementos, es decir, se asemeja superficialmente al autopodio generalizado de mamíferos (Polly, 2007). Su estilo de apoyo sobre el sustrato, como se verá después, era probablemente plantígrado.

El astrágalo es estrecho en comparación al de los *Vermilingua* y *Priodontes*, *Cabassous* y *Chaetophractus*, asemejándose más al de los perezosos actuales. La tróclea astragalar es asimétrica. El cóndilo medial es corto, pequeño y redondeado, mientras que el lateral muestra un mayor diámetro antero-posterior. En *Analcimorphus* (YPM-VPPU 15561), *Nematherium* (YPM-VPPU 15965), el milodóntido MPM-PV 3406 y *Pelecycodon* (FMNH 12062), la diferencia entre ambos cóndilos es más pronunciada (más parecida a la condición observada en perezosos plio-pleistocenos). Sin embargo, ninguno de ellos

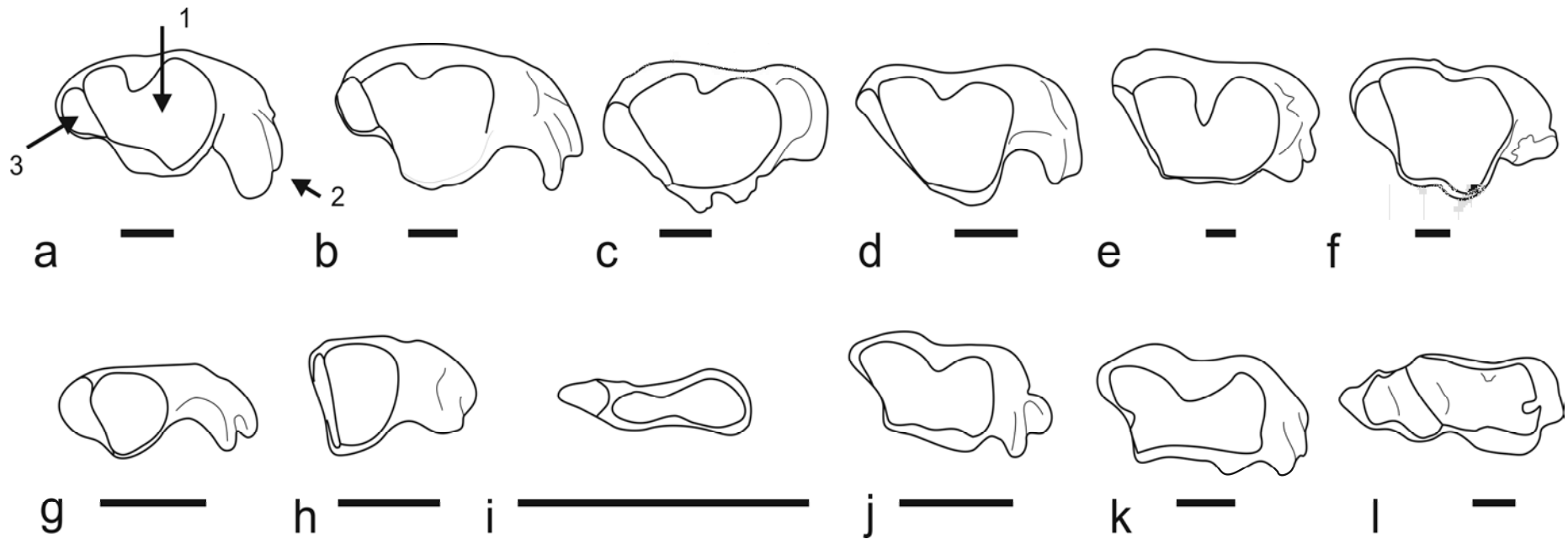


Fig. 6.16. Tibias derechas en vista distal, la cara anterior hacia arriba. a-*Hapalops* YPM-VPPU 15045; b-*Eucholoeops* MPM-PV 3403 (tibia); c-*Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; d-*Pelecycodon* AMNH 9240; e-*Prepothierium* YPM-VPPU 15345 (tibia izquierda invertida); f- Mylodontidae indet. MPM-PV 3406 (tibia izquierda invertida); g-*Bradypus* AMNH 74136; h-*Choloepus didactylus* AMNH 35483; i-*Cyclopes didactylus* AMNH 171297; j-*Tamandua mexicana* AMNH 23565; k-*Myrmecophaga tridactyla* FMNH 26563; l-*Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- faceta astragalar; 2- tróclea para tendones flexores; 3- faceta fibular distal. Escala = 1 cm.

evidencia la conformación observada en los perezosos pleistocenos (un cóndilo lateral en forma de disco y uno medial más pequeño y subsférico), ni la de los perezosos actuales (una tróclea simple, de morfología discoidea). La faceta ectal es plana, de forma semilunar y ortogonal a la superficie articular del cóndilo troclear lateral. En su extremo más postero-ventral presenta una escotadura o depresión rugosa, similar a la que puede observarse en los *Vermilingua* y en *Choloepus*, aunque no tan desarrollada como en este perezoso. Dicha depresión posiblemente alojaba el ligamento talocalcaneal lateral, que conecta la faz lateral del astrágalo con la superficie dorsal del calcáneo. La faceta ental es muy reducida, limitándose al borde medial del cóndilo troclear medial. Ventralmente a la misma existe un área rugosa producto del origen del ligamento talo-tibial posterior.

La cabeza astragalar es corta, ancha y cóncava (como en otros *Pilosa*, mientras que en *Priodontes* es convexa), medio-lateralmente orientada, especialmente en *Peleciodon* y *Analcimorphus*. En vista distal es ovoide, con el ápice dirigido lateralmente. Posee un borde medial bien desarrollado con una superficie articular para el labio navicular medial, lo cual indica cierta capacidad de rotación del navicular sobre la cabeza astragalar, relacionada con la acción del *m. tibialis posterior*. Por otra parte, la cabeza astragalar es más elíptica en los perezosos santacruceses que la de los actuales y de los *Vermilingua* (en los que es casi circular), asemejándose más a la de *Priodontes* y *Cabassous*.

Al contrario que en *Bradypus* y *Choloepus*, la cabeza astragalar presenta un cuello sumamente corto (podría calificarse como sésil), un rasgo típico de formas plantígradas (Carrano, 1997). La cabeza astragalar, además, se dispone en vista distal de forma paralela al plano troclear en *Hapalops*, *Peleciodon* y *Schismotherium*, mientras que en *Nematherium* se dispone con el ápice inclinado hacia arriba, es decir oblicuamente respecto al plano troclear. La orientación de la cabeza astragalar con la tróclea se ha considerado un indicador de la postura y la disposición de los pies (Carrano, 1997). Es interesante que *Nematherium* posee una cabeza astragalar más oblicua, como *Priodontes*, mientras que el resto de los perezosos santacruceses y los *Pilosa* actuales tienen cabezas paralelas al plano del cóndilo. La faceta calcaneal posterior es de forma semilunar y se dispone de forma oblicua al eje antero-posterior del astrágalo, como en *Choloepus*, con su borde convexo hacia el lado medial y ambos ápices contactando con el borde ventral de la faceta ectal. La faceta astragalar

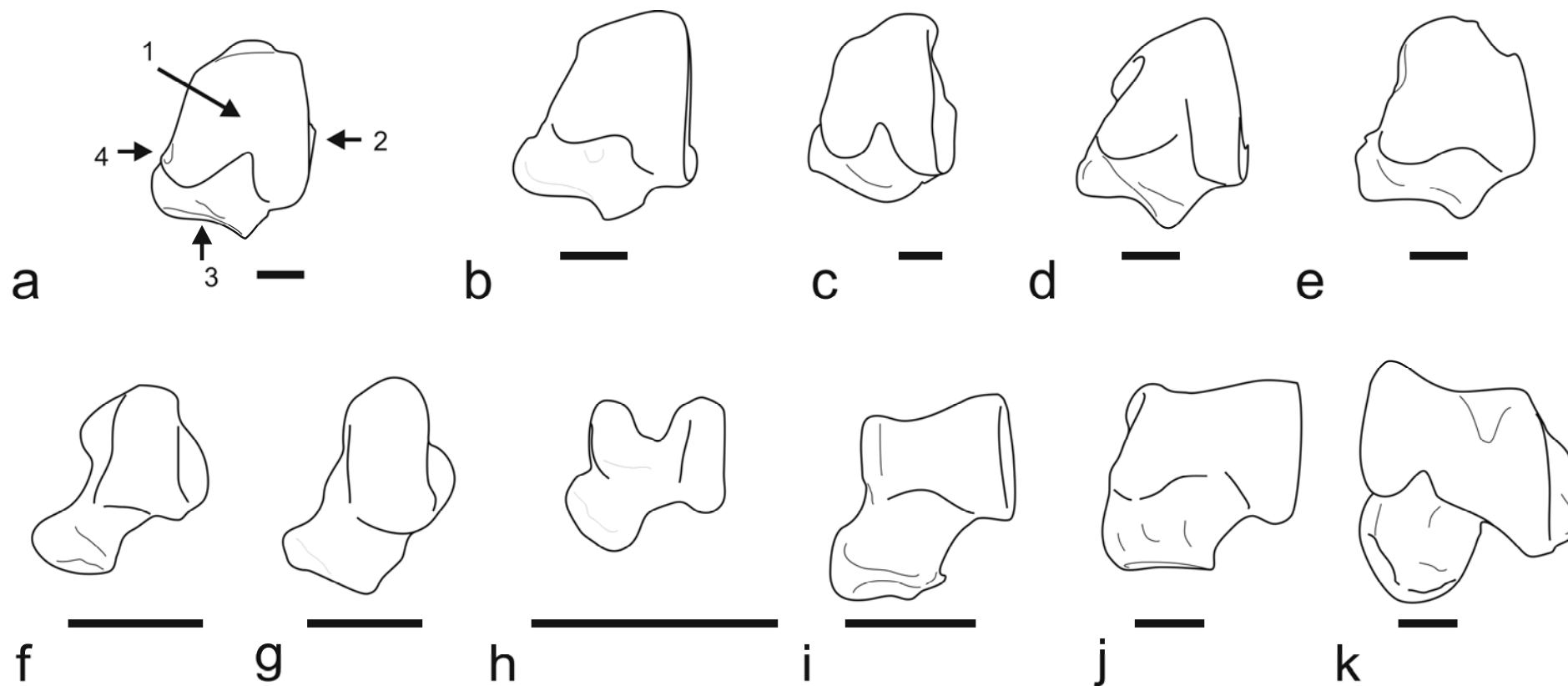


Fig. 6.17. Astrágalos izquierdos en vista dorsal, la cara anterior hacia abajo. a-*Hapalops* YPM-VPPU 15523; b- *Schismotherium* FMNH 13137; c- *Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; d- *Peleciodon* FMNH 12062; e- *Nematherium* YPM-VPPU 15965 ; f- *Bradypus* AMNH 42838; h- *Choloepus didactylus* AMNH 139772; i- *Cyclopes didactylus* FMNH 81889; j- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; k- *Myrmecophaga tridactyla* MLP 8-X-01-9; l- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- superficie troclear astragalar; 2- faceta ectal; 3- cabeza, 4- faceta ental. Escala = 1 cm.

sustentacular se encuentra separada de la calcaneal posterior, al igual que en *Bradypus*, *Tamandua* y *Priodontes*. Entra ambas facetas existe en todas los géneros un surco profundo, que alojaba el ligamento interóseo talo-calcaneal. La faceta sustentacular presenta una orientación bastante particular, ubicándose sobre la cara posterior del borde medio-ventral sobresaliente de la cabeza astragalar. Esta configuración se asemeja a la de *Tamandua*, aunque la faceta se dispone casi vertical en relación al eje antero-posterior del astrágalo, especialmente en *Nematherium* y *Hapalops*.

El calcáneo tiene una morfología bastante particular. El túber calcáneo es grande, masivo y bien desarrollado y está expandido medio-lateralmente, sobre todo en *Hapalops* (YPM-VPPU 15523, FMNH 13123, entre otros) y *Analcimorphus* (YPM-VPPU 15561), en los que adopta una forma de ala dirigida medio-ventralmente (Fig. 6.18). Tal expansión incrementaría la superficie de apoyo del talón contra el sustrato respecto a lo descrito para otros mamíferos (Lessertisseur y Saban, 1971), además de ofrecer una extensiva superficie de inserción para el *m. gastrocnemius*, el *m. soleus* y el *m. plantaris*. La faceta astragalar posterior es convexa y orientada en sentido antero-posterior. El segmento del cuerpo calcaneal anterior a la faceta astragalar posterior es corto (rasgo considerado como indicador de plantigradía; Carrano, 1997) y presenta una depresión marcada, sitio de anclaje del ligamento interóseo. La faceta cuboidal se encuentra algo orientada medialmente, mientras que la faceta sustentacular se ubica casi perpendicular al eje antero-posterior del elemento, quedando casi en vista anterior. Cuando los elementos se disponen en articulación, la geometría de la articulación astrágalo-calcaneal sugiere una movilidad relativa sumamente reducida entre ambos elementos, sobre todo debido a la orientación de la faceta sustentacular, que oficia de tope para el desplazamiento del astrágalo en sentido antero-posterior.

El navicular es redondeado. Su faceta astragalar proximal es convexa y, al menos en parte, su borde medial forma un grueso labio o reborde sobre el cual se insertaría el ligamento calcáneo-navicular. La cara posterior de este reborde presenta una superficie articular que desliza sobre el borde medial de la cabeza astragalar, indicando que era usual que el navicular rotara sobre la cabeza astragalar, permitiendo ligeros movimientos de inversión-eversión de los dígitos I y II y posiblemente también del III.

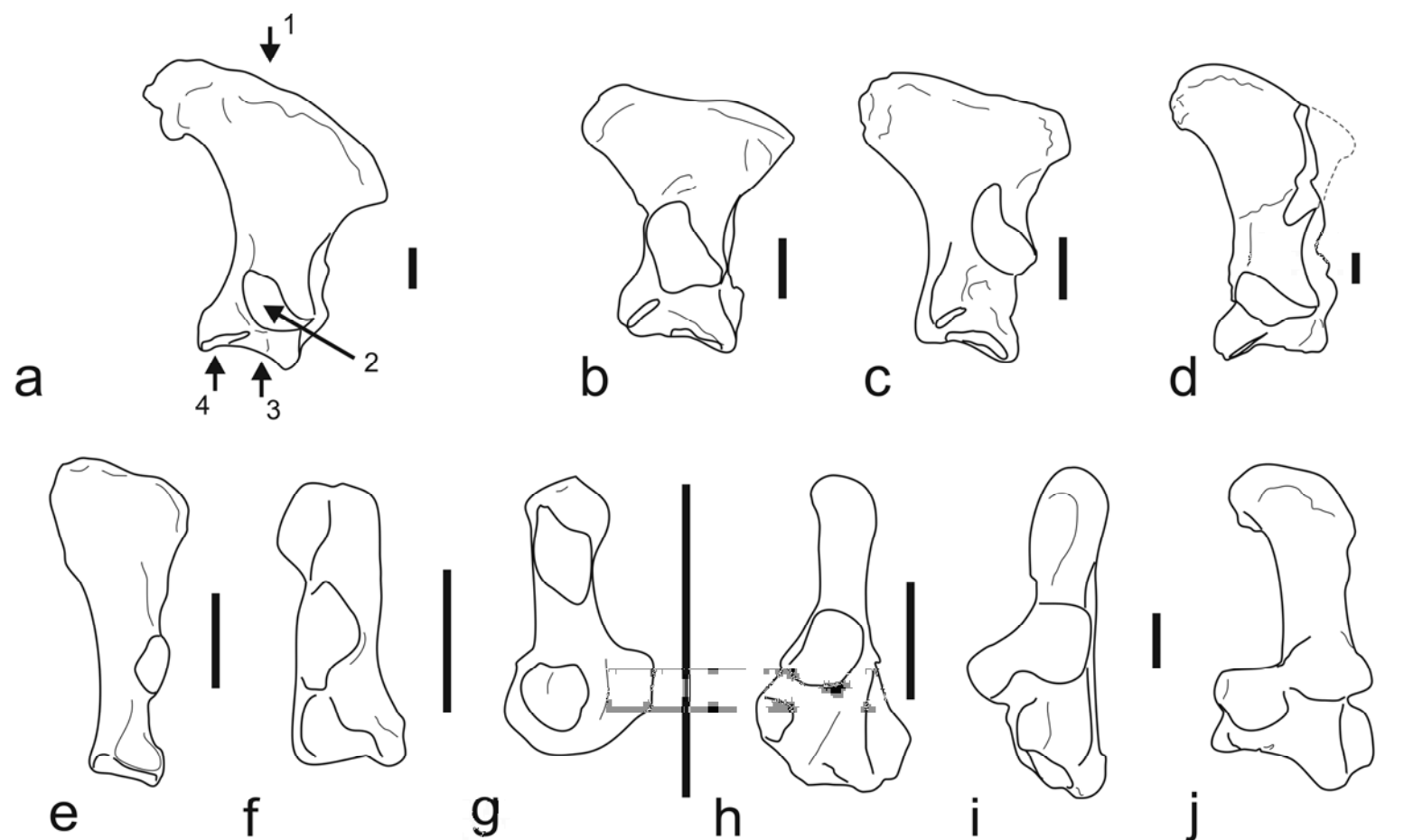


Fig. 6.18. Calcáneos izquierdos en vista dorsal. a-*Hapalops* YPM-VPPU 15523; b- *Schismotherium* FMNH 13137 (calcáneo derecho invertido); c- *Pelecypodon* FMNH 12062; d- Mylodontidae indet. MPM-PV 3406; e- *Nematherium* YPM-VPPU 15965; f- *Bradypus* AMNH 42454; h- *Choloepus didactylus* AMNH 139772; i- *Cyclopes didactylus* FMNH 81889; j- *Tamandua mexicana* AMNH 23565; k- *Myrmecophaga tridactyla* MLP 8-X-01-9; l- *Priodontes maximus* FMNH 25271. 1- túber calcáneo, 2- faceta ectal; 3- faceta cuboidal; 4- faceta sustentacular. Escala = 1 cm.

El resto del autopodio es de estructura bastante similar al autopodio generalizado mamaliano (véase Polly, 2007). El cuboide y los cuneiformes son más bien cuadrangulares y ligeramente comprimidos en sentido antero-posterior. Los metatarsales I, II y III son más cortos que el IV y el V, especialmente el III, aunque muy robustos. El metatarsal V presenta el borde lateral de su epífisis proximal expandido en forma de ala, incrementando su superficie de apoyo y otorgando espacio de inserción adicional a músculos y ligamentos (*vide infra*). Las falanges son cortas y masivas, especialmente las falanges proximales de los tres primeros dígitos, un rasgo común a todos los Pilosa (McDonald, 2003). En todos los casos las falanges proximales articulan con los metatarsales de forma muy ajustada, limitando los movimientos a la flexión-extensión. Las falanges ungueales de los dedos II y III son las más desarrolladas, sin presentar una curvatura marcada y siempre con un tubérculo subungueal sumamente desarrollado.

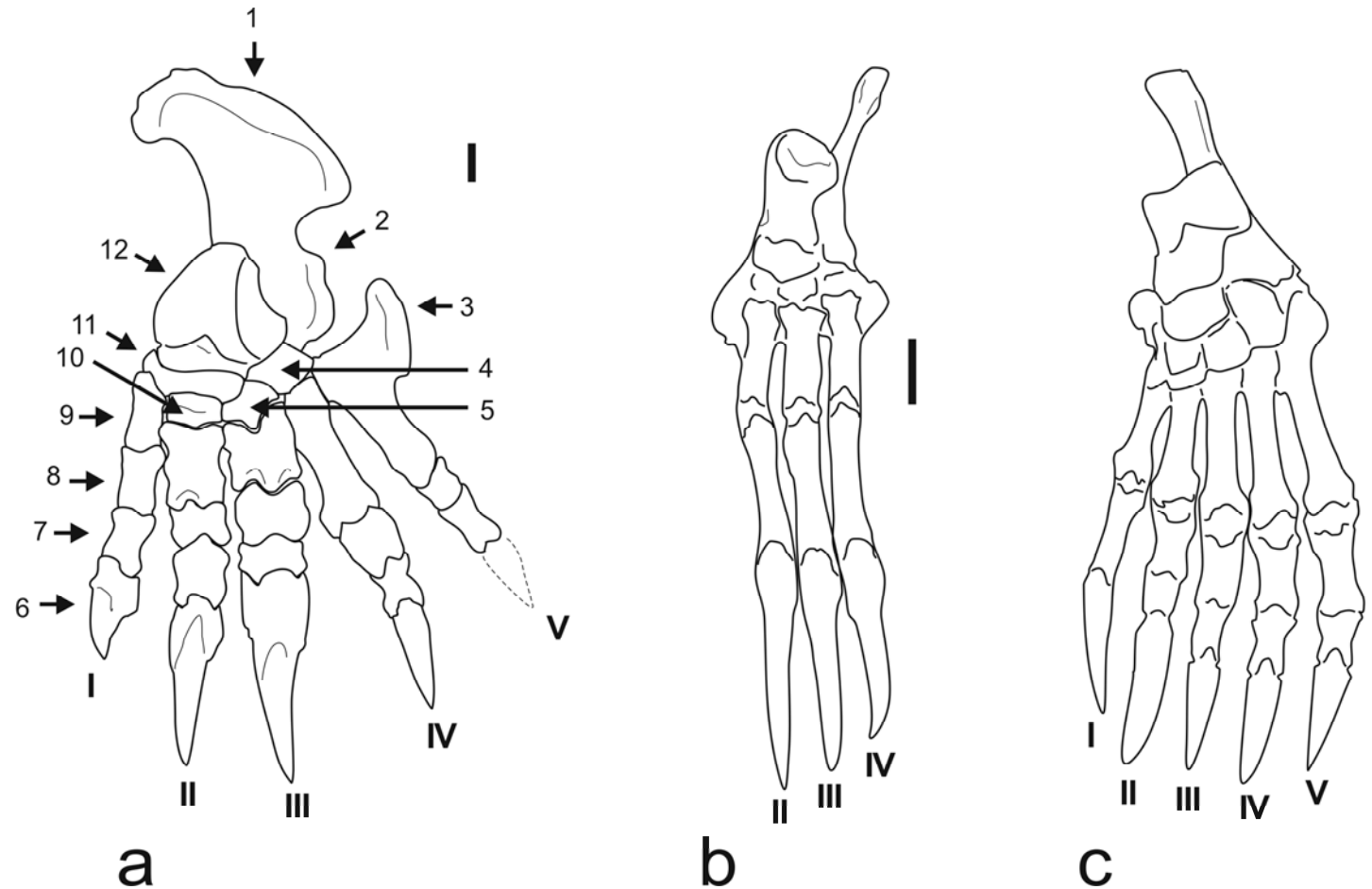


Fig. 6.19. Autopodio posterior izquierdo en vista dorsal. a- Pie generalizado, imagen elaborada a partir de varios especímenes de *Hapalops* (fundamentalmente YPM-VPPU 15523); b- *Bradypus* AMNH 97315; c- *Tamandua* AMNH 23437. 1- calcáneo; 2- tróclea para los tendones flexores; 4- cuboides; 5- cuneiforme lateral; 6- falange ungual; 7- falange proximal; 8- metatarsiano; 9- cuneiforme medial; 10- cuneiforme central; 11- navicular, 12- astrágalo. Escala = 1 cm.

6.2. RECONSTRUCCIÓN DE TEJIDOS BLANDOS

Las reconstrucciones de la musculatura del esqueleto apendicular se realizaron de forma comparativa (ver Capítulo 5, Metodología), basándose en los estudios previos sobre la musculatura de los xenartros actuales (Macalister 1875; Humphry, 1869; Windle y Parsons, 1899; Taylor, 1978; Mendel, 1981a y b). En el Capítulo 5 se incluyó, además, una tabla (Tabla 5.1) en la cual se resumen las características principales de cada músculo considerado. Para una sinopsis de la musculatura apendicular en los Pilosa véase el Apéndice I. También se optó por la utilización del término “entesis” para hacer referencia a las estructuras óseas desarrolladas en los sitios de origen e inserción de músculos, tendones y ligamentos (Mariotti *et al.*, 2007). Siempre que sea necesario se hará referencia a especímenes en particular. Cuando no sea así, debe asumirse la generalidad para los perezosos santacrucenses. Las consideraciones hechas más arriba (Sección 6.1 Descripciones) acerca de especímenes mejor preservados o a la disponibilidad de determinados elementos óseos también son consideradas en esta sección.

6.2.1. MUSCULATURA DEL MIEMBRO ANTERIOR

M. supraspinatus: los especímenes en los que la escápula se ha preservado son más bien escasos (ver sección 6.1 Descripciones) especialmente aquellos que conservan el acromion. En todos los ejemplares estudiados la fosa supraespinosa está bien desarrollada (Fig. 6.20), por lo que se la considera aquí la entesis de origen del *m. supraspinatus*. Con respecto a la inserción (Fig. 6. 22 y 6.23), la faz más proximal del túber lateral del húmero presenta una superficie labrada de límites netos, que se propone aquí como la entesis de inserción del músculo considerado.

M. infraspinatus: la fosa infraespinosa, al igual que la supraespinosa, está bien desarrollada y presenta límites más o menos definidos, dependiendo del espécimen (Fig. 6.20). En muchos de ellos se observa una cresta marcada que separa claramente la fosa infraespinosa de la superficie más postero-ventral del borde escapular posterior (espira postescapular, *vide supra*). En referencia a la inserción, en la mayoría de los especímenes considerados el túber lateral

presenta en su cara posterior una superficie labrada de forma bien definida, distal y posterior a la superficie descrita anteriormente como entesis de inserción del *m. supraspinatus*, que se propone aquí como entesis de inserción del *m. infraspinatus* (Fig. 6.22 y 6.23).

M. subscapularis: la cara interna de la escápula presenta una fosa de forma burdamente triangular, bastante bien delimitada y que se extiende desde el borde axilar y vertebral hasta el nivel equivalente a la mitad ventral de la fosa supraespinosa (Fig. 6.21). La superficie es ondulada y presenta estrías. Desde este punto hasta el nivel de la fenestra escápulo-coracoidea la fosa se vuelve menos profunda y con rugosidades de menor desarrollo. Algunos especímenes muestran crestas bajas que sugieren la presencia de tabiques conjuntivos separando los distintos vientres del músculo, aunque la falta de constancia en su aparición y el estado de agrietamiento de muchos de los especímenes no permiten una mayor definición.

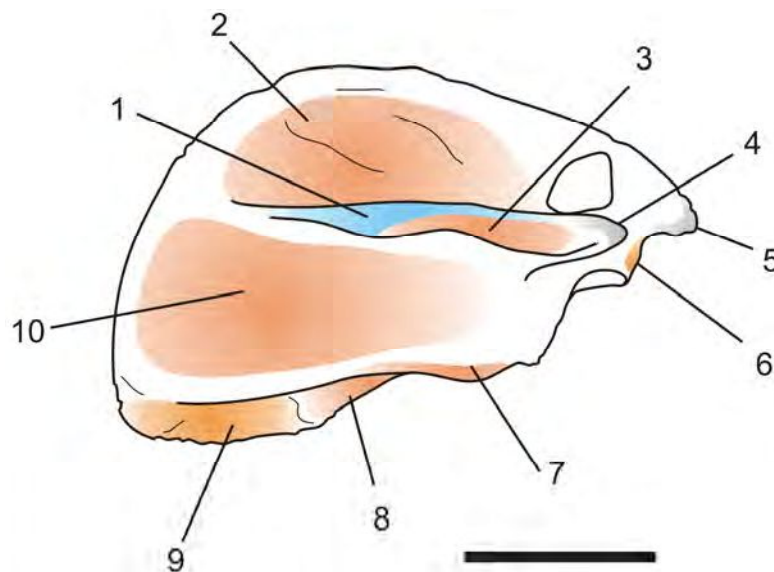


Fig. 6.20. Entesis de origen (naranja) e inserción (celeste) en la escápula derecha, vista lateral. Como espécimen de ejemplo se utiliza *Euchloeops fronto* MPM-PV 3403. En color gris se indican propuestas de entesis determinadas con un grado de certeza menor. 1- *m. trapezius*, 2- *m. supraspinatus*, 3- *m. deltoideus*, 4- *m. subclavius* y ligamento coraco-acromial, 5- *m. bíceps brachii* (vientre coracoidal) y ligamento coraco-acromial, 6- *m. bíceps brachii* (vientre glenoidal), 7- *m. teres minor*, 8- *m. tríceps longus*, 9- *m. teres major*, 10- *m. infraspinatus*. Escala = 5 cm.

Con respecto a la inserción (Fig. 6.22 y 6.23), en la mayoría de los especímenes estudiados se reconoció, sobre la faz proximal del túber medial del húmero, una superficie labrada o rugosa bien definida, que corresponde sin lugar a dudas a la

entesis de inserción de un *m. subscapularis* bien desarrollado. *M. pectoralis major*: poco puede decirse en relación al origen de este músculo. Los escasos elementos correspondientes a esternobras no presentan accidentes superficiales pasibles de ser considerados entesis musculares. Con respecto a la inserción, el labio interno o medial de la plataforma deltopectoral (ver Sección 6.1. Descripciones) presenta una rugosidad evidente. De acuerdo a las descripciones disponibles en la literatura, corresponde considerar a este reborde como la entesis compartida del *m. pectoralis major* y del *m. deltoideus*, ambos músculos con un marcado grado de desarrollo y robustez (Fig. 6.23). En muchos especímenes existe una suave depresión alargada en sentido próximo-distal, ubicada en el surco bicipital, inmediatamente interna a la cresta pectoral. No resulta claro si dicho rasgo corresponde a la entesis separada de algún vientre adicional del *m. pectoralis* o del *m. latissimus dorsi*.

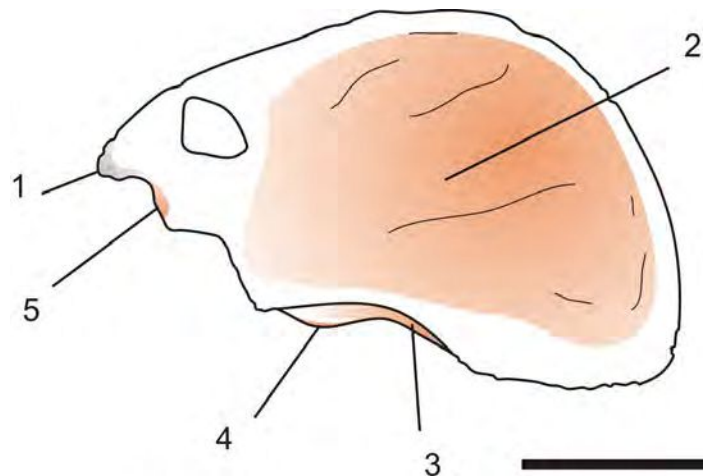


Fig. 6.21. Mismo espécimen que la fig. 6.20. Las entesis en color gris han sido reconstruidas con dudas. 1- *m. bíceps brachii* (vientre coracoidal) y ligamento coraco-acromial, 2- *m. subscapularis*, 3- *m. tríceps longus*, 4- *m. teres minor*, 5- *m. bíceps brachii* (vientre glenoidal). Escala y colores como en la fig. 6.20.

M. latissimus dorsi: no pudo reconstruirse el origen de este músculo, dado que se origina sobre la fascia toraco-lumbar. No ocurre lo mismo con la inserción. En la gran mayoría de los especímenes de *Hapalops* con húmero bien conservado (FMNH 13130; MPM-PV 3400 y 3404, 3467; YPM-VPPU 15264, 15618, 15536, 15520; AMNH 9252) se observa sobre el borde medial una cresta rugosa

bien marcada que se extiende casi desde la raíz del túber medial por el primer tercio de la diáfisis (Fig. 6.23). En muchos de los especímenes esta cresta se encuentra en su extremo distal con otra similar que proviene de la cara posterior del húmero, conformando una figura en forma de “V”. Los ejemplares de *Eucholoeops* (MPM-PV 3403, 3402) presentan una condición similar, al igual que *Prepotherium* (YPM-VPPU 15412). En los milodóntidos *Nematherium* (YPM-VPPU 15374) y *Analcitherium* (FMNH 13131) la rama posterior de la “V” se halla volcada más sobre la cara posterior de la diáfisis humeral. De acuerdo a las descripciones musculares presentes en la literatura, es muy probable que esta cresta en “V” corresponda a la entesis compuesta de *m. latissimus dorsi* y *m. teres major* (*vide infra*).



Fig. 6.22. Entesis de inserción de la epífisis proximal del húmero derecho. Mismo espécimen que la fig. 6.20. 1- *m. infraspinatus*, 2- *m. subscapularis*, 3- *supraspinatus*. Escala = 1cm., colores como en la fig. 6.20.

M. subclavius: este músculo resulta de muy difícil reconstrucción, ya que muy pocas escápulas presentan el extremo del proceso acromion y en aquellas donde está completo (*Eucholoeops* MPM-PV 3402 y 3403; *Hapalops* YPM-VPPU 15155, AMNH 9222, MPM-PV 3412) es imposible discriminar si la rugosidad superficial del mismo corresponde a la entesis del *m. subclavius*, a la del ligamento coraco-acromial, o a ambos.

M. deltoides y *m. trapezius*: en la mayoría de los especímenes que comprenden una escápula más o menos completa (*vide supra*), la espina escapular es robusta y bien desarrollada (ver sección 6.1, Descripciones). Su borde libre, lateral, presenta rugosidades y al menos una expansión localizada alrededor de la mitad de su longitud. Más ventralmente el borde de la espina se engrosa hasta constituir el acromion. Se propone aquí que la primera expansión formaría el límite dorsal de la entesis de inserción del *m. trapezius*, la cual se extendería por

el resto de la espina aunque no pudo determinarse si hasta el acromion. El borde posterior de la mitad ventral de la espina correspondería a la entesis de origen del *m. deltoideus* (Fig. 6.20). Con respecto a la entesis de inserción de este mismo músculo, la plataforma deltopectoral presenta dos labios o bordes rugosos, uno lateral y otro medial, sumamente desarrollados en todos los especímenes. Adicionalmente, en la mayoría de ellos se observa una cresta media que divide el tercio distal de la plataforma en dos mitades (Fig. 6.23). La evidencia indica que toda la plataforma deltopectoral correspondería a la entesis de inserción de un *m. deltoideus* sumamente desarrollado y poderoso, pudiendo proponerse que la

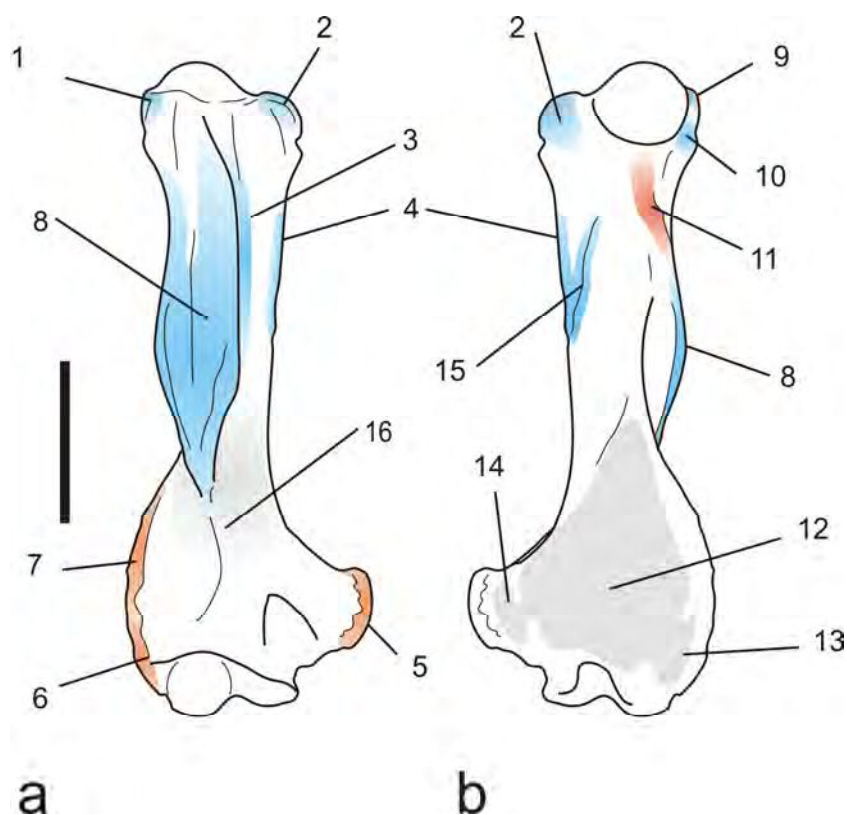


Fig. 6.23. Entesis de origen e inserción del húmero derecho, vistas anterior (a) y posterior (b). Mismo espécimen que la fig. 6.20. 1- *m. supraspinatus*, 2- *m. subscapularis*, 3- *m. pectoralis major*, 4- *m. teres major*, 5- entesis compuesta del entepicóndilo, 6- entesis compuesta del ectepicóndilo, 7- *m. brachioradialis*, 8- *m. deltoideus*, 9- *m. infraspinatus*, 10- *m. teres minor*, 11- *m. tríceps externus*, 12- *m. tríceps internus*, 13- *m. anconeus externus*, 14- *m. anconeus internus*, 15- *m. latissimus dorsi*, 16- *m. brachialis*. Escala = 5 cm., colores como en la fig. 6.20.

cresta media antes citada señalaría la inserción del tabique conectivo separando distintos vientres del *m. deltoideus*. Como se explica más arriba, el borde medial

(correspondiente al labio bicipital externo) posiblemente sea una entesis compartida con el *m. pectoralis*.

M. teres major: en aquellos especímenes con buena preservación de la escápula (*vide supra*) se observa que la espina postescapular (ver sección 6.1 Descripciones) presenta un área rugosa más ventral, mientras que el resto de la espina postescapular consiste en una fosa somera, probablemente correspondiente a la entesis del *m. teres major* (Fig. 6.20). En referencia a la inserción, véase la descripción de la entesis de inserción conjunta con el *m. latissimus dorsi* (Fig.6.23).

M. teres minor: en los especímenes detallados anteriormente (ver *m. subclavius*) se observa que el borde o cresta que separa la fosa infraespinosa del espina postescapular presenta una superficie irregular en su tercio más ventral (Fig. 6.20), adyacente a la fosa glenoidea y a la entesis propuesta del *m. triceps longus*. Este borde parece corresponder a la entesis de origen del *m. teres minor*, de acuerdo a las descripciones musculares disponibles. En relación a la inserción, en los especímenes donde el húmero está bien preservado (*vide supra*) se observa, en la cara posterior del túbulo lateral, distal a la entesis del *m. infraspinatus*, una depresión muy poco marcada (Fig. 6.23), que podría corresponder a la entesis de inserción del *m. teres minor*.

M. coraco-brachialis: este músculo resulta de difícil reconstrucción. En la mayoría de los especímenes en los que la escápula ha preservado la apófisis supraglenoidea, se considera menos especulativo considerarla como entesis de origen del vientre glenoidal del *m. biceps brachii* que del *m. coraco-brachialis*. Respecto del proceso coracoides, en la mayoría de los especímenes presenta un extremo rugoso, pero parece más probable que corresponda a la entesis del vientre coracoideo del *m. biceps brachii* o a una entesis compartida entre estos dos músculos con el ligamento coraco-acromial. Respecto de la inserción, y considerando la condición descrita para los perezosos actuales y los *Vermilingua*, en los especímenes estudiados no se registran accidentes óseos superficiales en la región considerada entre el túbulo medial y el entepicóndilo que puedan corresponder a la inserción de este músculo, exceptuando quizás la región circundante al foramen entepicóndilar.

M. dorsi-epitrochlearis: resulta de muy dificultosa reconstrucción, en parte debido a lo confuso y dispar de las descripciones presentes en la literatura y en parte a la ausencia misma de accidentes óseos atribuibles a la inserción de este músculo en los especímenes examinados.

M. triceps longus [escapular]: en aquellos especímenes con buena preservación de la escápula (*vide supra*) se observa que la espiro postescapular (ver sección 6.1 Descripciones) presenta un área rugosa más ventral, a veces ligeramente protuberante, adyacente el borde ventral de la fosa glenoidea (Fig. 6.20). Se propone aquí que dicha estructura corresponde a la entesis de origen del *m. triceps longus*. El resto de la espiro postescapular consiste en una fosa somera y probablemente corresponda a la entesis del *m. teres major*. En relación a la inserción, en todos los especímenes en los cuales se ha preservado el olecranon (ejemplares de *Hapalops*, *Eucholoeops*, *Nematherium*, *Prepootherium* y *Peleciodon*) en el extremo del mismo se observa una zona de rugosidad muy marcada y en general de forma compleja (Fig. 6.24). Indudablemente se trata de la entesis producida por la inserción de varias estructuras conectivas, a saber: el tendón de los tres vientres del *m. triceps brachii* en su conjunto y del *m. epitrochlearis*, *m. anconeus externus* e *internus*, sin que los límites entre los mismos resulten claros. En la cara posterior del olecranon se observa una superficie suavemente labrada, posiblemente trazas dejadas por la *bursa olecranalis*.

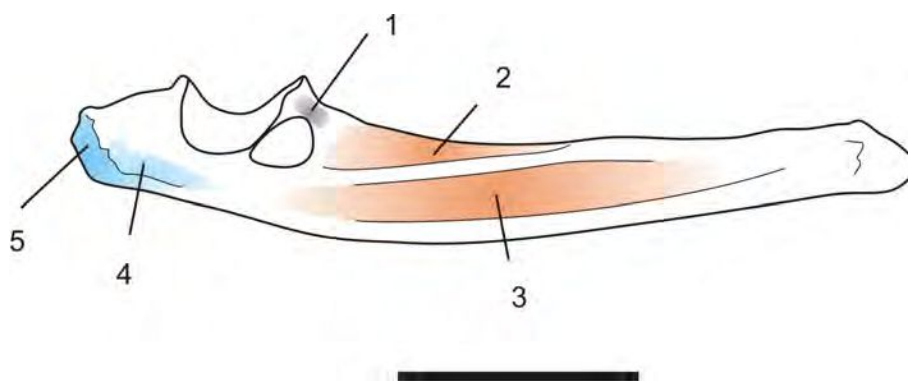


Fig. 6.24. Entesis de origen e inserción de la ulna derecha, *Hapalops* MPM-PV 3404, vista medial. 1- *m. brachioradialis*, 2- *m. supinator*, 3- *m. flexor digitorum profundus*, 4- *m. anconeus internus*, 5- entesis compuesta: *m. triceps*. Escala = 5 cm., colores como en la fig. 6.20.

- M. triceps externus* [lateral]: en referencia a la entesis de origen de este músculo, se observa en la mayoría de los especímenes con húmero preservado (*Hapalops*, *Eucholoeops*, *Analcitherium*. (FMNH 13131) y *Nematherium*. (YPM-VPPU 15374) en la cara postero-lateral del húmero (Fig. 6.23), en su tercio proximal, una cresta baja y rugosa, bien marcada y dispuesta de forma diagonal desde casi la base de la cabeza humeral hasta el labio lateral de la plataforma deltopectoral. Se propone aquí que dicho rasgo constituye la entesis de origen del *m. triceps externus*. La entesis de inserción corresponde a la superficie rugosa del olecranon, tal como se describió previamente (Fig. 6.24).
- M. triceps internus* [medial]: de acuerdo a las descripciones musculares consideradas, la entesis de origen de este músculo debería ubicarse en la cara posterior del húmero, en su mitad distal hasta el nivel de la fosa olecraneana (Fig. 6.23). Sin embargo, en la mayoría de los especímenes estudiados con buena preservación del húmero (*Hapalops*; *Eucholoeops*; *Schismotherium* AMNH 9244; *Analcitherium* FMNH 13131; *Nematherium* YPM-VPPU 15374) esta superficie no evidencia más rasgos de interés que una suave estriación. Con respecto a la inserción, véase la descripción de la entesis compuesta del *m. triceps brachii* (Fig. 6.24).
- M. anconeus externus* e *internus*: con ambos músculos sucede algo similar al vientre medial del *m. triceps brachii*: el área de origen estaría sobre la cara posterior de ectepicóndilo y entepicóndilo, las cuales no exhiben en ningún caso otro rasgo de interés más allá de una ligera estriación superficial (Fig. 6.23). Respecto a las entesis de inserción, corresponderían muy probablemente a las porciones más lateral y medial, respectivamente, de la superficie rugosa que corona el olecranon, aunque no son claros los límites con otros paquetes musculares y con el ligamento ulnar posterior.
- M. biceps brachii*: en las escápulas mejor preservadas (*Hapalops* y *Eucholoeops*) puede reconocerse como entesis de origen de este músculo, una apófisis supraglenoidea bien desarrollada, aunque muy pocas veces presenta rugosidades o estriaciones superficiales. No ocurre lo mismo con el extremo libre del proceso coracoideo, marcadamente rugoso en todos estos especímenes. Así, resulta clara la entesis del vientre coracoideo del *m. biceps brachii*, aunque no tanto la correspondiente al vientre glenoidal (Fig. 6.20). En relación a la condición descrita en algunas

fuentes acerca de un vientre humeral de este músculo, no existen evidencias que permitan reconstruir tal músculo. Con respecto a la entesis de inserción, la tuberosidad bicipital del radio está muy bien desarrollada en todos los casos (*Hapalops*, *Eucholoeops*, *Nematherium* y *Prepotherium*), presentando una superficie rugosa y expandida (Fig. 6.25). Por otro lado, en algunas ulnas (*Hapalops* MPM-PV 3467, YPM-VPPU 15562, 15160, 15523, FMNH 13130; *Eucholoeops*. MPM-PV 3403; *Nematherium*. FMNH 13129, *Prepotherium*. YPM-VPPU 15345) se observa, sobre la cara anterior del proceso coronoides (Fig. 6.24), lateral a la tuberosidad para inserción del ligamento *chorda obliqua*, una superficie labrada y ligeramente deprimida, de forma ligeramente triangular, que podría corresponder a la entesis ulnar del *m. biceps brachii*, del *m. brachialis*, o de ambos. Sin embargo, la cercanía topológica con otros elementos conjuntivos como el ligamento anular vuelve dificultosa la asignación de identidad morfológica.

M. brachialis: este músculo resulta de difícil reconstrucción. En la diáfisis humeral latero-distal adyacente a la plataforma deltopectoral de los húmeros analizados no se observan rasgos que puedan ser considerados entesis de origen de éste músculo (Fig. 6.23). En referencia a la inserción, véase la descripción de la hipotética entesis para el vientre ulnar del *m. biceps brachii*.

M. brachioradialis: en todos los especímenes analizados la cresta epicondilar del húmero está muy bien desarrollada (de manera sumamente marcada en los milodóntidos *Nematherium* y *Analcitherium*), presentando en general forma de borde rugoso ligeramente inclinado anteriormente. Constituye la entesis de origen del *m. brachioradialis*, aunque el límite ventral con la entesis del *m. extensor carpi radialis* no pudo (Fig. 6.23) ser determinada. En referencia a la entesis de inserción, en la mayoría de los especímenes el borde anterior de la diáfisis radial, adyacente y proximal al proceso estiloides, presenta una protuberancia rugosa bien marcada, que se propone aquí como inserción del *m. brachioradialis* (Fig. 6.25).

M. pronator quadratus: este músculo resulta de difícil reconstrucción, especialmente en lo atinente a la entesis de origen. No se registraron particularidades en la cara medial del tercio distal de la ulna, adyacente a la epífisis distal, a excepción de una zona ligeramente rugosa y de forma triangular que se observa en algunos

especímenes (*Hapalops* FMNH 13130, YPM-VPPU 15562, AMNH 9222; *Eucholoeops* MPM-PV 3451).

A continuación se describen los músculos que se originan mediante tendones insertos en el borde libre del entepicóndilo: *m. palmaris longus*, *m. pronator teres*, *m. flexor digitorum profundus*, *m. flexor digitorum sublimis*, *m. flexor carpi ulnaris* y *m. flexor carpi radialis*.

M. palmaris longus: la entesis de origen humeral corresponde a la entesis compuesta del entepicóndilo (Fig. 6.23). Con respecto a la entesis de inserción, la escasez de rasgos atribuibles (con la posible excepción del proceso ventral del metacarpo III), unida a la variabilidad en las descripciones presentes en la literatura, vuelve dificultosa la toma de decisiones acerca de este músculo.

M. pronator teres: la entesis de origen de este músculo no pudo determinarse con claridad. Si bien en todos los especímenes con el húmero lo suficientemente preservado la superficie del entepicóndilo se caracteriza por su rugosidad y la presencia de estrías complejas, resulta difícil determinar los límites con otros músculos (Fig. 6.23). Probablemente la entesis de origen del *m. pronator teres* estaba restringida a la porción más proximal de la superficie antes citada. Si bien el borde anterior del radio es marcado y ligeramente rugoso en su casi total extensión, en la mayoría de los especímenes la inserción del *m. pronator teres* se verifica como un engrosamiento localizado de este borde (Fig. 6.25), aproximadamente en la mitad de la diáfisis en *Eucholoeops* (MPM-PV 3403 y 3451) y *Hapalops* (MPM-PV 3400, 3404, 3467, YPM-VPPU 15562, 15523, FMNH 13133, 13130, AMNH 9222), mientras que en *Nematherium* (FMNH 13129 y YPM-VPPU 15893) es algo más distal. En *Prepootherium* (YPM-VPPU 15345) parece ser algo más proximal. Se trataría en todos los casos de un músculo con gran desarrollo.

M. flexor digitorum sublimis: la entesis de origen compuesta para éste músculo y otros ya fue discutida en los párrafos anteriores. No se registraron evidencias de una entesis de origen adicional en la ulna, excepto que fuera compartida con otros músculos ya descriptos previamente. Con respecto a la entesis de inserción, en las falanges intermedias analizadas, a pesar de evidenciar eminencias rugosas en

su borde proximal ventral, no resulta claro si las mismas son musculares o ligamentosas.

M. flexor digitorum profundus: con la entesis humeral de este músculo se verifica lo mismo que para el *m. flexor digitorum sublimis*. La entesis de origen ulnar parece corresponder a la profunda fosa que se extiende por el lado medial de la diáfisis ulnar. No se han registrado accidentes superficiales que puedan ser propuestos indudablemente como entesis de origen radial. En referencia a la inserción, la mayoría de las falanges ungueales estudiadas presentan una poderosa tuberosidad ventral y proximal, entesis de inserción de un poderosísimo tendón flexor.

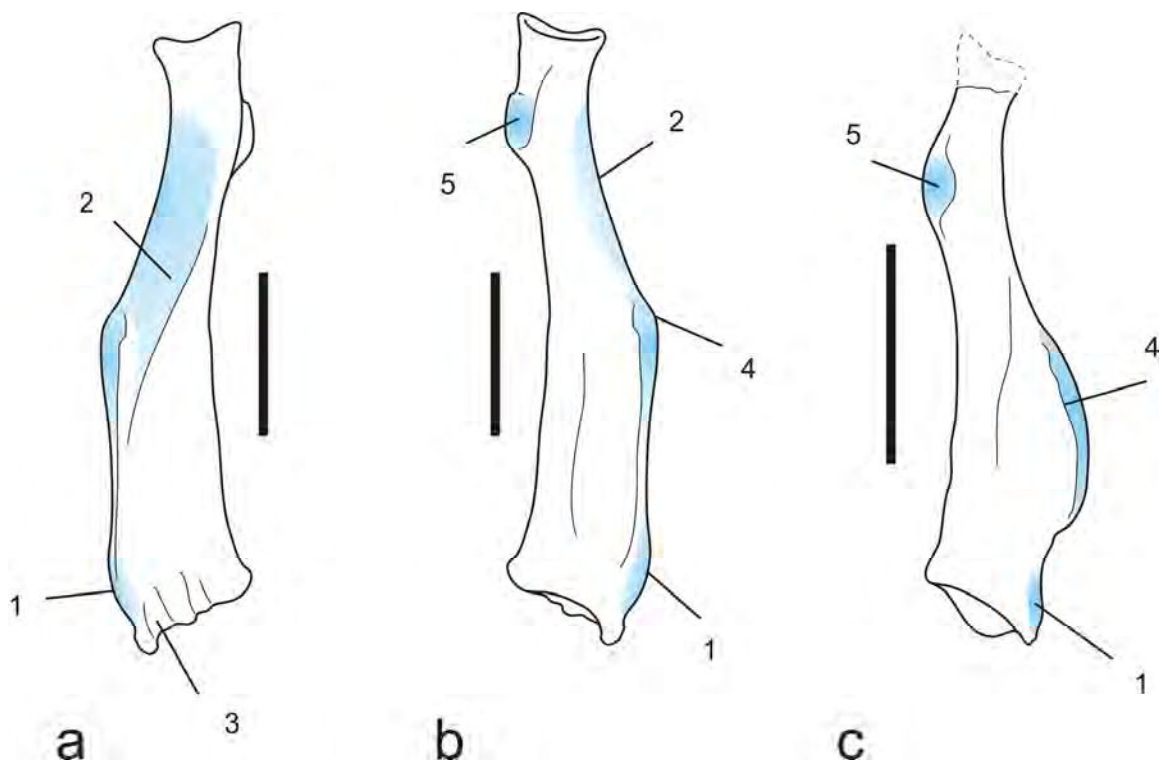


Fig. 6.25. Entesis de inserción del radio. *Hapalops* MPM-PV 3467, vista anterior (a) y posterior (b), *Nematherium* FMNH 15893, vista lateral (c). 1- *m. biceps brachii* y/o ligamento anular y/o *m. brachialis*, 2- *m. supinator*, 3- surco para el tendón del *m. extensor carpi radialis*, 4- *m. pronator teres*, 5- *m. triceps brachii*. Escala = 5 cm., colores como en la fig. 6.20.

M. flexor carpi ulnaris: para una discusión de la entesis de origen humeral véanse los músculos descritos previamente. Con respecto a la entesis de inserción, los escasos pisiformes recuperados no permiten discriminar adecuadamente la misma.

M. flexor carpi radialis: en referencia a la entesis de origen humeral véanse los músculos descritos anteriormente. La entesis de inserción correspondería a la aguda proyección ventral que se observa la epífisis proximal del metacarpo III en muchos especímenes.

A continuación se detallan los músculos que se originan mediante tendones insertos en el ectepicóndilo (Fig. 6.23): *m. supinator*, *m. extensor carpi ulnaris*, *m. extensor carpi radialis*. El surco que se verifica en muchos especímenes entre el ectepicóndilo y el capítulo corresponde probablemente a la entesis de origen del ligamento ulnar colateral.

M. supinator: en la mayoría de los especímenes con un húmero bien preservado se reconoce la superficie rugosa del ectepicóndilo, a continuación de la cresta epicondilar, como entesis común de los músculos considerados (*vide supra*). En los milodóntidos *Analcitherium* (FMNH 13131) y *Nematherium* (YPM-VPPU 15374) su desarrollo es mucho más marcado que en los otros géneros, sugiriendo una musculatura poderosa. En algunos especímenes (*Hapalops* MPM-PV 3467; *Eucholoeops* MPM-PV 3403) se registra en la cara anterior de la ulna una ligera cresta que se extiende desde la escotadura radial hasta el borde interóseo y que podría corresponder a la entesis de origen ulnar. Con respecto a la inserción, en la mayoría de los especímenes analizados se registra en la cara lateral de la diáfisis radial una superficie delimitada anteriormente por el borde del radio y posteriormente por la cresta oblicua lateral (ver sección 6.1 Descripciones). Se la propone aquí como entesis de inserción de este músculo (Fig. 6.25).

M. extensor carpi radialis: para la descripción de la hipotética entesis de inserción de éste músculo, ver los músculos descritos previamente. Se reconoce en la epífisis distal de radio, lateral y adyacente al proceso estiloides, un surco bien delimitado, posiblemente para el pasaje del tendón de este músculo (Fig. 6.25). En referencia a la inserción, en la mayoría de los metacarpales II y III se observan pequeñas tuberosidades dorsales que podrían constituir entesis de inserción de este músculo, aunque tampoco puede descartarse que estén vinculados con ligamentos.

M. extensor carpi ulnaris: con la entesis de origen de este músculo sucede como con el anterior. No se han registrado accidentes que permitan reconstruir un origen ulnar. La inserción se produce en el borde dorsal rugoso de la epífisis proximal del metacarpal V, aunque también es posible dichos bordes que sean entesis de inserción ligamentosa.

M. extensor digitorum communis: respecto a la entesis de origen humeral, véanse los músculos descritos previamente (Fig. 6.23). La inserción se produciría sobre el borde rugoso dorsal de la epífisis proximal de las falanges intermedia y distal, aunque, al igual que en los casos anteriores, no se descarta que también sean producto de inserción ligamentosa.

6.2.2. MUSCULATURA DEL MIEMBRO POSTERIOR

M. ilio-psoas: son escasos los restos bien preservados de cinturas pélvicas de perezosos santacrucenses que permitan un adecuado análisis. La mayoría consiste en la región acetabular y en unos pocos casos se preserva el ala ilíaca y la tuberosidad isquiádica. El ala ilíaca suele aparecer bastante incompleta en su borde más craneal. En *Eucholoeops* (MPM-PV 3403) la fosa ilíaca está bien desarrollada. Tanto en *Hapalops* (MPM-PV 3400 y 3467; YPM-VPPU 15110, 15564, 15034, 15005, 15520, 15347 y 15594) como en *Analcimorphus* (YPM-VPPU 15561 y 15192) la hoja ilíaca es mucho más aplanada y lisa, por lo que no pueden determinarse los límites precisos de la entesis de este grupo muscular. Con respecto a la inserción, en la inmensa mayoría de los especímenes se observó una entesis destacable en el trocánter menor, que puede asignarse sin dudas a este grupo muscular (Fig. 6.28).

M. pectineus: los especímenes en los que se preserva la rama púbica son aún más infrecuentes que aquellos donde se preservan las ramas isquiádicas. En *Hapalops* (YPM-VPPU 15011) se observa sobre la cara anterior de la rama púbica una delgada cresta o filo rugoso, probablemente entesis del *m. pectineus* (Fig. 6.26 y 6.27). En los Megalonychidae indet. AMNH 9227 y AMNH 9279, en *Eucholoeops* (AMNH 924) y en *Schismotherium* (AMNH 9244 y FMNH 13137) se observa una cresta similar, sobre la cara anterior del pubis. Con respecto a la inserción, en los especímenes de *Hapalops* con mejor preservación

del fémur (MPM-PV 3400 y 3467; YPM-VPPU 15110, 15564, 15034, 15005, 15520, 15347 y 15594) se registra una notoria cresta rugosa que se extiende distalmente por un trecho a partir de la base del trocánter menor (Fig. 6.28). Respecto a *Eucholoeops* (AMNH 9241 y MPM-PV 3403) se registra una cresta similar, en ambos casos adyacente a otra cresta que discurre por el borde medial del fémur. En *Analcimorphus* (YPM-VPPU 15561 y 15192) la condición es similar, si bien la cresta antes mencionada no parece estar tan desarrollada. En *Pelecycodon* (AMNH 9240) se observa únicamente una rugosidad superficial, aunque muy posiblemente se trate de un individuo juvenil o subadulto. Por último, en *Prepotherium* (YPM-VPPU 15345) se evidencia una cresta similar.

M. sartorius: en algunos especímenes de *Hapalops* (YPM-VPPU 15523, 15259 y 15045) se verifica una expansión lateral localizada del borde rugoso de la cresta iliaca. Respecto a *Eucholoeops* no es posible observar este rasgo debido a la ausencia de especímenes con la cresta iliaca preservada. En el único espécimen de *Analcimorphus* con pelvis preservada esa región está reconstruida. En *Schismotherium* se observan expansiones similares (AMNH 9244). Por último, en algunos Megalonychidae indet. (AMNH 9227, 9279 y 9518) se evidencia una expansión rugosa localizada en la misma posición. Sin embargo, dado que el tendón del *m. tensor fasciae latae* se origina en la misma región, no puede descartarse este último músculo como inductor de la entesis (Fig. 6.26). Con respecto a la inserción, en muchos de los especímenes de *Hapalops* (YPM-VPPU 15562 y 15594, FMNH 13123 y 13130, MPM-PV 3400 y 3467) se registra una depresión rugosa de forma semilunar o en forma de letra J ubicada en el tercio proximal de la cara medial de la tibia (Fig. 6.29 y 6.30), a veces extendiéndose hasta más de un tercio de la diáfisis, que muy probablemente corresponda a una entesis compuesta para la inserción del ligamento tibial colateral y del tendón *pes anserinus*. Una depresión similar se observa en los especímenes de *Eucholoeops* (FMNH 13125 y MPM-PV 3403) y en *Pelecycodon* (AMNH 9240). El estado de preservación del espécimen de *Analcimorphus* no permite la correcta visualización del rasgo. Por último, en el Mylodontidae indet. MPM-PV 3406 también se observa una depresión equivalente. Cabe indicar la extensión distal de la entesis de inserción de este músculo. No hay evidencias para asumir o rechazar una inserción adicional en el epicóndilo femoral medial.

M. gracilis: muy pocos especímenes conservan restos de la sínfisis pubiana (Fig. 6.27).

Se trata únicamente de *Hapalops* (YPM-VPPU 15011 y MPM-PV 3467), un espécimen de Megalonychidae indet. (AMNH 9227) y uno de *Schismotherium* (FMNH 13137). En todos los casos se registró una superficie rugosa de forma compleja a ambos lados de la sínfisis pubiana, justo ventral a la fenestra obturadora, evidenciando al menos dos áreas ligeramente deprimidas separadas por una cresta baja. Respecto a la entesis de inserción, sería compartida con los otros músculos del grupo del *pes anserinus* (Fig. 6.29 y 6.30).

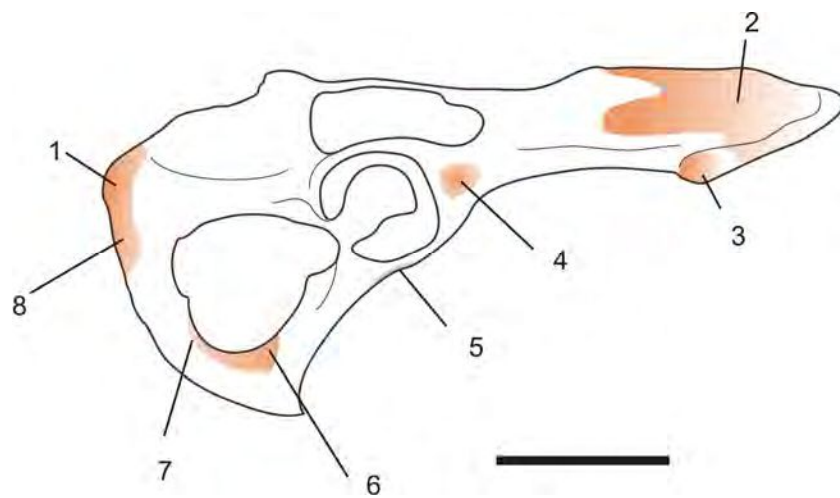


Fig. 6.26. Entesis de origen de la pelvis, vista lateral del espécimen *Hapalops* YPM-VPPU 15011. 1- *m. biceps femoris* y *m. semitendinosus*, 2- entesis de origen del complejo gluteal, 3- *m. sartorius* y/o tendón *tensor fasciae latae*, 4- *m. rectus femoris* (*m. quadriceps femoris*), 5- *m. pectineus*, 6- *m. gracilis*, 7- *m. adductores*, 8- *m. semimembranosus*. Escala = 5 cm., colores como en la fig. 6.20.

M. quadriceps femoris: en la mayoría de los especímenes de *Hapalops* (YPM-VPPU 15523, 15045 y 15259, AMNH 9222, entre otros) se observa una tuberosidad rugosa marcando la espina iliaca posterior (Fig. 6.26 y 6.27), justo craneal al acetábulo, claramente entesis del *m. rectus femoris*. En *Eucholoeops* (AMNH 9241 y MPM-PV 3403) se observa una entesis similar. En el Megalonychidae AMNH 9227 tiene forma de cresta delgada. La condición es similar en *Schismotherium* (FMNH 13137). Por otra parte, respecto a las entesis de origen de los *m. vastus*, algunos especímenes de *Hapalops* (YPM-VPPU 15110, 15564, 15034) exhiben una ligera depresión cuya superficie suavemente labrada se

extiende transversalmente por la cara anterior de la diáfisis del fémur, abarcando desde la base del trocánter mayor hasta casi la base del cuello femoral. Otros especímenes (*e.g.*, YPM-VPPU 15520) presentan dos áreas deprimidas, una en la cara anterior de la base del trocánter mayor y otra en la superficie correspondiente del trocánter menor. Resulta difícil distinguir rasgos considerables como entesis del *m. vastus intermedius* en la cara anterior del fémur, que suele ser bastante lisa o presentar a lo sumo ligerísimas crestas (Fig. 6.28). En *Eucholoeops* (AMNH 9241 y MPM-PV 3403) se verifica la presencia de dos áreas labradas, no tan deprimidas como en *Hapalops*, ubicadas igualmente en la cara anterior de la base de los trocánteres mayor y menor. En los especímenes de *Analcimorphus* (YPM-VPPU 15561 y 15192) no es posible reconocer rasgos suficientes. En *Schismotherium* (YPM-VPPU 15524) también se registran rugosidades superficiales en las áreas antes descritas. Por último, el grado de deterioro del único fémur disponible de *Prepothierium* (YPM-VPPU 15345) impide el reconocimiento de las entesis. Con respecto a la inserción, la tuberosidad tibial es un rasgo bastante marcado en todos los especímenes, con una superficie proximal rugosa, dejando pocas dudas a su asignación como entesis del tendón rotuliano.

M. tensor fasciae latae: respecto a la entesis de origen, véase *m. sartorius* (Fig. 6.26 y 6.27). En los especímenes en los que el estado de la tibia permite la observación de la tuberosidad tibial (*Hapalops* YPM-VPPU 15562 y 15594, FMNH 13123 y 13130, MPM-PV 3400 y 3467, entre otros; *Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; Mylodontidae indet. MPM-PV 3406; *Prepothierium* YPM-VPPU 15345) se verificó que la misma es comprimida y presenta una fuerte inclinación lateral (véase sección 6.1 Descripciones), por lo que se propone aquí que el borde lateral de la entesis del tendón rotuliano es compartida con la porción más proximal del tracto iliotibial. Las consecuencias de la inclinación lateral citada serán discutidas más adelante.

M. adductores: respecto de la entesis de origen de este músculo, la región pubiana sinfisial se preserva en muy pocos especímenes (*vide supra*). En estos resulta difícil discriminar entre ésta y la del *m. gracilis*, aunque muy probablemente corresponda al área deprimida más posterior y dorsal. En *Hapalops* (*e.g.*, YPM-VPPU 15110 y 15520; MPM-PV 3400 y 3467), *Eucholoeops* (MPM-PV 3403) y

Prepotherium (YPM-VPPU 15345) se observa una cresta rugosa a continuación del trocánter menor del fémur y sobre la mitad distal del borde medial de la diáfisis (Fig. 6.28), que corresponde a la entesis de inserción al menos de los *m. adductores brevis* y *magnus*. En muchos ejemplares una cresta rugosa se extiende además por el borde medial de la diáfisis, inmediatamente a continuación (proximal) del cóndilo lateral (ver *m. gastrocnemius*).

M. gluteus maximus: para prácticamente la totalidad de los especímenes en los cuales se ha conservado la cresta ilíaca puede proponerse que al menos la porción más medial de la misma, más robusta, corresponde a la entesis de este músculo (Fig. 6.26), aunque no es posible definir límites con las entesis de los restantes *m. glutei*. Respecto de su inserción, en todos los especímenes el borde lateral fuertemente rugoso del tercer trocánter es sin duda alguna la entesis de inserción (Fig. 6.28), aunque compartida con el tracto iliotibial (véase *m. tensor fasciae latae*). Sería interesante verificar la posición del tercer trocánter en la diáfisis en los Mylodontidae. Sin embargo, no se registran especímenes con el fémur preservado.

M. gluteus medius: al igual que con el *m. gluteus maximus*, en todos los especímenes que presentan el ala ilíaca preservada se registra una fosa ilíaca dorsal bien desarrollada, entesis de origen indudable de este músculo. La inserción, se efectúa junto con el *m. gluteus minimus* en el trocánter mayor del fémur (Fig. 6.28), entesis visible y clara en todos los especímenes.

M. gluteus minimus: en los especímenes con el ala ilíaca preservada, la fosa ilíaca dorsal está bien desarrollada, si bien no es posible determinar límites precisos entre la entesis de este músculo y las de los otros *glutei*. Respecto a la inserción, se daría de forma conjunta con el *m. gluteus minimus* en el trocánter mayor del fémur en todos los casos (Fig. 6.28).

M. piriformis: la entesis de origen de este músculo no pudo visualizarse con claridad en ningún espécimen, a excepción de un área deprimida en ambas apófisis transversas de la segunda vértebra sacra (e.g. *Hapalops* MPM-PV 3467 y *Eucholoeops* AMNH 9241). Respecto de la inserción, se efectúa junto con los *m. glutei minimus* y *medius* en el trocánter mayor del fémur (Fig. 6.28), entesis visible y clara en todos los especímenes, aunque no permita la diferenciación de límites precisos.

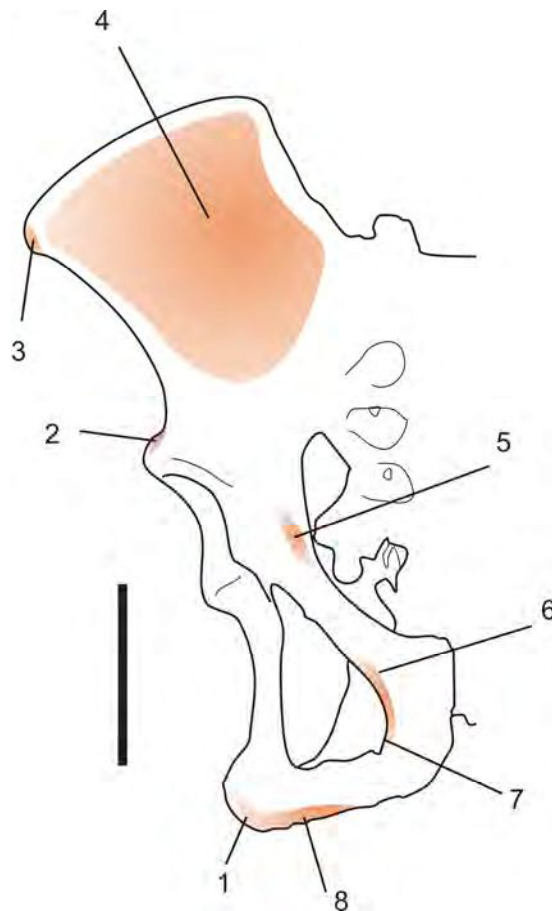


Fig. 6.27. Entesis de origen de la pelvis, vista ventral del espécimen *Hapalops* YPM-VPPU 15011. 1- *m. bíceps femoris* y *m. semitendinosus*, 2- *m. rectus femoris* (*m. quadriceps femoris*), 3- *m. sartorius* y/o tendón *tensor fasciae latae*, 4- *m. ilio-psoas*, 5- *m. pectineus*, 6- *m. gracilis*, 7- *m. adductores*, 8- *m. semimembranosus*. Escala = 5 cm., colores como en la fig. 6.20.

M. quadratus femoris: la reconstrucción este músculo resulta difícil. Si bien en la mayoría de los especímenes de *Hapalops* la tuberosidad isquiática está muy bien desarrollada y su borde más anterior y adyacente a la ventana obturadora presenta una superficie rugosa, es sumamente difícil determinar los límites de la entesis de origen de este músculo con como el *m. semimembranosus*. En otros géneros de perezosos santacrucenses el estado de preservación del material no permite apreciar este rasgo. Con respecto a la inserción, en la cara posterior del fémur, entre ambos trocánteres y distal a la fosa intertrocantérica (Fig. 6.28), se verifica una amplia zona rugosa en *Hapalops* (YPM-VPPU 15520, 15347 y 15110, MPM-PV 3400, 3404 y 3467, FMNH 13130), *Eucholoeops* (MPM-PV 3403, AMNH 9241), *Prepotherium* (YPM-VPPU 15345) y *Schismotherium*

(YPM-VPPU 15524), aunque los límites con entesis de otros músculos en la misma zona (*m. adductores*) no son claros.

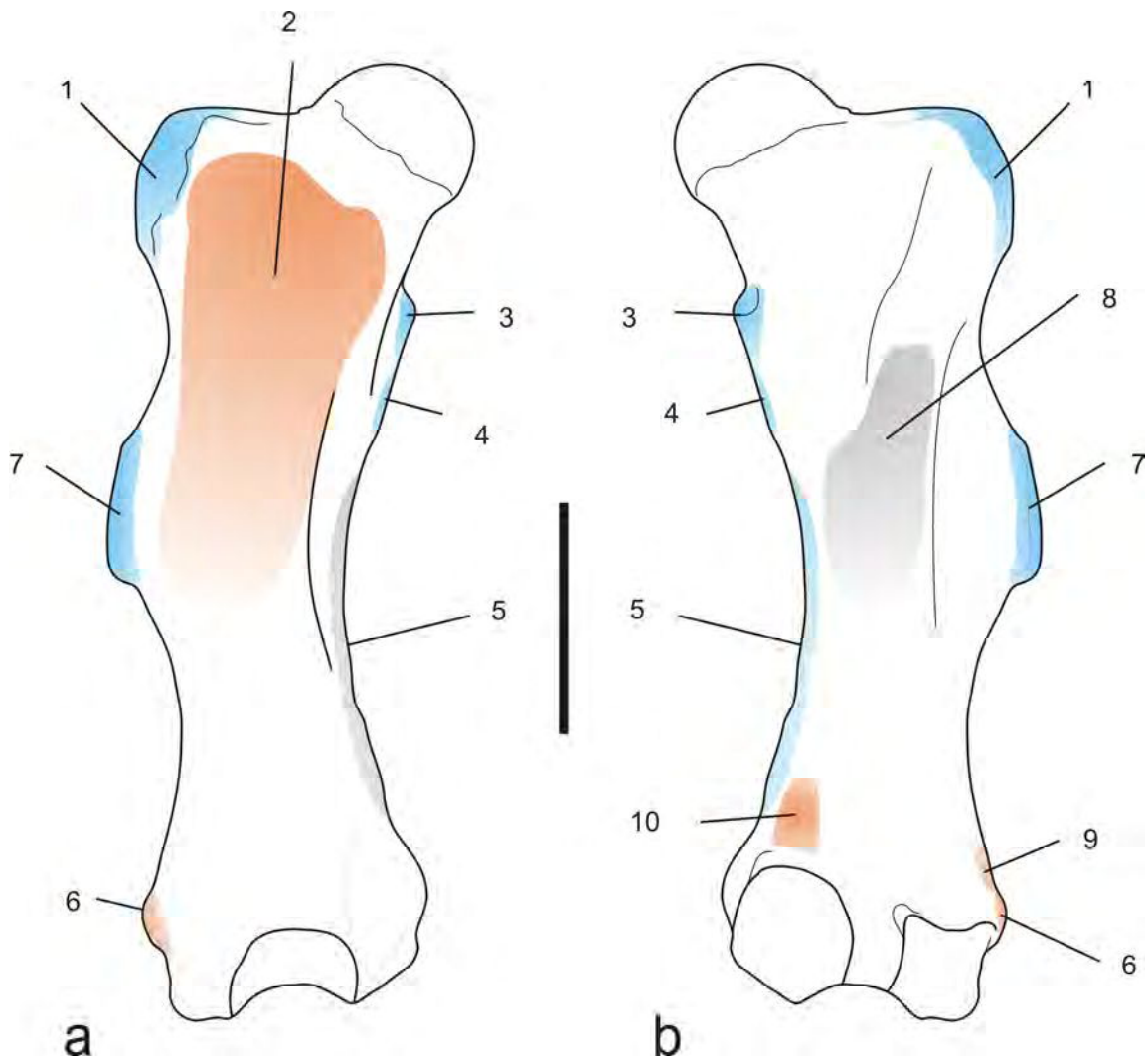


Fig. 6.28. Entesis de origen e inserción del fémur derecho, vistas anterior (a) y posterior (b) del espécimen *Hapalops* YPM-VPPU 15110. 1- *m. gluteus medius, minimus, m. piriformis*, 2- complejo de los vastus (*m. quadriceps femoris*), 3- *m. ilio-psoas*, 4- *m. pectineus*, 5- *m. adductores*, 6- *m. plantaris* y ligamento fibular colateral, 7- *m. gluteus maximus* y tracto iliotibial, 8- *m. quadratus femoris*, 9- *m. popliteus*, 10- *m. gastrocnemius*. Escala = 5 cm., colores como en la fig. 6.20.

M. biceps femoris: en aquellos escasos especímenes donde la tuberosidad isquiádica se ha preservado (*Hapalops* YPM-VPPU 15011, 15045 y 15259, AMNH 9222; *Eucholoeops* MPM-PV 3403; *Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; *Schismotherium* AMNH 9244 y FMNH 13137), la misma es protuberante y

rugosa, bien desarrollada y constituye claramente la entesis de este músculo (Fig. 6.26), aunque sin registrarse límites claros con la posible entesis del *m. semitendinosus*. Con respecto a la inserción, en prácticamente todos los especímenes que han preservado la fibula proximal (*Hapalops* FMNH 13123 y 13143, MPM-PV 3400 y 3467, YPM-VPPU 15045; *Eucholoeops* MPM-PV 3403; *Analcimorphus* YPM-VPPU 15561; Mylodontidae MPM-PV 3406), la extremidad de la epífisis proximal de la misma presenta dos superficies rugosas en los extremos anterior y posterior del borde lateral de la epífisis fibular proximal, separadas por una zona labrada ligeramente más medial y a veces algo convexa, que posiblemente representen las entesis de inserción del *m. biceps femoris* y del ligamento fibular colateral, respectivamente (Fig. 6.29 y 6.30).

M. semitendinosus: con respecto a la entesis de origen de este músculo, véase la descripción para el *m. biceps femoris*, mientras que para la entesis de inserción, véase la descripción del *m. gracilis* y el *m. sartorius*.

M. semimembranosus: para una explicación de la entesis de origen de este músculo véase la descripción de los especímenes hecha previamente para el *m. semitendinosus* (*vide supra*). Con respecto a la entesis de inserción, *Hapalops* (YPM-VPPU 15562, 15045 y 15376; FMNH 13123 y 13130, MPM-PV 3400 y 3467), *Analcimorphus* (YPM-VPPU 15561) y *Prepothorium* (YPM-VPPU 15345) presentan un reborde marcado en el borde medial del cóndilo medial tibial (Fig. 6.29), que se propone como entesis de inserción del músculo analizado. Respecto a una posible inserción aponeurótica en el fémur, no se registraron evidencias para fundamentar su reconstrucción.

M. gastrocnemius: en *Hapalops* (MPM-PV 3400 y 3467; YPM-VPPU 15110, 15520, 15045, 15594) se registra, del lado medial de la cara posterior del fémur e inmediatamente proximal al cóndilo medial (Fig. 6.28), una ligera depresión rugosa alargada en sentido próximo-distal y acompañada en el borde medial de la diáfisis por una cresta rugosa. Esta última cresta probablemente sea parte también de la entesis de algún vientre de los *m. adductores* (*vide supra*) o del *m. plantaris*. En *Eucholoeops* se observa una condición similar, aunque la cresta es mucho más marcada (MPM-PV 3403) y, además, una segunda zona deprimida muy similar pero en el borde lateral (AMNH 9241).

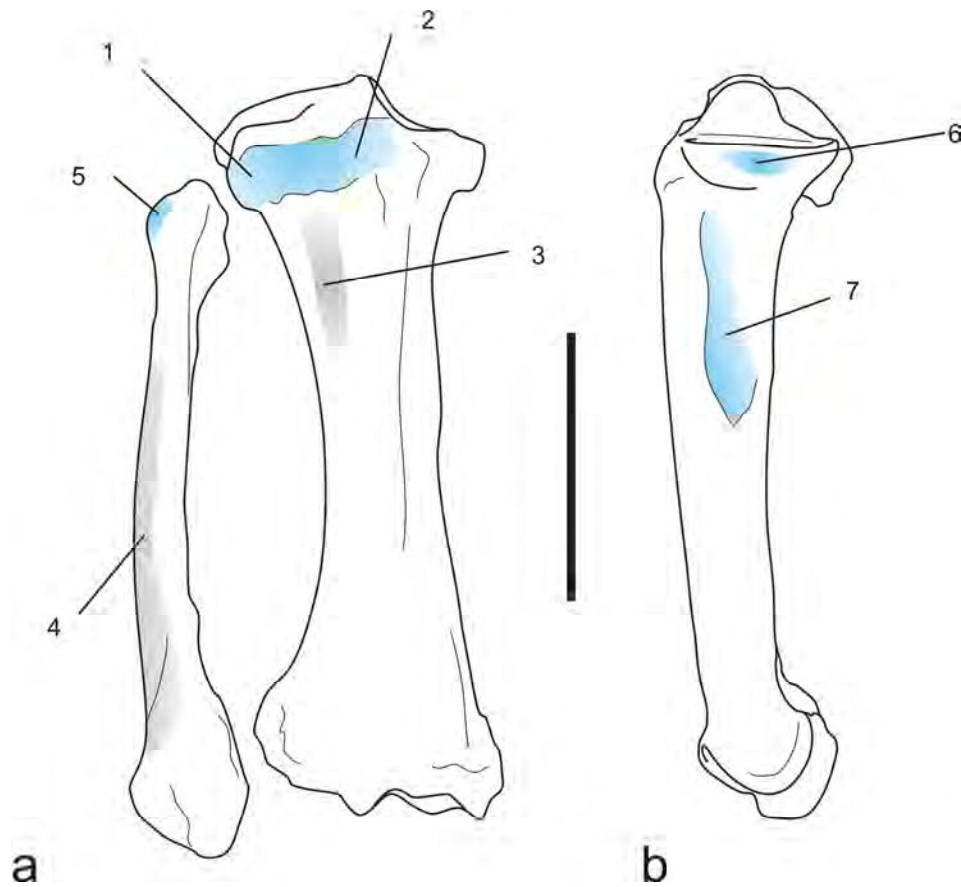


Fig. 6.29. Entesis de origen e inserción de tibia derecha y fibula izquierda (invertida) del espécimen *Hapalops* YPM-VPPU 15045, vista anterior (a) y de la tibia en vista medial (b). 1- *m. tensor fasciae latae*, 2- *m. quadriceps femoris*, 3- *m. tibialis anterior*, 4- entesis conjunta fibular (*mm. peroneus longus, brevis, tertius, extensor digitorum longus, tibialis anterior*), 6- *m. biceps femoris*, 6- *m. semimembranosus*, 7- tendón *pes anserinus* (*m. gracilis, m. semitendinosus, m. sartorius*). Escala = 5 cm., colores como en la fig. 6.20.

Una condición similar se observa en *Prepotherium* (YPM-VPPU 15345), presentando mayor acentuación de los rasgos. Con respecto a la inserción, en todos los especímenes que presentan preservado el *tuber calcanei* (*Hapalops*, *Analcimorphus*, Mylodontidae indet., *Peleciodon*, *Nematherium* y *Schismotherium*, ver capítulo 4) la extremidad más posterior del mismo presenta una fuerte rugosidad, en ocasiones presentando más de una zona definida (Figs. 6.31 y 6.32). Con seguridad esta área representa la entesis de inserción conjunta del *m. gastrocnemius* y *soleus* mediante el *tendo calcanei* y, posiblemente,

también el *m. plantaris*. Es también usual la presencia de superficies labradas muy desarrolladas en los ápices más lateral y más medial del túber (procesos lateral y medial, ver Sección 6.1 Descripciones), que podrían ser consideradas entesis de origen de unos muy poderosos *m. adductor digiti quinti* y *m. abductor hallucis* (*vide infra*).

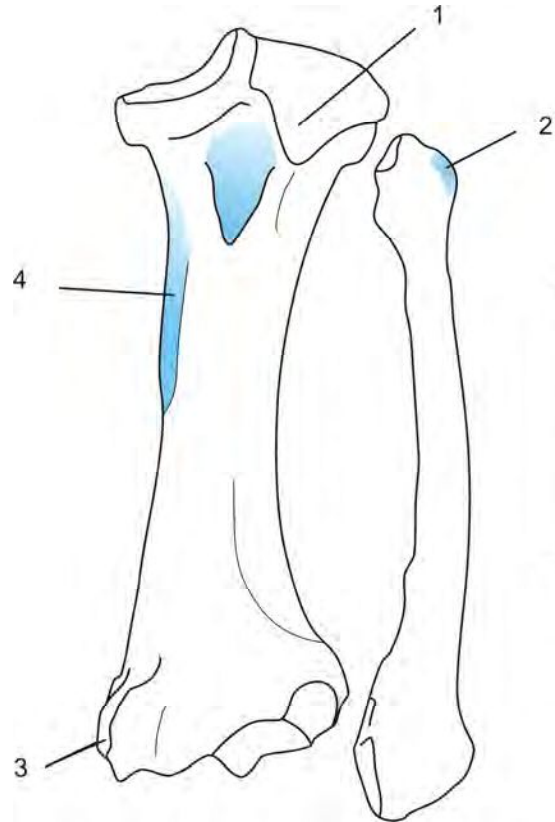


Fig. 6.30. Entesis de origen e inserción de tibia derecha y fibula izquierda (invertida) del espécimen *Hapalops* YPM-VPPU 15045, vista posterior. 1- faceta articular para el *m. popliteus* y su sesamoideo, 2- *m. biceps femoris*, 3- trócleas para los tendones de *m. tibialis posterior* y *m. flexor digitorum*, 4- tendón *pes anserinus* (*m. gracilis*, *m. semitendinosus*, *m. sartorius*). Escala = 5 cm., colores como en la fig. 6.20.

M. soleus: si bien en la mayoría de los especímenes el borde posterior de la diáfisis fibular presenta rugosidades leves que permiten considerarlo como la entesis de origen, no se han registrado accidentes distales a la línea poplítea. Con respecto a la inserción, en todos los especímenes con calcáneo preservado el túber muestra fuertes rugosidades producto de la inserción del *m. gastrocnemius* y *m. soleus*.

M. popliteus: en la mayoría de los especímenes estudiados (*Hapalops* MPM-PV 3467, FMNH 13123, YPM-VPPU 15562, 15110, 15045 y 15594; *Eucholoeops* MPM-

PV 3403 y AMNH 9241; *Peleciodon* AMNH 9240; *Prepothierium* YPM-VPPU 15345) el epicóndilo lateral del fémur consiste en una eminencia que presenta varias zonas rugosas o labradas, una ubicada en el ápice mismo del epicóndilo y la otra inmediatamente distal y posterior, más cóncava. Se propone aquí que la primera correspondería a la entesis de origen del ligamento fibular colateral junto con el *m. plantaris*, mientras que la segunda y más distal correspondería a la entesis de origen del *m. popliteus*. Con respecto a la inserción, en la inmensa mayoría de los ejemplares que preservaron la tibia se verifica una expansión posterior del cóndilo lateral tibial, muchas veces tan acusada que forma una faceta separada y fuertemente curvada distalmente sobre la eminencia que sostiene la faceta fibular (Fig. 6.30). En concomitancia, en la cara posterior de la tibia se registra, a continuación de la fosa intercondiloidea posterior, una profunda fosa de forma burdamente triangular, dorsal a la línea poplíteica, claramente la entesis de inserción de un *m. popliteus* sumamente desarrollado. Adicionalmente, se han recuperado elementos óseos aislados que por su peculiar morfología podrían ser sesamoideos poplíteos, en comparación con los descritos por Salas *et al.* (2005).

M. tibialis anterior: en muy pocos de los especímenes estudiados (*Hapalops* FMNH 13123 y 13130, Mylodontidae indet. MPM-PV 3406; *Prepothierium* YPM-VPPU 15345) se observa un área rugosa en la cara anterior de la diáfisis tibial, lateral y ligeramente distal a la tuberosidad tibial. Los accidentes reconocidos en la epífisis proximal del metatarsal I no permiten discriminar si se trata de entesis musculares o ligamentosas.

M. tibialis posterior: en prácticamente ninguno de los especímenes se han reconocido estructuras óseas en la cara posterior de la tibia que pueden ser propuestas como entesis de origen de este músculo. No obstante, la cara posterior del maléolo tibial porta en la mayoría de los casos (*Hapalops* MPM-PV 3467, 3400, YPM-VPPU 15045, 15562, 15594; *Eucholoeops* MPM-PV 3403; *Peleciodon* FMNH 12062; *Prepothierium* YPM-VPPU 15345; *Schismotherium* FMNH 13137) una expansión medial en forma de tróclea con dos surcos bien delimitados (en *Eucholoeops* es uno sólo), análoga del surco que se observa en otros mamíferos, posiblemente para el pasaje de los tendones del *m. tibialis posterior* y el *m. flexor digitorum* (Fig. 6.16 y 6.30). El desarrollo de esta tróclea sugiere una

enorme potencia mecánica de estos músculos involucrados en la extensión e inversión del autopodio. Respecto a la inserción, la cara ventral del navicular y del entocuneiforme portan rebordes marcados que podrían proponerse como entesis de inserción, aunque no puede descartarse que sean también estructuras de inserción ligamentosa.

M. quadratus plantae: en la gran mayoría de los especímenes que conservan el *tubercalcanei*, la faz ventro-medial del mismo presenta una superficie rugosa, en algunos casos llegando a desarrollar una cresta epifisaria muy marcada (Fig. 6.32), que se propone aquí como entesis de origen de un poderosos *m. quadratus plantae*. Respecto de la inserción, por producirse en el tendón del *m. flexor digitorum longus*, no fue posible reconstruirla.

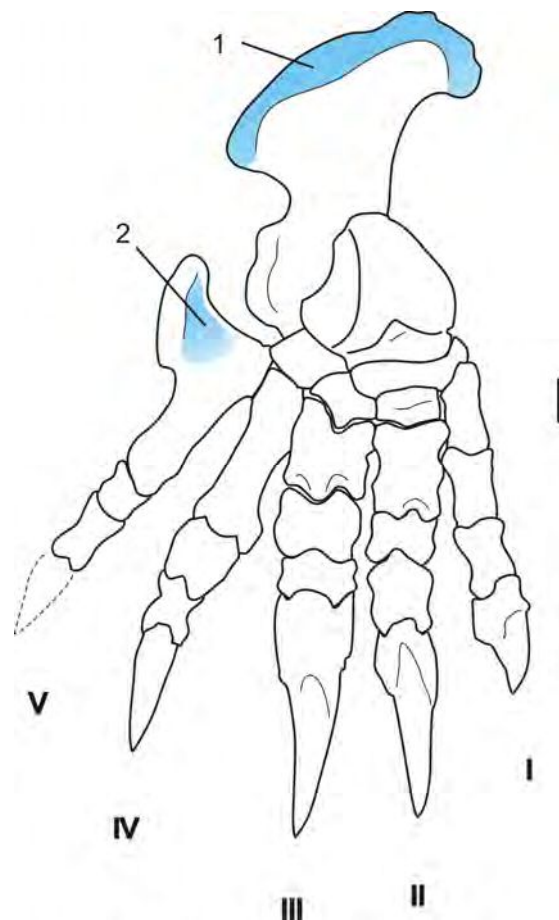


Fig. 6.31. Entesis de origen e inserción del pie derecho generalizado (elaborado a partir de varios especímenes de *Hapalops*, especialmente YPM-VPPU 15523), vista dorso-lateral. 1- entesis conjunta del *m. soleus*, *m. gastrocnemius* y *m. plantaris*, 2- *m. peroneus longus* y *brevis*. Escala = 1 cm., colores como en la fig. 6.20.

M. extensor digitorum longus y *m. peroneus tertius*: para una discusión de la posible entesis de origen de este músculo véase lo explicado previamente para el *m. soleus*. La entesis de inserción, al igual que sucede con otros de los músculos que se insertan en metapodiales y falanges, es difícil de determinar, ya que en las extremidades proximales y distales de estos elementos también encuentran inserción ligamentos.

A continuación se detallan algunos músculos que tienen origen en la cara lateral y el borde anterior de la fibula. Este borde suele ser rugoso y presentar estriaciones, permitiendo ser propuesto como entesis de origen muscular, aunque los límites entre los diferentes músculos no pudieron ser definidos.

M. peroneus longus y *brevis*: en muchos de los especímenes se observa que el borde más anterior de la diáfisis fibular posee cierta rugosidad que permiten proponerlo como la entesis de varios músculos, sin que sea posible delimitar claramente los límites entre los mismos, entre ellos el *m. peroneus brevis*, el *m. peroneus longus*, el *m. peroneus tertius*, el *m. extensor digitorum longus* y el *m. tibialis anterior*. En la cara lateral del calcáneo de la mayoría de los especímenes (*Hapalops* YPM-VPPU 15110, 15523, 15520, FMNH 13146, MPM-PV 3400; Mylodontidae indet. MPM-PV 3406; *Pelecycodon* FMNH 12062) se observa una protuberancia, el proceso troclear, con un surco ventral y otro dorsal para el pasaje de los tendones de los *m. peroneus longus* y *brevis* hacia la cara ventral del autopodio (Fig. 6.32). La robustez del proceso troclear indica un gran desarrollo de los músculos considerados. Respecto de la inserción, *Analcimorphus* (YPM-VPPU 15561) y *Hapalops* (YPM-VPPU 15523, 15562, 15155, 15545, MPM-PV 3404) presentan el borde lateral del metatarsal V expandido en forma de ala, con una suave depresión dorsal y una tuberosidad rugosa terminal (Fig. 6.31 y 6.32). Se interpreta aquí que la depresión dorsal constituye la entesis de inserción del *m. peroneus brevis* y *longus*, mientras que la tuberosidad lateral correspondería a la entesis de inserción del ligamento tarso-metatarsal dorsal y parte de la aponeurosis plantar. La cara ventral de la expansión portaría la entesis del *m. flexor digiti quinti*.

M. flexor digitorum longus: al igual que sucede con el *m. tibialis posterior* y el *m. soleus*, no se han registrado rasgos de interés en la cara posterior de la diáfisis tibial que puedan ser atribuidos a este músculo. Sin embargo, como ya se explicó para el *m. tibialis posterior*, existe una expansión bien desarrollada con trócleas para los tendones de estos dos músculos, que sugieren un gran desarrollo de los mismos (Fig. 6.32). Además, se observa un surco presente en la cara ventral del calcáneo, cerca del borde de la faceta cuboidea y ubicado entre ésta y el *sustentaculum tali* (*Hapalops* YPM-VPPU 15110, 15520, 15523, MPM-PV 3458 y 3400, Mylodontidae indet. MPM-PV 3406, *Peleciodon* FMNH 12062), que se propone alojaba el tendón de este músculo en su tránsito hacia la cara ventral de las falanges.

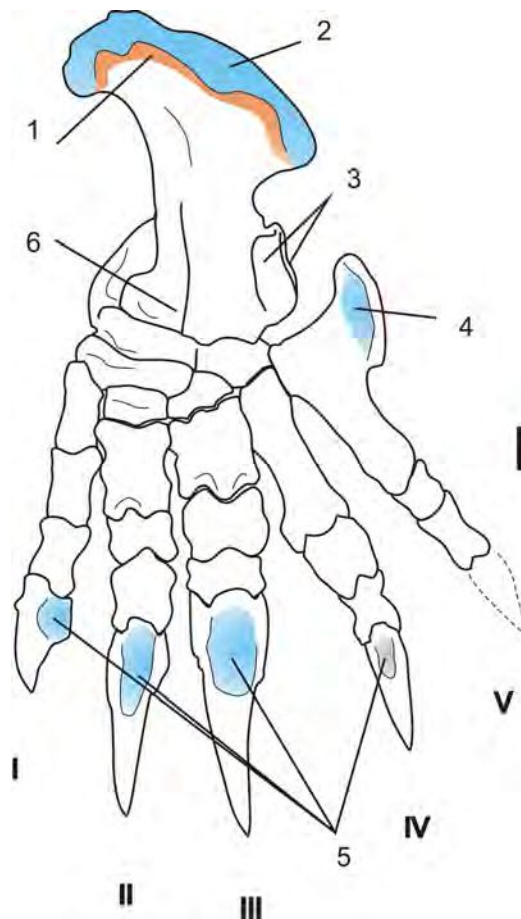


Fig. 6.32. Entesis de origen e inserción del pie derecho generalizado (elaborado a partir de varios especímenes de *Hapalops*, especialmente YPM-VPPU 15523), vista ventro-medial. 1- *m. quadratus plantae*, 2- entesis conjunta del *m. soleus*, *m. gastrocnemius* y *m. plantaris*, 3- trócleas para los tendones de *m. peroneus longus* y *brevis*, 4- *m. flexor digiti quinti*, 5- *m. flexor digitorum longus*, 6- surco para el tendón del *m. flexor digitorum longus*. Escala = 1 cm., colores como en la fig. 6.20.

En la Tabla 6.1 se detalla el nivel inferencial obtenido para aquellos músculos que presentaron entesis claras y bien definidas. Algunas problemáticas en el momento de realizar la identificación de entesis musculares se relacionaron con la escasez de especificidad en las descripciones presentes en la literatura, las cuales no pudieron ser corroboradas o corregidas mediante disecciones, debido a las dificultades para obtener especímenes de perezosos actuales para analizar. Por otro lado, gran parte de la musculatura flexora y extensora de los dígitos de mano y pie presenta áreas de origen muy cercanas e indistinguibles entre sí, como resultó ser el caso para la musculatura flexora de la mano y los músculos extensores de los dedos del pie. La presencia de numerosas fascias tendinosas y ligamentos articulares en las regiones más distales del zeugopodio y en el autopodio también dificultó la identificación de entesis, ya que en muchos casos algunos de los rasgos mejor preservados y claros eran atribuibles con eleda certeza a entesis ligamentosas.

| Musculatura reconstruida | Nivel Inferencial del origen | Nivel Inferencial de la inserción | Nivel Inferencial resultante |
|---------------------------------|-------------------------------------|--|-------------------------------------|
| Miembro anterior | | | |
| <i>M. supraspinatus</i> | I | I | I |
| <i>M. infraspinatus</i> | I | I | I |
| <i>M. subscapularis</i> | I | I | I |
| <i>M. pectoralis major</i> | I' | I | I |
| <i>M. latissimus dorsi</i> | I' | I | I |
| <i>M. deltoides</i> | I | I | I |
| <i>M. teres major</i> | I | I' | I |
| <i>M. teres minor</i> | I' | I' | I' |
| <i>M. coraco-brachialis</i> | I' | I' | I' |
| <i>M. triceps longus</i> | I | I | I |
| <i>M. triceps externus</i> | I' | I | I |
| <i>M. triceps internus</i> | I' | I | I |
| <i>M. anconeus externus</i> | I' | I' | I' |
| <i>M. anconeus internus</i> | I' | I | I |
| <i>M. biceps brachii</i> | I' | I | I |
| <i>M. brachioradialis</i> | I' | I' | I' |
| <i>M. palmaris longus</i> | I | I' | I |
| <i>M. pronator teres</i> | I' | I' | I' |
| Grupo flexor digital y carpal | I | I' | I |
| Grupo extensor digital y carpal | I | I' | I' |
| <i>M. supinator</i> | I | I' | I |

| Miembro posterior | | | |
|--------------------------------|----|----|----|
| <i>M. ilio-psoas</i> | I | I | I |
| <i>M. pectineus</i> | I' | I' | I' |
| <i>M. sartorius</i> | I | I | I |
| <i>M. gracilis</i> | I' | I | I |
| <i>M. tensor fasciae latae</i> | I' | I | I |
| <i>M. adductores</i> | I' | I' | I' |
| <i>M. gluteus maximus</i> | I | I | I |
| <i>M. gluteus medius</i> | I | I | I |
| <i>M. gluteus minimus</i> | I | I | I |
| <i>M. piriformis</i> | I' | I | I |
| <i>M. biceps femoris</i> | I | I' | I |
| <i>M. semitendinosus</i> | I | I' | I |
| <i>M. semimembranosus</i> | I | I' | I |
| <i>M. gastrocnemius</i> | I | I | I |
| <i>M. soleus</i> | I' | I | I |
| <i>M. popliteus</i> | I | I | I |

Tabla 6.1. (viene de la página precedente). Musculatura reconstruida con el menor grado de especulación posible para los taxones mejor conservados (*Hapalops*, *Eucholoeops*, *Analcimorphus*, *Preprotherium*, *Analcitherium* y *Nematherium*). Se grafica el nivel de inferencia obtenido para origen e inserción, y el nivel de inferencia final.

6.2.3. CONSIDERACIONES FINALES SOBRE LA RECONSTRUCCIÓN

En general, la musculatura reconstruida concuerda con la de los Pilosa actuales (fundamentalmente los Vermilingua) y a un esquema básico para un mamífero generalizado. Las mayores diferencias con los perezosos actuales están concentradas en los músculos y tendones de la mano y del pie, ya que los perezosos santacrucenses son pentadáctilos al igual que *Tamandua* y *Myrmecophaga*, mientras que los perezosos actuales exhiben reducción en el número de dedos y fusión o confluencia de los tendones y músculos que se insertan en los autopodios en general. Sin embargo, la naturaleza esquiva de las entesis presentes en los elementos óseos del autopodio hace sumamente difícil evaluar si los rasgos observados se atribuyen a entesis musculares o a ligamentosas. Un problema especialmente agudo es que muchísimas entesis muy bien desarrolladas y visibles en los especímenes fósiles son muy débiles o prácticamente invisibles en los perezosos actuales, siendo *Bradypus* el más problemático. Más aún, dada la cantidad de articulaciones presentes, las mayor parte de los rasgos podrían ser

atribuidos a inserción de ligamentos. Por otro lado, la mayoría de los músculos que se insertan en los metapodiales y falanges lo hacen por medio de tendones o fascias comunes, lo cual vuelve prácticamente imposible evaluar su naturaleza. Como resulta claro de las descripciones anteriores, la mayor resolución de la reconstrucción se logra en los músculos que se originan o insertan en el estilopodio y en el zeugopodio proximal, volviéndose la reconstrucción progresivamente más dificultosa a medida que se progresa a regiones más distales del miembro.

En relación a la musculatura del miembro anterior y cintura escapular, se destaca el grado de desarrollo de la plataforma deltopectoral. En los perezosos santacrucenses, similarmente a otros xenartros, la inserción del *m. deltoides* y *m. pectoralis* se extendería hasta la mitad de la diáfisis (*Hapalops*, *Eucholoeops*) o inclusive algo más (*Analcitherium* y *Nematherium*), incrementando la ventaja mecánica de estos músculos involucrados en la abducción, aducción y retracción del húmero, aunque no tanto como en los Vermilingua actuales. Sin embargo, la musculatura intrínseca de la cintura escapular (*m. supra e infraspinatus*, *m. subscapularis*) no parece muy desarrollada, sugiriendo poco esfuerzo mecánico con el hombro en extensión. Otro grupo de músculos muy poderosos son los grupos flexores y extensores de zeugopodio y autopodio, especialmente algunos como el *m. brachioradialis* y *m. pronator teres*, involucrados no sólo en la pronación y supinación si no también en la retracción del zeugopodio. El espacio de acomodación ofrecido por el ectepicóndilo y el entepicóndilo para el desarrollo en volumen de estos grupos musculares es notable en todos los géneros, pero más especialmente en los milodóntidos.

En suma, la musculatura del miembro anterior de los perezosos santacrucenses los proveería de enorme potencia muscular en aducción y retracción del brazo, en flexión-extensión del antebrazo y en la prensión de la mano.

En referencia al miembro posterior, la musculatura vinculada a la abducción y extensión del fémur estaría muy bien desarrollada, especialmente la del trocánter mayor del fémur, indicando marcadas capacidades de abducción más que de extensión poderosa del estilopodio. Lo mismo ocurre con la musculatura inserta en el tercer trocánter, involucrada también en la extensión y abducción poderosas del fémur. La musculatura del grupo del tendón *pes anserinus*, cuya inserción se prolonga casi hasta la mitad de la diáfisis tibial, indica una gran ventaja mecánica para la aducción y flexión del zeugopodio. Sin embargo, no parece suceder lo mismo con la musculatura extensora

del zeugopodio, como por ejemplo el *m. quadriceps femoris*, musculatura que habría estado muy desarrollada pero con escasa ventaja mecánica en su inserción, a juzgar por la escasa protrusión anterior de la tuberosidad tibial. No es el caso del grupo de los aductores, un grupo muscular que habría tenido un importante brazo de momento además de un gran desarrollo areal. Es de destacar también el marcado desarrollo que habría tenido el *m. popliteus*, un músculo involucrado de manera muy importante en la rotación controlada de la tibia con respecto al fémur durante la flexión de la rodilla. La expansión notable del túber calcáneo, además de aumentar la superficie plantar del pie plantígrado de estas formas, indica claramente una musculatura extensora del pie (*m. gastrocnemius* y *m. soleus*) notablemente desarrollada en volumen, capaz de desarrollar una enorme potencia. Por último, en referencia a la musculatura de inserción en metatarso y falanges, los canales para la acomodación y deslizamiento de los músculos flexores del pie sugieren que estos grupos musculares serían capaces de gran fuerza flexora.

Así, se propone que los perezosos santacruceses poseían miembros posteriores capaces de ejercer gran potencia muscular en extensión y aducción del muslo, en flexión y abducción de la pantorrilla, y en extensión del pie y flexión de los dedos.

6.2.4. APLICABILIDAD DEL EPB

La aplicabilidad del EPB en el contexto de esta Tesis es problemática. Muchos de los músculos con niveles inferenciales I' deben su categorización al hecho de que los elementos óseos de los perezosos actuales son de menor tamaño y más gráciles que los de los perezosos santacruceses, por lo que es muy común que la mayoría de las entesis musculares sean difíciles de visualizar. Por ejemplo, en el caso de *Bradypus* se hizo imposible reconocer algunas entesis claramente visibles en los ejemplares fósiles.

Por otra parte, debido a que la musculatura del aparato apendicular de los mamíferos es sumamente conservadora, la aplicación del EPB no se justifica a la luz de la búsqueda y reconocimiento de problemáticas al nivel de presencia-ausencia de músculos. En los taxones en estudio (como en muchos otros mamíferos) la problemática mayor a discutir se relaciona con desarrollo relativo de la musculatura y cambios en el recorrido o en la posición de las entesis sobre el hueso, más que a presencia-ausencia de

los elementos musculares. Nótese que todos los músculos reconstruidos presentaron niveles de inferencia de I y I'.

Por último, no resulta clara su aplicación cuando se reconocen cambios en la homología del elemento óseo que porta la entesis, como es el caso de *m. biceps brachii* en *Bradypus*, que puede insertarse en el radio, en la ulna o en ambos elementos (véase Windle y Parsons, 1899). Esta dificultad dispara interrogantes metodológicos concernientes a la homología que se evalúa en el EPB. ¿Se testea la homología de la entesis? ¿O del elemento óseo que la porta? Se propone reevaluar críticamente la aplicabilidad del EPB en la reconstrucción muscular (al menos de la musculatura apendicular) en mamíferos fósiles.

6.3. MORFOLOGÍA FUNCIONAL CUALITATIVA

6.3.1. FUNCIÓN

En esta sección se realiza una interpretación funcional de los principales accidentes óseos descritos en la Sección 6.1, de acuerdo a las conceptualizaciones ya expuestas en los capítulos 3 y 5. Al final de la descripción para cada miembro (anterior y posterior) se incluye una tabla que sintetiza las funciones inferidas para cada uno de los rasgos óseos.

MIEMBRO ANTERIOR Y CINTURA ESCAPULAR (Tabla 6.2)

ESCÁPULA (Figs. 5.1, 6.1, 6.20 y 6.21, Lám. 3)

El contorno general de la escápula de los mamíferos ha sido relacionado a diversos factores funcionales. Oxnard (1963) considera que la forma general de la escápula es de particular interés debido a que se encuentra completamente suspendida por músculos y no está firmemente conectada al esqueleto axial, por lo que su morfología es muy dependiente de factores funcionales. El contorno general de la escápula, en los perezosos santacruceses *Hapalops*, *Eucholoeops* y *Peleciodon*, es ligeramente triangular, similar a la de *Choloepus*, no de forma trapezoidal como en *Bradypus* (Fig. 6.1).

Borde vertebral. La morfología del borde vertebral está vinculada a la acción de la musculatura protractora y retractora de la escápula (*m. serratus* y *m. levator scapulae*; véase Smith y Savage, 1956). De este modo, en aquellas formas que presentan un borde vertebral inclinado anteriormente aumenta la importancia de la musculatura retractora del húmero (*m. serratus* y *rhomboideus posterior*), como en *Choloepus* y *Bradypus*. Independientemente de su inclinación, la extensión del borde vertebral es un indicador del desarrollo de la musculatura retractora escapular. Argot (2001) reconoce en los marsupiales Didelphidae que aquellos con bordes vertebrales expandidos son formas que enfrentan esfuerzos mecánicos considerables relacionados con la protracción y retracción de la escápula, mientras que las formas que presentan bordes vertebrales más inclinados anteriormente y menos expandidos, están menos sometidas a estos esfuerzos.

Eucholoeops evidencia la mayor expansión del borde vertebral, el cual es recto en *Hapalops*, aunque ninguno presenta un borde vertebral tan tendido anteriormente como en los perezosos actuales. El desarrollo de sus bordes vertebrales indica que la musculatura protractora y retractora no necesitaba ser potente para contrarrestar elevadas exigencias mecánicas como en los Vermilingua y en *Priodontes*.

Borde craneal. El borde craneal o supraespinoso de la escápula de los perezosos santacruceses es recto, al igual que en *Tamandua*, *Myrmecophaga* y *Priodontes*. En los perezosos actuales y en *Cyclopes*, el borde craneal convexo maximiza el área de inserción de la musculatura protractora escapular (*m. levator scapulae* y *rhomboideus anterior*). Ambos grupos musculares también tienen una importante función como musculatura estabilizadora de la posición de la escápula durante esfuerzos mecánicos, especialmente los tensionales con la escápula en protracción (Argot, 2001). Así, la presencia de bordes craneales relativamente rectos, indica que las escápulas de los perezosos santacruceses en general estarían menos involucradas en contextos mecánicos de protracción que los perezosos actuales y *Cyclopes*.

Fosa postescapular. El desarrollo de la fosa postescapular se vincula tanto a la ventaja mecánica de la musculatura retractora del húmero (*m. teres major*, principalmente, véase Taylor, 1985), como a su desarrollo en volumen. El *m. teres major* (Fig. 6.20) también posee funciones como aductor y rotador interno del húmero (Argot, 2001). La fosa postescapular no se encuentra tan expandida en los perezosos santacruceses como en los Vermilingua y en *Priodontes* y *Cabassous*. Está más desarrollada en *Eucholoeops* que en los otros dos géneros, siendo *Pelecypodon* el género que presenta menor desarrollo (aunque es probable que se trate de un individuo juvenil o subadulto), de manera similar a *Bradypus* (Fig. 6.1). Tampoco la espina escapular secundaria presenta un desarrollo como el de los Vermilingua o armadillos actuales (*Priodontes*, *Cabassous*). Así, se puede proponer que los perezosos santacruceses poseían menor potencia de retracción del húmero que *Myrmecophaga*, *Tamandua* y los armadillos como *Priodontes* y *Cabassous*, aunque mayor que en los perezosos actuales y en *Cyclopes*.

Fosa supraespinosa e infraespinosa. El tamaño relativo de las fosas supra e infraespinosa tiene importancia funcional. La expansión de la fosa supraespinosa respecto de la infraespinosa puede vincularse no solamente con mayores capacidades de proyección y abducción del húmero, sino también con un mayor anclaje de músculos protractores del hombro y estabilizadores de la escápula (*vide supra*, Fig. 6.20). Respecto al desarrollo de la fosa infraespinosa, el *m. infraspinitus* tiene funciones como abductor (Argot, 2001) y rotador externo del húmero (Argot, 2001; De Iuliis y Pulerá, 2010). Además, estabiliza la articulación en posturas extremas.

En los perezosos santacruceses ambas fosas, supra e infraespinosa, son aproximadamente de dimensiones similares (Fig. 6.1), como en *Myrmecophaga*, *Tamandua* y los armadillos *Priodontes* y *Dasybus*, siendo la supraespinosa ligeramente más grande que la infraespinosa, aunque sin llegar a serlo tanto como en los perezosos actuales y *Cyclopes*. Así, existen evidencias para proponer capacidades de elevación y proyección del húmero menos desarrolladas que en los perezosos actuales y *Cyclopes*. Por otra parte, el *m. supraspinatus* también cumple un papel como protector de la estabilidad de la articulación gleno-humeral ante esfuerzos compresivos (véase Argot, 2001). También se puede proponer que los perezosos santacruceses no mostraban capacidades de rotación externa del húmero tan marcadas como los perezosos actuales y *Cyclopes*, sino con un grado similar al observado en *Myrmecophaga*, *Tamandua* y *Priodontes*.

Espina escapular y proceso acromion. La espina escapular, alta y bien desarrollada, sugiere un *m. trapezius* robusto, involucrado en la retracción y el soporte de la escápula. El desarrollo del acromion está vinculado al del *m. deltoides*, un músculo involucrado en la abducción, elevación y retracción del húmero (Argot, 2001; Sargis, 2002a; Candela y Picasso, 2008), así como también en la estabilización de la articulación ante grandes esfuerzos mecánicos. La expansión del proceso acromion y la protrusión del mismo por delante de la cavidad glenoidea han sido relacionadas con una articulación acromio-clavicular robusta así como con un gran desarrollo del *m. deltoides* alrededor de la articulación gleno-humeral, estabilizándola ante movimientos en las tres dimensiones (Argot, 2001).

A partir del grado de desarrollo del acromion, puede proponerse que la articulación gleno-humeral de los géneros considerados (*Hapalops* y *Eucholoeops*) no

estaba preparada para demandas mecánicas mayores que en los perezosos actuales y los Vermilingua como *Myrmecophaga*. Analizando el acromion con más detalle, puede afirmarse que en *Hapalops* el *m. deltoides* estaba mejor preparado para colaborar en la elevación del húmero que en *Eucholoeops*, como sugiere su acromion más expandido cranealmente, extendiéndose por delante de la cavidad glenoidea (Fig. 6.1). Por otra parte, la presencia en *Hapalops* de un arco acromio-coracoideo osificado (o al menos con tendencia a la osificación) puede ser interpretado como indicador de elevadas tensiones mecánicas aplicadas en la articulación gleno-humeral.

Proceso coracoideo. El proceso coracoideo no evidencia un valor funcional muy marcado; incluso se lo ha reconocido como un rasgo filogenéticamente conservador (Monteiro y Abe, 1999).

Fosa glenoidea. La morfología de la fosa glenoidea, de contorno piriforme y con su mitad anterior incurvada ventralmente junto con el proceso coracoideo, sugiere un importante contacto gleno-humeral cuando la escápula y el húmero articulaban en ángulo recto. El ápice incurvado ventralmente podría haber cumplido una función como tope articular ante la hiperextensión del húmero (Fig. 6.33), para prevenir la dislocación del mismo ante fuerzas compresivas con la articulación en flexión (Argot, 2001). Una hipótesis accesoria es que la escápula podría haber tenido una disposición más bien horizontal. De una manera u otra, parece que la articulación gleno-humeral estaba preparada para una postura altamente flexionada -como señala Argot (2001) para algunos Didelphidae- y/o involucrando fuertes exigencias mecánicas en flexión.

HÚMERO (Figs. 5.1, 6.2, 6.3, 6.4 y 6.23, Láms. 4 y 5)

Como ya fue indicado más arriba, el húmero de los perezosos santacruceses es macizo y robusto cuando se lo compara con los perezosos actuales. Su robustez y el grado de desarrollo de los accidentes óseos vinculados a la inserción de músculos (entesis) recuerdan a *Myrmecophaga*, *Tamandua* y los armadillos *Priodontes* y *Cabassous*. En los milodóntidos *Nematherium* y *Analcitherium*, la robustez es más acentuada.

Cabeza humeral. Argot (2001) propone, en base a los estudios realizados por Roberts (1974), que cabezas humerales esféricas indican movimientos rápidos de miembros alargados con musculatura concentrada proximalmente. Por el contrario, cabezas humerales alargadas en sentido antero-posterior favorecen la flexión-extensión limitada al plano parasagital (Sargis, 2002a) y reducen los movimientos transversales. En los perezosos santacruceses analizados, la morfología de la cabeza humeral, volcada posteriormente, otorga soporte adicional a la hipótesis de que la articulación gleno-humeral estaba preparada para fuertes demandas mecánicas en flexión y/o una posición flexionada usual.

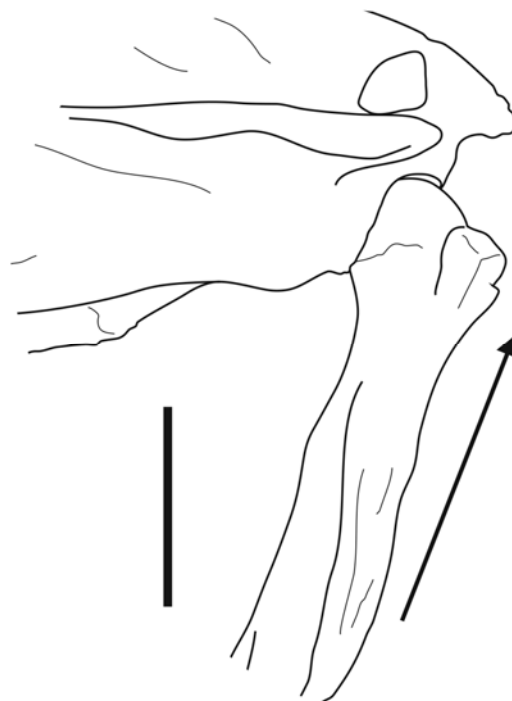


Fig. 6.33. Articulación entre la fosa glenoidea escapular y la cabeza humeral en *Eucholoeops* (a- MPM-PV 3403). Obsérvese como el ápice de la fosa glenoidea oficia de tope articular ante esfuerzos compresivos sobre la articulación (flecha). Escala = 5 cm.

Tuberosidad lateral y medial. La morfología de las tuberosidades permite una amplia movilidad de la articulación gleno-humeral, especialmente en protracción y abducción. La situación opuesta, como se observa en *Priodontes*, se relaciona con movimientos más restringidos al plano parasagital (Fig. 6.2; véanse Argot, 2001; Polly, 2007;

Candela y Picasso, 2008) y con una mayor estabilización de la articulación (Szalay y Sargis, 2001). En general el túber medial está muy bien desarrollado y su protrusión medial incrementa la ventaja mecánica del *m. subscapularis* en la rotación interna del humero y la aducción, especialmente en los milodóntidos. Adicionalmente, las tuberosidades bajas del húmero podrían otorgar mayor integridad estructural a la articulación permitiendo a los tendones de los *m. supra* e *infraspinatus* un área de inserción extensiva cercana a la cabeza humeral (Sargis, 2002a; Candela y Picasso, 2008). Otro músculo relacionado con la estabilización de la articulación es el *m. subscapularis* (McEvoy, 1982 en Candela y Picasso, 2008). El surco bicipital ancho y somero sugiere un tendón del *m. biceps* no especialmente robusto. Este músculo actuaría confinado por el *m. pectoralis*.

Plataforma deltopectoral. El desarrollo de la plataforma deltopectoral indica un gran desarrollo de la musculatura deltoidea, a pesar de lo que sugiere la morfología del acromion. Además, la extensión distal de la plataforma implica un brazo de palanca de dicha musculatura mucho mayor que en los perezosos actuales y los Vermilingua, asemejándose a la condición presentada por *Priodontes*, *Dasypus*, *Chaetophractus* (Fig. 6.34). Por otra parte, la expansión lateral de la plataforma deltopectoral, si bien menor que en los Vermilingua y los armadillos como *Priodontes*, *Cabassous* y *Chaetophractus*, permitiría una ventaja mecánica del *m. deltoides* como retractor del húmero mayor que la observada en los perezosos actuales. Sin embargo, al no estar tan expandida lateralmente como en los Vermilingua, su potencial en la rotación lateral del húmero (Taylor, 1985) sería menor. Respecto al *m. pectoralis*, la extensión distal de la plataforma deltopectoral incrementaría la contribución mecánica de este músculo como aductor y rotador interno del húmero (Fig. 6.23), en comparación con la condición observada en los perezosos actuales.

Cresta supracondilar. La extensión de la cresta supracondilar, equivalente al que se observa en los Vermilingua y *Priodontes*, *Cabassous*, *Chaetophractus*, indica un gran desarrollo de la musculatura flexora del zeugopodio, con una buena ventaja mecánica, permitiendo una flexión poderosa del mismo cuando el autopodio estaba en semi-pronación (véase Argot, 2001).

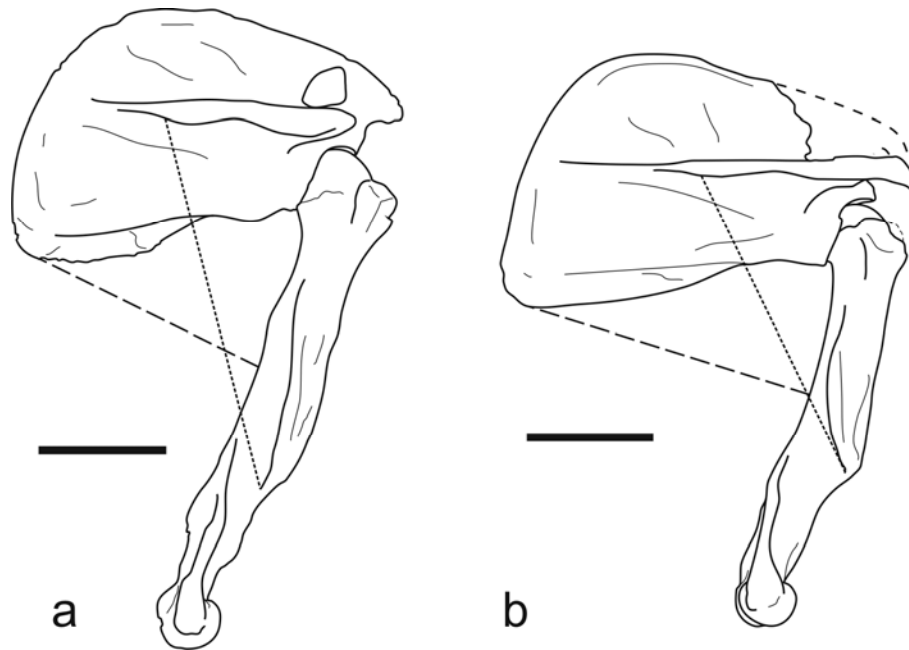


Fig. 6.34. Posición flexionada del húmero en *Eucholoeps* (a- MPM-PV 3403) y *Hapalops* (b- escápula MPM-PV 3412 y húmero MPM-PV 3467). Nótese la posición relativa del ápice de la fosa glenoidea en ambos casos y la situación baja de las tuberosidades humerales. Líneas de acción del *m. deltoideus* (línea punteada densa) y del *m. teres major* (línea punteada ancha), retractores del húmero. Nótese la elevada ventaja mecánica del *m. deltoideus* gracias a su inserción distal sobre el húmero. Escala = 5 cm.

Entepicóndilo. El gran desarrollo del entepicóndilo está directamente relacionado con el desarrollo y la ventaja mecánica de la musculatura flexora carpal y digital. De este modo, se propone que los perezosos santacruceses (y más especialmente los milodóntidos) eran capaces de ejercer una gran potencia flexora carpal y digital, mucho más que sus representantes actuales y similar a *Myrmecophaga*, aunque no tan potente como en *Tamandua* y *Cyclopes*. Particularmente importante es el *m. pronator teres* (Fig. 6.23), un músculo involucrado no sólo en la pronación y en la flexión del zeugopodio, sino también en la estabilización de la articulación humero-radial junto con el *m. brachioradialis* (Candela y Picasso, 2008). Otro músculo que se origina del entepicóndilo, pero esta vez de su cara posterior, es el *m. anconeus*. Este músculo está involucrado en la estabilización de la articulación humero-ulnar en posturas flexionadas y cuando la articulación se encuentra en abducción (Argot, 2001). La extensión del entepicóndilo (y del borde medial del olecranon) es coherente con un mayor desarrollo del *m. anconeus* en los perezosos santacruceses en comparación con los actuales, indicativa de mayores necesidades de estabilización articular.

Fosa olecraneana. La morfología de la fosa olecraneana, más bien somera, sugiere que la extensión completa del zeugopodio no era posible. Esta característica funcional estaría asociada a posturas flexionadas (Argot, 2001; Szalay y Sargis, 2001; Sargis, 2002a; Candela y Picasso, 2008) de la articulación humero-ulnar.

Articulación humeral distal.

La conformación de la superficie articular (Figs. 6.2 y 6.4), con un capítulo globular, sin reborde capitular y de buen tamaño, y una tróclea más bien aplanada, sugiere que el capítulo, más que el proceso coronoides ulnar, sería el principal punto de transmisión de fuerzas mecánicas entre zeugopodio y estilopodio con la articulación en flexión. Asimismo, el desarrollo similar del capítulo y tróclea en vista distal sugiere que la transmisión de cargas mecánicas con el zeugopodio en extensión era compartida por ambas estructuras. La presencia de bordes bien marcados para la mitad posterior de la tróclea indica una necesidad de estabilización de la articulación durante la extensión.

Adicionalmente, el grado de esfericidad del capítulo sugiere buenas capacidades de rotación del radio sobre el capítulo cuando el zeugopodio estaba en flexión. El reborde capitular se ha vinculado a una estabilidad incrementada de la articulación (Argot, 2001; Candela y Picasso, 2008) y/o la facilitación de la pronación-supinación (Candela y Picasso, 2008), por lo que la ausencia de reborde capitular en los perezosos santacruceses indicaría menores requerimientos de estabilización de la articulación radio-humeral que en los armadillos *Priodontes* y *Chaetophractus*. Como se verá después, la evidencia concerniente a las capacidades de pronación-supinación es algo contradictoria.

ULNA (Figs. 5.2, 6.5 y 6.24, Láms. 6 y 7)

La ulna de los perezosos santacruceses es también robusta como la de los Vermilingua, claramente más fuerte que la delgada y grácil ulna de *Bradypus* y *Choloepus*.

Olecranon. El desarrollo del olecranon representa el brazo de palanca del *m. triceps*. Así, el olecranon fuerte y bien desarrollado de los perezosos santacruceses indica la extensión del zeugopodio con mayor fuerza muscular que en los perezosos actuales,

más similar a las de los Vermilingua, aunque sin equipararseles. El *m. triceps* actúa en la locomoción durante la fase propulsiva, produciendo empuje al extender el zeugopodio, independientemente del tipo de sustrato, aunque el mecanismo de soporte del peso corporal no sea el mismo (véase Argot, 2001). El *m. triceps* también tiene función como colaborador en la flexión de la articulación gleno-humeral cuando el zeugopodio está fijo o en flexión (Fig. 6.36).

El borde anterior del olecranon, inclinado posteriormente en *Eucholoeops* y *Prepothorium* (Fig. 6.5), indica mayor capacidad de extensión del zeugopodio que en *Hapalops*, donde el borde anterior del olecranon es mucho más recto debido a la curvatura de la diáfisis ulnar y contacta con la superficie de la fosa olecraneana del húmero con un ángulo de extensión menor. La diferente configuración observada en *Hapalops* tiene consecuencias en la ventaja mecánica del *m. triceps*: en *Hapalops* sería mayor con el zeugopodio en flexión y menos eficiente en extensión, mientras que en *Eucholoeops* y *Prepothorium* sería ligeramente mayor en extensión (Fig. 6.35).

Escotadura semilunar. La morfología de la escotadura semilunar tiene escotaduras ulnares amplias y abiertas que permiten un amplio rango de movimientos en flexión-extensión (Argot, 2001), mientras que escotaduras más cerradas restringen la movilidad o estabilizan la articulación. De este modo, la escotadura ulnar profunda y bien delimitada que poseen los perezosos santacrucenses indica una articulación bastante estabilizada, con buena transmisión de cargas mecánicas entre el proceso coronoides ulnar y el húmero, especialmente en *Eucholoeops* y *Prepothorium*. Sin embargo, la morfología de la mitad anterior de la tróclea humeral, más bien somera, indica escasa estabilización medial de la articulación (*vide supra*, Fig. 6.2). Así, los perezosos santacrucenses muestran un mosaico de rasgos: mientras que la morfología de la tróclea humeral sugiere una articulación humero-ulnar móvil, no sometida a fuertes demandas mecánicas, la morfología de la escotadura semilunar indica lo contrario, es decir gran estabilización de la articulación y movimiento restringido a la flexión-extensión.

Epífisis distal - proceso estiloides. El proceso estiloides robusto señala que en los perezosos santacrucenses existían fuertes demandas mecánicas relacionadas a la transmisión de cargas entre el cuneiforme y la ulna, especialmente en flexión y ligera desviación ulnar. Por otra parte, la ausencia de una superficie articular bien desarrollada

para el radio es otra evidencia a favor de una limitada capacidad de pronación-supinación.

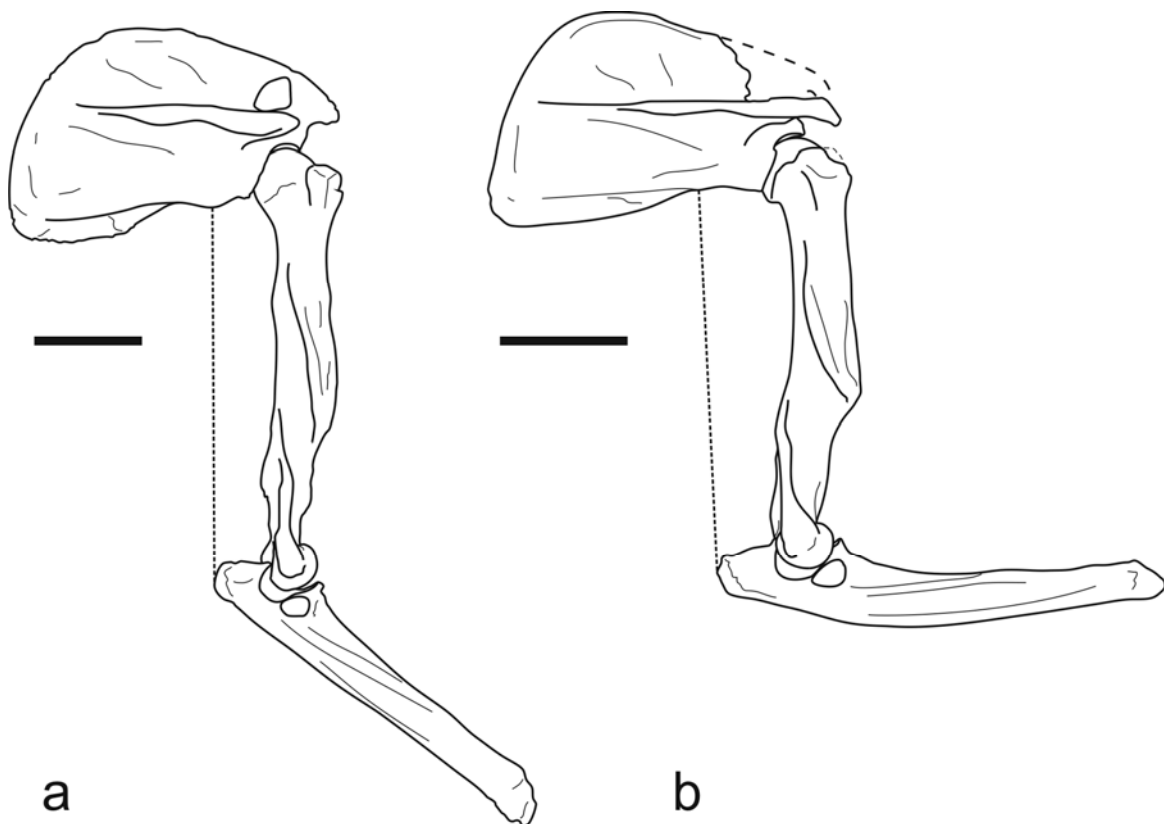


Fig. 6.35. Postura del codo para una ventaja máxima del extensor del antebrazo *m. triceps longus* - línea de acción punteada - en *Eucholoeps* (a- MPM-PV 3403) y *Hapalops* (b- escápula MPM-PV 3412, húmero y ulna MPM-PV 3467). Nótese la diferencia en el grado de extensión del antebrazo en el momento de la mayor ventaja mecánica para el músculo en cuestión. Escala = 5 cm.

RADIO (Figs. 5.2, 6.6, 6.7, 6.8 y 6.25, Láms. 8 y 9)

El radio de los perezosos santacrucenses, como otros elementos del esqueleto apendicular, es robusto y corto, mucho más que en *Bradypus* y más semejante al de *Choloepus*. El grado de robustez recuerda al radio de *Myrmecophaga* y *Tamandua*. Al igual que en estos últimos y en *Choloepus*, la diáfisis está curvada anteriormente.

Cabeza radial. La morfología de la cabeza radial es indicadora de las capacidades de pronación-supinación (Candela y Picasso, 2008). En los mamíferos en general, una cabeza radial de contorno circular permite una mayor movilidad, facilitando los movimientos rotacionales del radio sobre el capítulo, que determinan la capacidad del autopodio de pronar y supinar. Una cabeza más rectangular, lateralmente alongada,

restringe la rotación radial y previene la supinación, lo cual beneficia mecánicamente los movimientos limitados al plano parasagital, en los que es necesaria una mayor estabilidad (Szalay y Sargis, 2001; Candela y Picasso, 2008). Los movimientos de pronación-supinación se llevan a cabo mediante la rotación de la cabeza radial sobre el capítulo humeral, deslizándose además la primera sobre la faceta radial adyacente a la escotadura ulnar. Es decir, además de la relación articular entre el capítulo y la fóvea de la cabeza radial, es funcionalmente importante la relación articular entre el borde de la cabeza radial y la faceta radial ulnar. Si esta faceta es plana o presenta sólo una suave curvatura, como en los perezosos santacrucenses, la supinación se vería restringida (Argot, 2001).

Tanto la forma ovalada de la cabeza radial como la naturaleza plana de las facetas que articulan radio y ulna en los perezosos santacrucenses sugieren cierta limitación a los movimientos de rotación del radio sobre el capítulo (pronación y supinación), aunque la forma del capítulo humeral pareciera sugerir lo contrario (*vide supra*). Adicionalmente, tal limitación en las capacidades de supinación evidenciada por la forma oval de la cabeza radial redundaría en una mayor estabilización de la articulación (Argot, 2001), en consonancia con las evidencias que señalan fuertes demandas mecánicas. Al menos, las capacidades de pronación-supinación parecen haber sido más restringidas que las de los perezosos actuales. También podría sugerirse que la limitación postural del radio para la pronación se reflejaría en el apoyo de la mano en el sustrato, más sobre el lado ulnar que sobre la faz palmar del autopodio.

Tuberosidad bicipital. La tuberosidad bicipital (Fig. 6.7), robusta y ubicada a una distancia similar del centro de la escotadura ulnar que el extremo del olecranon, indica un potente brazo de palanca del *m. biceps*, similar al que presentan los Vermilingua, sugiriendo una mayor fuerza flexora de la articulación estilopodio-zeugopodio que en los perezosos actuales (Fig. 6.36).

Diáfisis radial. La diáfisis robusta y curvada medialmente y en su mitad distal, representa un incremento de la importancia de la musculatura pronadora y supinadora inserta en la región citada con respecto a los perezosos actuales. La curvatura medial de la diáfisis radial incrementa la ventaja mecánica de los músculos *pronator teres* y *brachioradialis* (Fig. 6.36, véase también Argot, 2001). Otro músculo vinculado a la

expansión areal de la mitad distal de la diáfisis es el *m. pronator quadratus*, un músculo involucrado en la integridad estructural del zeugopodio distal ante esfuerzos mecánicos que podrían tender a desarticularlo. A este respecto, *Nematherium* es la forma con mayor desarrollo de ambas musculaturas y, por lo tanto, mayor fuerza en flexión y mayor exigencia mecánica sobre la articulación radio-ulnar distal.

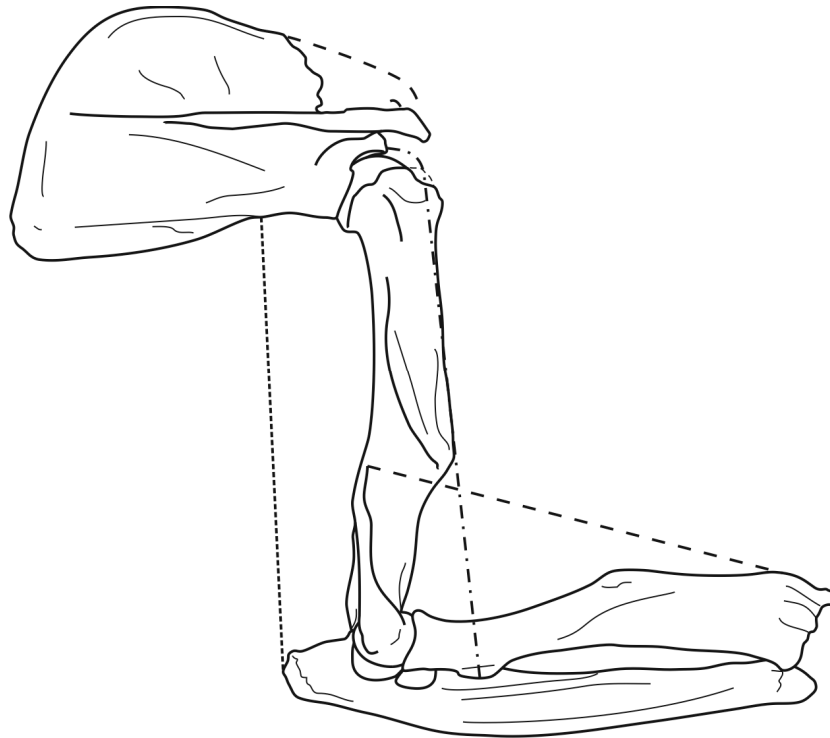


Fig. 6.36. Extensión y flexión del antebrazo en *Hapalops* (MPM-PV 3412 escápula, MPM-PV 3467 húmero y ulna, MPM-PV 3404 radio). Extensor del antebrazo: *m. triceps longus* - línea de acción en punteado denso -; flexores del antebrazo: *mm. biceps brachii* y *brachialis* -línea de acción aproximada en punteado alternado- y *m. brachioradialis* -línea de acción en punteado ancho. Los elementos de distintos especímenes fueron re-escalados para respetar las relaciones de proporción.

Epífisis distal - proceso estiloides - articulación ulno-radial distal. Los surcos para los tendones de la musculatura extensora carpal y digital, bien marcados en todas las formas, indican una importancia funcional de estos similar a la observada en *Choloepus* y en los Vermilingua. La fosa glenoidea carpal, ligeramente inclinada hacia la cara posterior, puede indicar que la articulación radio-carpal no estaría capacitada para una gran extensión y sí para flexión. La foseta para la articulación con el extremo distal de la ulna, triangular y somera, sugiere que el movimiento de rotación (pronación-

supinación) del radio sobre la ulna distal no era muy usual o al menos no implicaba cargas mecánicas fuertes, lo que está en consonancia con la evidencia aportada por la morfología de la cabeza radial y de las facetas ulnar-radial proximal y distal.

AUTOPODIO ANTERIOR (Figs. 5.2 y 6.9 y Lám. 10)

La morfología de la primera serie de elementos carpales (escafoides, semilunar y cuneiforme), con una curva convexa suave y bien delimitada, indica buenas capacidades de rotación dentro de la fosa glenoidea radial. Esto sugiere, si bien es difícil realizar inferencias acerca del grado de desviación máxima en flexión-extensión, que la articulación era robusta y bien preparada para funcionar bajo altas demandas mecánicas. La presencia de un reborde medial del escafoides indica que este reborde podría funcionar como un tope articular a la desviación radial de la mano, sugiriendo que, si bien era posible el apoyo del autopodio sobre su borde ulnar, como en *Tamandua*, el ángulo entre el autopodio y el zeugopodio no era muy acusado. No se han encontrado evidencias de mecanismos de desviación ulnar similares a los descritos para *Choloepus* (ver Mendel, 1979).

La robustez de metapodiales y de las falanges proximales, además de sus superficies articulares alongadas en sentido dorso-palmar, indican también fuertes demandas mecánicas sobre el segmento metapodio-acropodio proximal, con alta estabilidad articular y movilidad sumamente restringida la flexión-extensión.

El gran desarrollo del tubérculo subungueal indica una gran potencia de la musculatura flexora digital, no sólo permitiendo gran fuerza en la flexión si no también previniendo la hiperextensión ante fuertes exigencias mecánicas (Argot, 2001).

| | Cualificación del rasgo | Significación funcional |
|-----------------|--|--|
| ESCAPULA | Borde vertebral no muy expandido ni inclinado anteriormente | Bajas necesidades de estabilización ante demandas mecánicas en protracción-retracción |
| | Borde craneal recto | Bajas necesidades de estabilización ante demandas mecánicas en protracción-retracción |
| | Fosa postescapular no expandida | Potencia de retracción del húmero no incrementada |
| | Fosas supra e infraespinosas de dimensión similar | Capacidad de protracción del húmero no incrementada |
| | Espina escapular robusta | Alta capacidad de estabilización y retracción de la escápula |
| | Acromion poco expandido | Bajas necesidades de estabilización de la articulación gleno-humeral |
| | Fosa glenoidea con ápice incurvado ventralmente | Fuertes demandas mecánicas con la articulación gleno-humeral en flexión y/o una postura flexionada usual. Tope articular a la hiperextensión de la articulación |
| HUMERO | Cabeza redondeada volcada posteriormente | Fuertes demandas mecánicas con la articulación gleno-humeral en flexión y/o una postura flexionada usual |
| | Tuberosidades más bajas que la cabeza | Alta movilidad gleno-humeral. Refuerzo de la articulación por participación de los tendones de la musculatura originada en la escápula |
| | Tuberosidad medial expandida | Potente rotación interna y aducción del húmero |
| | Plataforma deltopectoral expandida distalmente | Potente rotación interna y aducción del húmero, potente abducción y retracción del húmero |
| | Cresta supracondilar muy desarrollada | Gran potencia flexora de zeugopodio, especialmente en pronación |
| | Entepicóndilo expandido medialmente | Gran potencia flexora de zeugopodio y autopodio. Estabilización de la articulación humero-radial en flexión y abducción. |
| | Fosa olecraneana somera | Extensión completa del zeugopodio impracticable. Posturas flexionadas usuales. |
| | Capítulo globular y más desarrollado que la tróclea, sin reborde | Transmisión de cargas mecánicas mayoritariamente a través del capítulo con el miembro en flexión. Buenas capacidades de rotación del radio. Menores requerimientos de estabilización de la articulación que en armadillos. |
| | Tróclea somera y poco profunda | Transmisión de cargas mecánicas mayoritariamente a través del capítulo con el miembro en flexión. Bajos requerimientos de estabilización de la articulación. |

| | | |
|--------------|--|--|
| ULNA | Tróclea y capítulo con similar exposición terminal | Transmisión de cargas mecánicas compartidas entre capítulo y tróclea con el zeugopodio extendido |
| | Olecranon fuerte y bien desarrollado | Extensión poderosa del zeugopodio, similar a Vermilingua, especialmente en <i>Hapalops</i> y los milodóntidos. |
| | Escotadura semilunar profunda y bien definida | Movilidad restringida a flexión-extensión. Requerimientos de estabilización de la articulación ante demandas mecánicas fuertes |
| | Faceta radial proximal plana | Pronación-supinación limitada |
| | Faceta radial distal somera y poco marcada | Bajas necesidades de estabilización del zeugopodio distal. Bajas cargas mecánicas durante pronación-supinación, o no pronación-supinación no usual |
| | Proceso estiloides robusto | Importante transmisión de cargas mecánicas entre carpo y ulna en flexión y en desviación ulnar |
| RADIO | Cabeza radial ovalada | Pronación-supinación limitada |
| | Tuberosidad bicipital robusta y algo alejada de la cabeza radial | Flexión del zeugopodio poderosa |
| | Diáfisis distal aplanada y expandida medialmente | Flexión del zeugopodio poderosa. Estabilización del zeugopodio distal ante fuertes demandas mecánicas. Ventaja mecánica incrementada para pronación-supinación |
| | Foseta articular ulnar somera | Bajas necesidades de estabilización del zeugopodio distal. Bajas cargas mecánicas durante pronación-supinación, o no pronación-supinación no usual |
| | Foseta glenoidea carpal inclinada posteriormente | Limitación a la hiperextensión del autopodio. Buen rango de flexión |

Tabla 6.2. Significación funcional de los rasgos analizados en las páginas precedentes.

MIEMBRO POSTERIOR Y CINTURA PÉLVICA (Tabla 6.3)**PELVIS (Figs. 5.3, 6.10, 6.11, 6.26 y 6.27, Lám. 11)**

La pelvis de los perezosos santacrucenses muestra una combinación de características tanto de perezosos actuales como de los *Vermilingua*.

Alas ilíacas - fosa gluteal. El ilion presenta alas ilíacas planas y anchas. El borde formado por la cresta ilíaca es más redondeado en *Eucholoeops*, *Analcimorphus* y *Schismotherium*, mientras que en *Hapalops* la cresta ilíaca se proyecta lateralmente formando un borde anguloso como en *Myrmecophaga*. Las alas ilíacas alojan al grupo muscular gluteal (ver este capítulo, Sección 6.2 Reconstrucción de tejidos blandos). Este grupo es un importante extensor rápido del fémur (Smith y Savage, 1955) durante la segunda mitad de la fase propulsiva y abductor en la rotación lateral de la pelvis. Estabiliza la articulación cuando el miembro contralateral se encuentra en la fase de vuelo o ayuda a absorber el exceso de energía cinética al final de la fase de recuperación (Argot, 2002). De este modo, alas ilíacas lateralmente expandidas enfatizarías la acción del grupo gluteal como extensor del miembro. Otra consecuencia funcional de la expansión de las alas ilíacas es su posible vinculación con un mayor desarrollo del complejo *m. ilio-psoas*, un músculo flexor del fémur (*vide supra*)

Isquion. En los perezosos santacrucenses las ramas isquiádicas dorsales son robustas, aproximadamente de la mitad de la longitud de la espina ilíaca y volcadas lateralmente (Figs. 6.10 y 6.11). Las ramas isquiádicas ventrales están desviadas rostralmente. El isquion es sitio de origen del grupo muscular del *m. biceps femoris*, *semitendinosus* y *semimembranosus* (grupo de la corva). Este grupo, al igual que el grupo de los *m. glutei*, extiende el fémur (aunque con brazos de palanca más largos, por lo que actúan suministrando fuerza en vez de velocidad, véase Smith y Savage, 1955), pero a diferencia de éste, actúa también como aductor. Del cuerpo del isquion se origina además el *quadratus femoris*, rotador lateral del fémur. De este modo, puede postularse que en los perezosos santacrucenses las ramas isquiádicas dorsales, proporcionalmente largas y volcadas lateralmente, aumentaban el brazo de momento de los músculos del grupo de la corva (Fig. 6.38), importantes como extensores lentos con el miembro flexionado (Argot, 2002),

mientras que las ramas ventrales y pubianas caudalmente inclinadas aumentaban el brazo de palanca del grupo aductor, y su potencial como extensores. Es notorio que coexisten morfologías que aumentan el brazo de palanca de ambos grupos musculares, sin predominio del grupo muscular más rápido o del más fuerte. No obstante, debe hacerse un llamado a la cautela antes de realizar interpretaciones funcionales generalizadas sobre la región de la sínfisis isquio-púbica, ya que las demandas mecánicas asociadas al uso de la cola y a funciones vinculadas con la reproducción deberían ser tenidas en consideración.

Acetábulo. El acetábulo orientado ventralmente en *Analcimorphus* y *Eucholoeops* (Fig. 6.11) indica un miembro menos capaz de abducción extensiva, mientras que en *Hapalops* su mayor lateralización sugiere mayores capacidades de abducción femoral para este género en particular. Al contrario que en otros mamíferos, en los xenartros actuales estudiados aquí el acetábulo parece ser más abierto ventralmente en las formas de mayor tamaño y hábitos terrestres, mientras que en las formas arborícolas como *Bradypus*, *Choloepus* y *Cyclopes* el acetábulo presenta un contorno mucho más cerrado.

FÉMUR (Figs. 5.3, 6.12, 6.13 y 6.28, Láms. 12 y 13)

El fémur de los perezosos santacruceses es masivo, ancho y aplanado en sentido antero-posterior, semejando por su forma al fémur de los armadillos (e.g. *Priodontes*) más que al de los perezosos actuales.

Cabeza femoral. La cabeza femoral de los perezosos santacruceses es hemisférica, como en los *Pilosa* vivientes y en *Priodontes*, y relativamente grande, indicando que la articulación acetábulo-femoral poseía una gran movilidad (véase Sargis, 2002b). El cuello es breve y poco marcado. La cabeza está inclinada anteriormente respecto a la diáfisis y la *fovea capitis* está muy desarrollada. En *Hapalops*, la superficie articular parece extenderse sobre la cara dorsal del cuello en dirección del trocánter mayor, indicando que era capaz de abducción femoral extensiva. En *Analcimorphus* y *Preprotherium* la *fovea capitis* es especialmente grande y de bordes gruesos, indicando un ligamento *teres femoris* muy desarrollado, tal como indica la ancha escotadura acetabular, lo que sugiere gran resistencia mecánica ante rotación lateral y abducción.

Trocánter mayor. El trocánter mayor, grande y bien desarrollado (Fig. 6.12) como el de *Myrmecophaga*, se dirige lateralmente y en ningún caso se proyecta por encima de la cabeza femoral. Su borde más proximal se mantiene siempre por debajo de ésta, al igual que en los perezosos vivientes, *Tamandua* y *Cyclopes*, permitiendo un amplio rango de abducción para el fémur. En *Prepothorium*, el perezoso santacruceses con el trocánter mayor más elevado de todos, éste es más amplio y redondeado que en los demás grupos de perezosos santacruceses.

En general se asume que un trocánter mayor más alto que la cabeza femoral se relaciona con una mayor ventaja mecánica de la musculatura vinculada a la extensión del fémur (Smith y Savage, 1955) y con la movilidad de la articulación de la cadera restringida a un plano parasagital (Sargis, 2002b; Pujos *et al.*, 2007). Por el contrario, un trocánter más bajo que la cabeza femoral incrementa la movilidad de la articulación de la cadera, especialmente en abducción, ya que esta morfología implica que el músculo posee una inserción más distal que el pivote, en vez de más proximal. Es notable que en los perezosos santacruceses el trocánter mayor esté situado muy lateralmente sobre la cabeza del fémur, una condición que aumenta el componente de abducción de los extensores del muslo.

Trocánter menor. El trocánter menor es de forma triangular en vista anterior y protruye medialmente de forma más pronunciada que en los perezosos actuales, similarmente a los armadillos como *Priodontes* y *Chaetophractus*, mientras que en los *Vermilingua* apenas es visible en vista anterior. Sirve como sitio de inserción para el *m. ilio-psoas*, ambos flexores principales del fémur, actuando también como rotadores externos del mismo. Un trocánter menor conspicuo y medialmente orientado incrementa la ventaja mecánica para la rotación externa del fémur. Los perezosos santacruceses, como los actuales, muestran trocánteres menores bien desarrollados y sobresalientes en sentido medial, optimizando la ventaja mecánica durante la rotación externa del fémur (excursión lateral).

Fosa intertrocantérica. El desarrollo de la fosa intertrocantérica, ancha y profunda, indica que el *m. obturador externus* estaba especialmente bien desarrollado, lo que implica una capacidad incrementada de abducción y rotación lateral del fémur, y también un incremento

en la estabilización de la articulación ante esfuerzos mecánicos en dirección antero-posterior.

Diáfisis. La diáfisis femoral de los perezosos santacrucenses es comprimida antero-posteriormente. El aplanamiento de la diáfisis es más pronunciado en las formas de mayor tamaño, como *Prepotherium*, mientras que los de menor talla muestran fémures más gráciles. El aplanamiento de la diáfisis femoral provee amplio sitio de inserción para los músculos aductores del muslo (Candela y Picasso, 2008), indicando un gran desarrollo e importancia de esta musculatura y su función (Fig. 6.38). Por otra parte, una diáfisis medio-lateralmente ampliada podría proporcionar una mayor resistencia mecánica a fuerzas de flexión en el plano medio-lateral, aunque sus implicancias mecánicas y los factores ontogenéticos involucrados no están claros aún (Szalay y Sargis, 2001).

Tercer trocánter. La naturaleza del tercer trocánter, amplio, sobresaliente y ubicado aproximadamente en la mitad de la diáfisis (Fig. 6.12), recuerda fuertemente al de los armadillos como *Priodontes*, *Cabassous* y *Chaetophractus*, lo que sugiere un potente músculo *m. gluteus maximus* y *m. tensor fasciae latae*. El *m. gluteus maximus* es importante como extensor y abductor del fémur y como estabilizador de la articulación acetábulo-femoral cuando la extremidad contralateral se eleva durante la fase de recuperación. Un tercer trocánter más distal, como en *Prepotherium*, mejora la ventaja mecánica de este músculo.

Epífisis distal. La epífisis distal del fémur de los perezosos santacrucenses es medio-lateralmente amplia y deprimida en sentido antero-posterior. Los cóndilos articulares son de diferente tamaño, ya que el cóndilo medial presenta un diámetro antero-posterior mayor que el lateral (Fig. 6.13). Algunos autores (Argot, 2002; Sargis 2002b) relacionan la asimetría condilar con la transmisión de carga diferencial entre ambos cóndilos: la transmisión de la carga principal se efectuaría a través del cóndilo de mayor diámetro. A su vez, la transmisión de carga diferencial podría estar relacionada con el acomodamiento de la rodilla en respuesta al cambio de fase del paso. Por el contrario, la simetría condilar podría estar relacionada con un movimiento más restringido parasagitalmente (Argot,

2002). Sin embargo, la asimetría de los cóndilos en los perezosos santacrucenses podría estar relacionada con un desplazamiento lateral de la rodilla, en conjunto con una rotación tibial lateral (Argot, 2002) durante la flexión, probablemente en relación con la rotación externa del fémur durante la abducción del mismo. Los cóndilos no se disponen terminalmente sobre la cara distal de la epífisis, si no que se encuentran bastante inclinados posteriormente, sugiriendo que era usual la postura corporal con la rodilla en flexión. Por otra parte, esta configuración también indica que las necesidades de estabilización de la articulación eran más urgentes con la rodilla en flexión.

La fosa intercondilar es ancha, por lo que el espacio de acomodación para los ligamentos cruzados sería amplio, sugiriendo fuertes demandas mecánicas relacionadas a movimientos rotacionales.

El surco de la rótula aloja el tendón del *m. quadriceps femoris*, un grupo muscular que actúa como flexor de la cadera al final de la fase de propulsión y como extensor de la rodilla durante el final de la fase de recuperación y que extiende con fuerza la rodilla durante la segunda mitad de la fase de propulsión. De Toledo (1998), en relación a la morfología del surco rotuliano vinculada a la estabilidad de la rodilla, propone que surcos rotulianos poco profundos permiten articulaciones de la rodilla más laxas. El surco patelar de los perezosos, ancho y somero, sugiere movimientos lentos en una postura flexionada de la rodilla, amén de una rodilla más móvil. Es de notar que en algunos géneros, como *Preprotherium*, *Analcimorphus* y algunos *Hapalops*, la cresta medial (labio interno) del surco es más pronunciada que la lateral (Fig. 6.13), característica posiblemente relacionada con la excursión lateral del fémur. Es decir, surcos rotulianos con labios mediales altos y bien marcados podrían ayudar a evitar el desplazamiento medial del tendón del *m. quadriceps femoris* cuando el fémur se encuentra en abducción. Por otro lado, *Eucholoeops* y algunos especímenes de *Hapalops* muestran surcos rotulianos más bajos y de labios más simétricos, relacionados con una menor exigencia de estabilización del tendón y posiblemente una abducción femoral menos acusada. La patela o rótula es de contorno subtriangular en vista anterior y de buen desarrollo, con un ápice distal bastante pronunciado, sugiriendo que la extensión completa del zeugopodio no era usual.

TIBIA (Figs. 5.4, 6.14, 6.15, 6.16, 6.29 y 6.30, Láms. 14 y 15)

La tibia de los perezosos santacruceses es corta en comparación con el fémur, robusta y curvada tanto en el plano medio-lateral como en el plano antero-posterior.

Epífisis proximal. La epífisis proximal es ancha y comprimida antero-posteriormente, con una tuberosidad tibial breve y poco protuberante. Los cóndilos mediales son cóncavos y aplanados, mientras que los cóndilos laterales son ligeramente más convexos y están ubicados en diferentes niveles, siendo el medial más bajo que los laterales. Esta diferencia de altura estaría vinculada con una mayor estabilización de la articulación (véase Argot, 2002). Tal morfología, con un cóndilo medial cóncavo acompañado de uno lateral convexo, sugiere que la flexión y extensión de la rodilla involucraban el deslizamiento antero-posterior del cóndilo femoral lateral sobre el cóndilo tibial correspondiente, mientras que el cóndilo tibial medial experimentaría un movimiento más rotacional con respecto al fémur. Esta configuración resulta lógica cuando se considera que el cóndilo femoral medial presenta mayor diámetro antero-posterior en todos los géneros y puede considerarse como evidencia adicional de flexión usual de la rodilla.

La tuberosidad tibial ancha y robusta indica un tendón del cuádriceps poderoso, que participa en la extensión potente del zeugopodio y posiblemente colaborando también en el aumento de la estabilidad de la articulación.

La importancia funcional de la asimetría de la eminencia intercondiloidea sigue sin estar clara, pero es posible considerar que está en relación con la excursión lateral de la rodilla.

Diáfisis. La curvatura lateral fuerte de la diáfisis tibial es adyacente al sitio donde se efectúa la inserción de los músculos *semitendinosus* y *sartorius* (Fig. 6.29), por lo que es factible considerar algunas influencias de la historia de vida en la forma de la tibia (Argot, 2002). Del mismo modo, la flexión lateral desplaza la línea de carga más cerca de la tibia (Argot, 2002), ayudando a una distribución más equitativa de la carga. Szalay y Sargis (2001) y Argot (2002) discuten el efecto de la asimetría de los cóndilos femorales y la abducción del fémur en la flexión de la diáfisis tibial. Por otra parte, la curvatura diafisal trae como consecuencia una amplia distancia entre tibia y fibula, dejando un abundante

espacio de acomodación para un *m. flexor digitorum* muy desarrollado, indicando una poderosa flexión de los dedos.

Epífisis distal. La epífisis distal tibial de los perezosos santacrucenses es amplia y masiva. El maléolo tibial es muy reducido (Fig. 6.14) y no posee superficies articulares como en *Priodontes*, aunque desarrolla en su aspecto postero-medial una fuerte tróclea con surcos profundos para los músculos extensores de la articulación astrágalo-tibial, indicando un gran desarrollo de los mismos (véase Candela y Picasso, 2008) con relación a una poderosa flexión del autopodio posterior.

La superficie articular tibial del astrágalo es más ancha antero-posteriormente que medio-lateralmente, un rasgo relacionado con una movilidad cruro-astragalar restringida. Por el contrario, una superficie tibio-astragalar medio-lateralmente más larga, como se ve en *Vermilingua* y *Priodontes*, se relaciona con una movilidad incrementada del astrágalo (Candela y Picasso, 2008). El borde lateral de la faceta astragalar es casi recto y forma un borde neto con la faceta tibial fibular, sugiriendo un muy buen ajuste con la fibula a este nivel, con escasa o nula movilidad. El eje de rotación astrágalo-tibial se dispondría algo inclinado hacia el exterior, debido en parte a la curvatura de la diáfisis tibial y en parte por la diferencia de diámetro entre las trócleas astragales medial y lateral. Tal morfología podría estar relacionada con la excursión lateral de la rodilla en una postura flexionada durante la locomoción. Por otra parte, una faceta astragalar inclinada de esta forma podría acomodar el eje de la articulación astrágalo-tibial paralelamente al sustrato cuando la rodilla se desviaba lateralmente durante la flexión (Fig. 6.37). Es notable que en *Cyclopes*, *Priodontes* y *Bradypus* el eje de rotación astrágalo tibial (cruro-astragalar) se aduce, mientras que en *Tamandua*, *Myrmecophaga* y *Choloepus* es abducido. Así, en los primeros el pie rota hacia el interior de la rodilla (o la rodilla hacia el exterior respecto de la orientación del pie), mientras que en estos últimos se evidencia lo contrario. La condición exhibida por los perezosos santacrucenses analizados es más similar al segundo grupo, es decir, el pie estaría abducido respecto de la rodilla. Una inclinación lateral del eje astrágalo-tibial (cruro-astragalar) similar se registra también en los perezosos terrestres del Pleistoceno. Tal condición podría estar relacionada con la excursión lateral de la rodilla en una postura flexionada durante la locomoción. Por otra parte, una faceta astragalar

inclinada de esta forma podría acomodar el eje de la articulación astrágalo-tibial paralelamente al sustrato cuando la rodilla se desvía lateralmente durante la flexión.

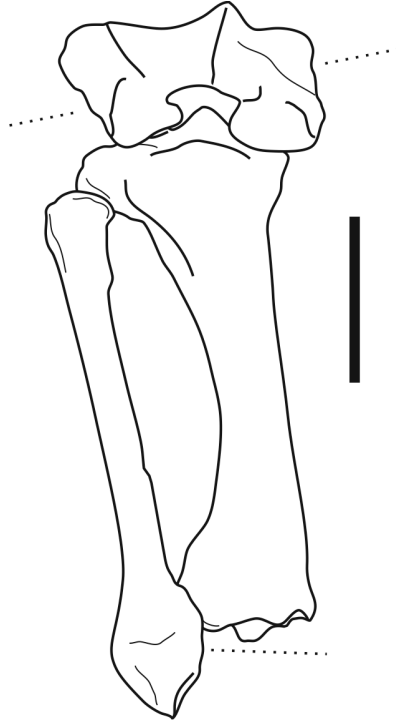


Fig. 6.37. Relación entre los ejes de rotación inferidos de la articulación de la rodilla y el tobillo (líneas punteadas) con la rodilla en flexión, en *Analcimorphus* (YPM-VPPU 15561). Nótese como la curvatura de la diáfisis tibial compensa en parte la inclinación lateral de la rodilla, permitiendo al eje astrágalo-tibial disponerse más paralelo al sustrato. Escala general = 5 cm.

FÍBULA (Figs. 5.4, 6.14, 6.29 y 6.30, Lám. 16)

Los perezosos santacruceses presentan una fíbula recta y robusta en comparación con la tibia. El aplanamiento de la faceta articular para la superficie ectal del astrágalo, en concomitancia con una faceta ectal del astrágalo igualmente aplanada (*vide infra*), sugiere una movilidad muy limitada en el eje medio-lateral, es decir, una articulación tibio-astragalar limitada a la rotación parasagital, con poca o ninguna capacidad de abducción o aducción (inversión-eversión).

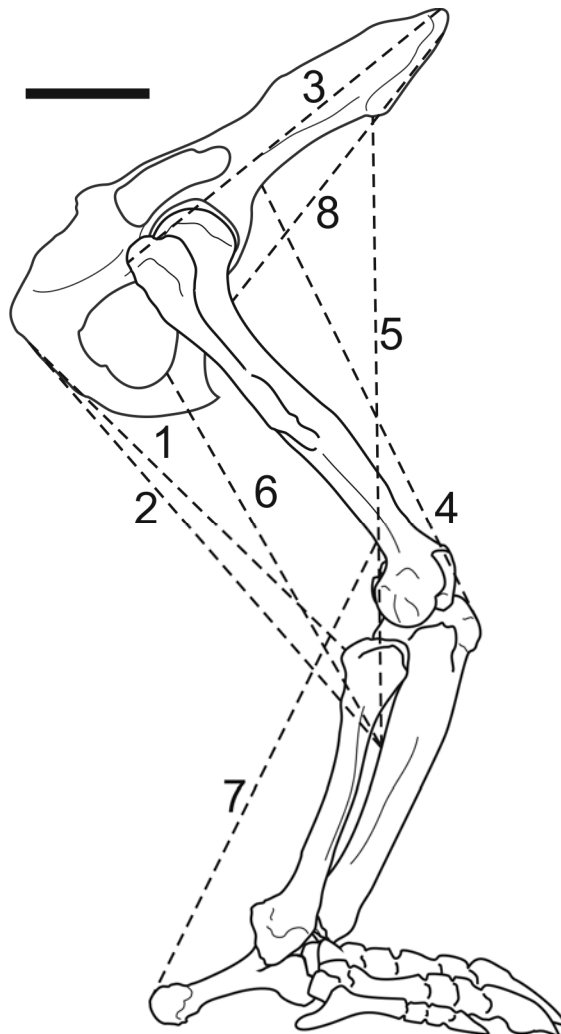


Fig. 6.38. Extensión y flexión del miembro posterior, ejemplificando en *Hapalops* (YPM-VPPU 15011 pelvis, MPM-PV 3467 fémur, tibia y fibula y YPM-VPPU 15155 pie). Los elementos fueron re-escalados para respetar las proporciones. Las líneas punteadas corresponden a las líneas de acción aproximadas de: 1- *m. biceps femoris* (flexión y retracción del zeugopodio y del miembro en conjunto), 2- *m. semitendinosus* (flexor y retractor), 3- *mm. gluteus medius* y *minimus* (extensión y abducción del fémur), 4- *m. rectus femoris* (flexión del fémur), 5- *m. sartorius* (flexión y aducción del zeugopodio y del miembro en conjunto), 6- *m. gracilis* (flexión y aducción del zeugopodio y del miembro en conjunto), 7- *m. gastrocnemius* (extensión del autopodio), 8- *m. ilio-psyas* (flexor y rotador externo del fémur). Escala general = 5 cm.

AUTOPODIO POSTERIOR (Figs. 6.17, 6.18, 6.19, 6.31 y 6.32, Láms. 17, 18, 19 y 20)

El autopodio posterior de los perezosos santacrucenses, al igual que el anterior, es bastante conservador en su estructura, siendo pentadáctilo y sin evidenciar pérdida, reducción o fusión de elementos.

Astrágalo

El excelente ajuste entre la faceta ectal del astrágalo y la faceta correspondiente de la fibula sugiere, como se mencionó anteriormente, una capacidad limitada de abducción-aducción e inversión-eversión del astrágalo (Fig. 6.39), al contrario que en perezosos actuales (Mendel, 1981b).

La asimetría de ambas trócleas, tal como se registra en los perezosos santacrucenses, ha sido mencionada como indicadora de movimientos de rotación (inversión-eversión) cruro-astragalar, al menos durante la flexión dorsal y plantar, en la literatura previa (e.g. Candela y Picasso, 2008). No obstante, la morfología del astrágalo de los xenartros es tan particular, que estas consideraciones funcionales deberían ser tratadas con cautela hasta que estudios actualistas de detalle estén disponibles.

La cabeza astragalar es corta, ancha y cóncava, medio-lateralmente orientada, especialmente en *Peleciodon* y *Analcimorphus*. Posee un borde medial bien desarrollado con una superficie articular para el labio navicular medial, lo cual indica una cierta capacidad de rotación del navicular sobre la cabeza astragalar, relacionada con la función del *m. tibialis posterior*.

Por otra parte, la cabeza astragalar más elíptica que la de los actuales y de los *Vermilingua* puede indicar una inversión del pie más restringida en este nivel que en los *Pilosa* actuales. La cabeza astragalar presenta un cuello sumamente corto, un rasgo típico de formas plantígradas (Carrano, 1997). Es interesante que *Nematherium* posee una cabeza astragalar más oblicua, como *Priodontes*, mientras que el resto de los perezosos santacrucenses y los *Pilosa* actuales tienen cabezas paralelas al plano del cóndilo. Por lo tanto, puede proponerse aquí preliminarmente la hipótesis de que *Nematherium* podría mostrar una articulación transversal del tarso más paralela, tal vez presentando una postura del pie ligeramente más digitígrada.

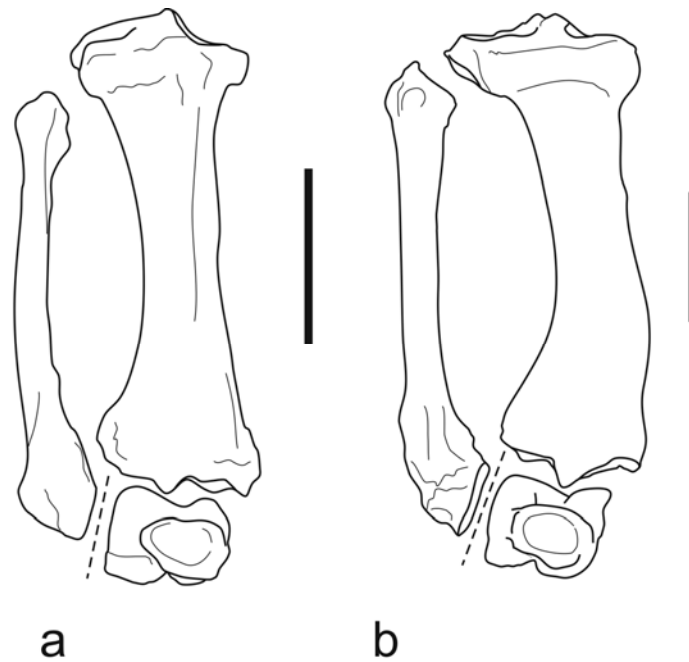


Fig. 6.39. Movilidad astragalar. a- *Hapalops* YPM-VPPU 15045 (tibia y fibulas derechas) y YPM-VPPU 15523 (astrágalo izquierdo invertido), ambos especímenes re-escalados; b- Mylodontidae indet. MPM-PV 3406 tibia, fibula y astrágalo derechos. Nótese la naturaleza plana de la articulación astrágalo-fibular, lo cual limita su movilidad a la rotación (flexión extensión) en el plano antero-posterior, representado en vista anterior por sendas líneas punteadas. Escala = 5 cm.

Calcáneo. El túber calcáneo es grande, masivo y bien desarrollado, medio-lateralmente expandido, sobre todo en *Hapalops* y *Analcimorphus* (Fig. 6.18). El túber calcáneo expandido suministraba una superficie de apoyo del talón contra el sustrato expandida en comparación con otros mamíferos (véase Lessertisseur y Saban, 1971), además de una extensiva superficie de inserción para el *m. gastrocnemius*, el *m. soleus* y el *m. plantaris*. Por último, el túber calcáneo expandido sugiere, por un lado, una configuración plantígrada del pie (Fig. 6.38), con un buen apoyo y arco metatarsiano prominente, dejando abundante espacio de acomodación para los poderosos tendones de los flexores digitales (*vide infra*) y, por el otro, maximiza la ventaja mecánica (Fig. 6.38) para la extensión poderosa del pie (plantar-flexión; véase Smith y Savage, 1955; Carrano, 1997).

La geometría de la articulación astrágalo-calcaneal cuando se disponen los elementos en articulación sugiere una movilidad relativa sumamente reducida entre ambos

elementos (Fig. 6.40). Concomitantemente, la disposición de la faceta sustentacular del calcáneo también indica una muy limitada movilidad astrágalo-calcaneal por encontrarse dispuesta en ángulo recto respecto al eje antero-posterior del astrágalo. En esta configuración funcionaría más como tope articular ante desplazamientos en sentido antero-posterior. De este modo, es posible sólo un ligero deslizamiento relativo entre astrágalo y calcáneo en sentido medio-lateral.

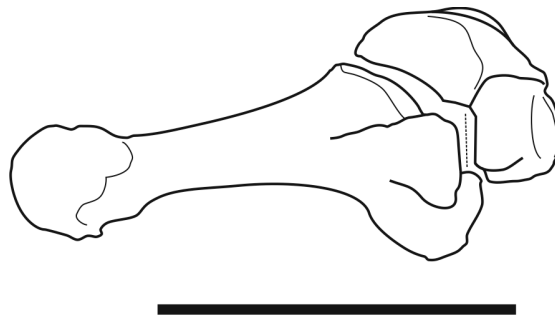


Fig. 6.40. Relación articular entre calcáneo (abajo) y astrágalo (arriba) en MPM-PV 3406. La línea punteada representa el plano de articulación entre la faceta sustentacular del calcáneo y la faceta correspondiente en la parte posterior de la cabeza astragalar. Nótese que esta configuración impide movimientos en sentido antero-posterior entre los elementos. Escala = 5 cm.

Los perezosos santacruceses poseen un autopodio en el cual el túber calcáneo representa más de un tercio de la longitud total del autopodio, además de una región distal del calcáneo muy corta, una configuración que optimiza la fuerza en detrimento de la velocidad (Hildebrand, 1988; Carrano, 1997).

La cara posterior del reborde navicular presenta una superficie articular que desliza sobre el borde medial de la cabeza astragalar, indicando que era usual que el navicular rotara sobre la cabeza astragalar, permitiendo movimientos de inversión-eversión de los dígitos I y II, y posiblemente el III también (Fig.6.41).

Por último, la morfología de la articulación entre el navicular y la cabeza astragalar sugieren una elevada movilidad del primero con respecto a la segunda, permitiendo su rotación sobre la cabeza astragalar (véase Argot, 2002 y Candela y Picasso, 2008). Este es un rasgo novedoso, que podría estar indicando un contexto mecánico de elevada movilidad y fuerza muscular para los dedos II y III del pie, coherente con el trepado de soportes. Sin

embargo, esta hipótesis debe ser considerada con precaución hasta que estudios morfofuncionales de mayor detalle sean llevados a cabo.

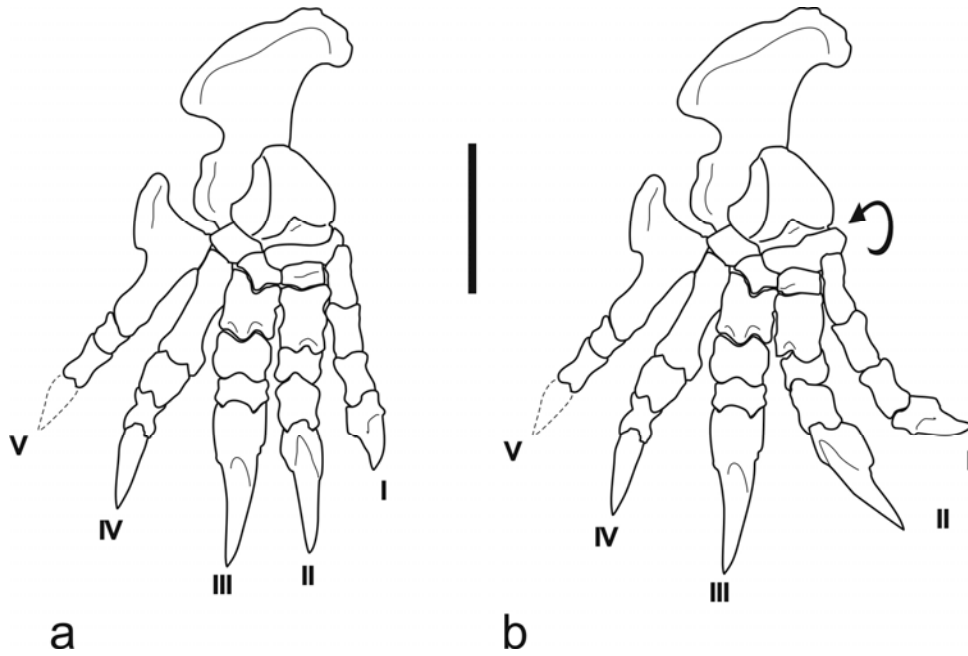


Fig. 6.41. Movilidad del navicular. a- Pie derecho generalizado de *Hapalops* (elaborado a partir de varios especímenes, especialmente YPM-VPPU 15523 y 15155) en vista dorsal; b- configuración hipotética del mismo pie al rotar el navicular sobre la cabeza del astrágalo: la rotación está indicada por la flecha. Obsérvese la hipotética reorientación de los dedos I y II. Escala = 5 cm.

| | Cualificación del rasgo | Significación funcional |
|--------|---|---|
| PELVIS | Alas ilíacas anchas y planas | Poderosa extensión y abducción del fémur |
| | Ramas isquiádicas dorsales largas | Poderosa extensión del fémur |
| | Ramas isquiádicas ventrales inclinadas anteriormente | Poderosa aducción del miembro |
| | Acetábulo orientado ventralmente (excepto <i>Hapalops</i>) | Abducción femoral limitada (excepto <i>Hapalops</i>) |
| FEMUR | Cabeza femoral esférica y de gran tamaño | Gran movilidad de la articulación acetábulo-femoral, con fuertes demandas mecánicas |
| | Trocánter mayor más bajo que la cabeza femoral | Amplio rango de movilidad para el fémur, incremento de la ventaja mecánica de la musculatura extensora del fémur |
| | Trocánter menos conspicuo y medialmente orientado | Aumento de la ventaja mecánica para la rotación lateral del fémur |
| | Fosa intertrocánterica amplia y profunda | Poderosa abducción y rotación lateral del fémur. Estabilización de la articulación incrementada |
| | Diáfisis antero-posteriormente comprimida | Poderosa aducción del miembro. Alta resistencia mecánica a esfuerzos de flexión |
| | Tercer trocánter conspicuo | Poderosa extensión y abducción del fémur |
| | Surco patelar amplio y somero | Postura flexionada de la rodilla |
| | Cóndilo medial más desarrollado que el lateral | Transmisión de cargas mecánicas principalmente a través del cóndilo medial. Rotación de la tibia durante la flexión |
| | Cóndilos dispuestos posteriormente | Postura flexionada de la rodilla |
| | Fosa intercondilar ancha | Fuertes necesidades de estabilización ante esfuerzos rotacionales de la rodilla |

| | | |
|----------------|---|--|
| TIBIA Y FIBULA | Cóndilos tibiales ubicados a distinta altura | Mayor estabilidad de la articulación |
| | cóndilo tibial medial cóncavo y lateral convexo | Deslizamiento y rotación de la tibia durante la flexión de la rodilla |
| | Tuberosidad tibial ancha y deprimida | Mayor estabilidad de la articulación. Extensión potente del zeugopodio, aunque no optimizada mecánicamente |
| | Tróclea maleolar profunda | Poderosa flexión tarsal y digital |
| | Faceta astragalar más larga que ancha | Movilidad restringida a la flexión extensión |
| | Articulación tibio-fibular distal plana | Movilidad tibio-fibular reducida o nula |
| | Faceta astragalar de la fibula plana | Movilidad del astrágalo restringida a la flexión-extensión |
| ASTRAGALO | Asimetría troclear | Contextualización problemática: ¿alta movilidad cruro-astragalar? |
| | Faceta ectal enorme y plana | Movilidad cruro-astragalar restringida |
| | Cabeza astragalar corta y ancha con borde articular para el navicular bien desarrollado | Pie plantígrado. Extensión del pie poderosa. Rotación del navicular extensiva |
| CALCANEEO | Túber calcáneo expandido y largo | Superficie de apoyo extensiva. Extensión del pie poderosa. Flexión digital potente |
| | Faceta sustentacular perpendicular al astrágalo | Movilidad astrágalo-calcaneal muy restringida |

Tabla 6.3. Se indica la contextualización mecánica de cada rasgo de acuerdo a la significación funcional explicada previamente.

6.3.2. ROL BIOLÓGICO

Como se definió en el Capítulo 3, el rol biológico describe la utilización que hace el organismo durante su vida de determinada función, en el contexto de su ambiente. Aunque la función puede inferirse tanto por actualismo como por comparación con análogos mecánicos, la inferencia del rol biológico sólo puede hacerse a partir del conocimiento de la relación entre función y biología en taxones actuales.

MIEMBRO ANTERIOR Y CINTURA ESCAPULAR

La interpretación ecológica de la forma general de la escápula no es sencilla. Argot (2001) reconoce entre los marsupiales Didelphidae que aquellos con bordes vertebrales expandidos son arborícolas, mientras que aquellos con bordes vertebrales más inclinados anteriormente y menos expandidos son terrestres. Este no parece ser el caso en el estudio comparativo de los Pilosa realizado aquí, ya que existen dos factores importantes a tener en cuenta: (1) los *Vermilingua* actuales son formas cavadoras independientemente de su tamaño corporal y preferencia de sustrato, por lo que la escápula está sometida a esfuerzos mecánicos considerables no relacionados de forma directa con el estilo locomotor y (2) los perezosos actuales, a pesar de su peculiar hábito, no evidencian patrones de locomoción diferentes del patrón generalizado mamaliano (Nyakatura, 2010), de allí que sus escápulas sean más conservadoras que las de los otros Xenarthra. En referencia al desarrollo de la fosa supraespinosa, Sargis (2002a) relaciona el desplazamiento en sustratos arbóreos con una mayor demanda del *m. supraspinatus*. El desarrollo del *m. infraspinatus* estaría relacionado con la habilidad de desplazar el miembro anterior para aferrar soportes en un espacio multidimensional (Argot, 2001). Sin embargo, Argot (2001) resalta que la interpretación funcional del grado de desarrollo de las fosas supra e infraespinosas es dificultosa a causa de las variables demandas mecánicas relacionadas con una multiplicidad de movimientos. Esto puede ser particularmente cierto para los perezosos fósiles analizados aquí, ya que otros factores, como la estabilización de la articulación, pueden estar en juego.

El desarrollo de la fosa postescapular ha sido considerado como indicador de hábitos cavadores (Hildebrand, 1988; Monteiro y Abe, 1999; McDonald, 2003). Argot (2001) señala que la función del *m. teres major* como retractor del húmero es

importante tanto en formas cavadoras como en las trepadoras, actuando como retractor del miembro en las primeras y elevando el cuerpo en las segundas. De este modo, este rasgo pierde utilidad por sí sólo como herramienta de inferencia ecológica.

En referencia a la cabeza humeral, existen dificultades para correlacionar el grado de esfericidad con el hábito locomotor del mismo modo que Argot (2001) lo hace para algunos marsupiales, ya que no se reconoce un patrón similar entre los xenartros actuales. Dificultades similares para correlacionar la morfología de la cabeza humeral con el hábito locomotor han sido encontradas para los roedores Hystricognathi (Candela y Picasso, 2008) y los marsupiales (Szalay y Sargis, 2001). Estos cuatro autores ofrecen una discusión de la forma de la cabeza humeral y fosa glenoidea en relación con la postura y el rango de flexión de la articulación gleno-humeral. Por otra parte, la morfología volcada posteriormente indicando fuertes demandas mecánicas en flexión es consistente con habilidades cavadoras en los perezosos santacruceses.

La presencia de tuberosidades humerales más bajas que la cabeza ha sido relacionado con la locomoción en sustratos arbóreos en diversos grupos de mamíferos (Argot, 2001 y Szalay y Sargis, 2001 en Metatheria; Sargis, 2002a en Tupaiidae, Candela y Picasso, 2008 en Hystricognathi), vinculada a una mayor movilidad de la articulación gleno-humeral. Argot (2001) señala que algunos Didelphidae arborícolas evidencian un incremento de la ventaja mecánica del *m. subscapularis* bajo la forma de una tuberosidad menor más medialmente expandida que en las formas terrestres del mismo grupo, similarmente a lo descrito por Sargis (2002a), aunque un patrón similar no ha sido registrado para los Hystricognathi (Candela y Picasso, 2008). Sargis (2002a) recalca la importancia de la función del *m. subscapularis* durante la locomoción vertical en sustratos arbóreos al actuar como rotador interno del húmero, colaborando con la aducción del miembro contra el soporte. El grado de desarrollo de la tuberosidad humeral menor invita a considerar este patrón aplicable a los perezosos santacruceses estudiados aquí, particularmente a los milodóntidos.

Como se desprende de los resultados, es claro que los perezosos santacruceses presentaban una articulación gleno-humeral con buena movilidad, preparada para fuertes exigencias mecánicas en flexión-retracción y dotada de una musculatura bien desarrollada para la abducción y flexión.

Respecto a la significación biológica del desarrollo de la plataforma deltopectoral, Szalay y Sargis (2001) establecen que, entre los marsupiales, la

morfología de la cresta deltopectoral posee bajo valor predictivo en lo que respecta a sustrato o hábito locomotor. Argot (2001), en cambio, señala que la función del *m. pectoralis* como aductor humeral puede forzar los segmentos distales de ambos miembros contra un sustrato arbóreo (Fig. 6.42; véase también McEvoy, 1982). Otros músculos que pueden colaborar en esta acción son el *m. latissimus dorsi*, el *m. teres major* y el *m. subscapularis*. Por último, entre los Hystricognathi la expansión distal y lateral de la cresta deltopectoral puede tanto vincularse al contexto mecánico del trepar como de cavar e inclusive de nadar (Candela y Picasso, 2008).

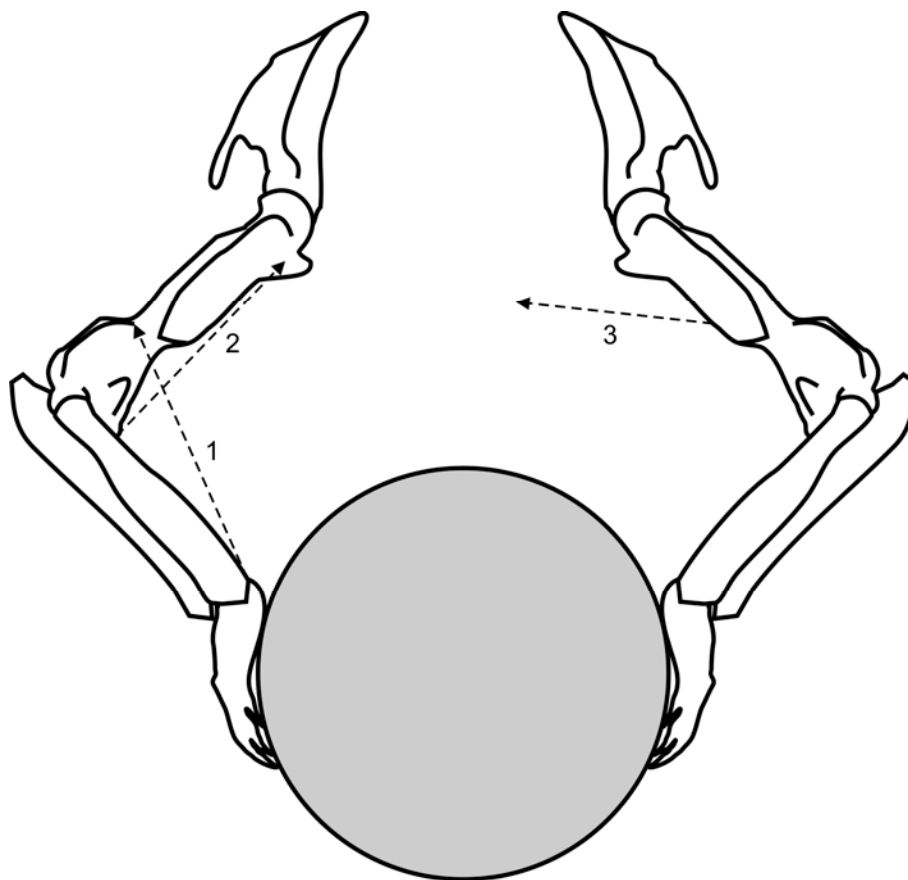


Fig. 6.42. Función de la musculatura aductora del miembro anterior durante el escalado de un soporte. Las líneas punteadas representan líneas de acción de los músculos: 1- *m. brachioradialis*, 2- *m. biceps brachii*, 3- *m. pectoralis major*.

Resulta difícil discernir si el gran desarrollo de la musculatura flexora del zeugopodio en los perezosos santacruceses está en relación con hábitos arborícolas o con capacidades cavadoras. De acuerdo a Argot (2001 y referencias allí citadas), la musculatura supinadora podría colaborar en la aducción del autopodio contra un

sustrato arbóreo, actuando en consonancia con el resto de la musculatura aductora del miembro (Fig. 6.42). Sin embargo, no resulta clara una relación entre la extensión próximo-distal de esta cresta y el hábito locomotor. Candela y Picasso (2008) registran un gran desarrollo de la cresta supracondilar tanto en formas arborícolas como en aquellas capaces de cavar, aunque también en las formas nadadoras como el coipo, *Myocastor coypus*.

Con respecto al desarrollo del entepicóndilo, la situación es similar a la explicada para la cresta supracondilar, no resultando clara su significación ecológica en los perezosos santacruceses. En general, el entepicóndilo muestra un gran desarrollo en aquellos mamíferos plantígrados, cavadores o trepadores, mientras que está menos desarrollado en las formas cursoriales digitígradas, las cuales, además, suelen presentar un miembro en pronación (véase Lessertisseur y Saban, 1971). Entre los Hystricognathi, Candela y Picasso (2008) registran un gran desarrollo medial del entepicóndilo tanto en formas arborícolas como en formas cavadoras, vinculado a una poderosa acción de la musculatura flexora del autopodio. En general, la flexión del autopodio se produce en sincronía con la extensión del zeugopodio durante la fase propulsiva del movimiento (Argot, 2001). Adicionalmente, mientras mayor sea la protrusión medial del entepicóndilo, se incrementa un efecto de torque medial sobre la articulación del codo (Jenkins, 1973 en Argot, 2001). Sargis (2002a) también registra un entepicóndilo más desarrollado en formas de Tupaiidae que muestran comportamientos cavadores. Argot (2001) describe una cresta supracondilar más desarrollada en los Didelphidae arborícolas que en los terrestres y el mismo patrón se aplica al desarrollo del entepicóndilo, en relación con una articulación del codo más restringida a la flexión extensión en el plano parasagital.

La capacidad restringida de extensión del zeugopodio que indica la morfología de la fosa olecraneana en los perezosos santacruceses es coherente con un hábito arborícola. La relación entre una fosa olecraneana somera y la extensión incompleta del zeugopodio ha sido descrita para formas arborícolas por Candela y Picasso (2008).

La morfología de la articulación del codo en los perezosos santacruceses sugiere cargas mecánicas intensas en flexión. Argot (2001) indica que la articulación del codo es el sitio de transmisión de cargas mecánicas entre el zeugopodio y el estilopodio y que varios patrones locomotores como el salto o el trepar están relacionados a importantes diferencias morfológicas en esta articulación. Buenas capacidades de

pronación-supinación con el zeugopodio en flexión han sido descriptas para formas arborícolas (Sargis, 2002a; Candela y Picasso, 2008), lo cual parece aplicarse también a los perezosos santacrucenses. En los Didelphidae arborícolas la tróclea no está tan bien desarrollada como en los terrestres y no es muy cóncava posteriormente, los labios de la misma no son prominentes y la fosa olecraneana es poco profunda (Argot, 2001), todos ellos rasgos aplicables a los perezosos santacrucenses, aunque también en cierto grado a los demás Xenarthra analizados aquí (e.g. *Tamandua*, *Myrmecophaga*, *Priodontes*). Por el contrario, trócleas altas y fosas olecraneanas profundas están relacionadas a la estabilización de la articulación, que Argot (2001) vincula al estilo locomotor cursorial-saltador. Por el contrario, una articulación humero-ulnar no especialmente estabilizada en extensión es propia de los Didelphidae arborícolas trepadores lentos (Argot, 2001).

Los perezosos santacrucenses presentan un olecranon fuerte y bien desarrollado, aunque su significación ecológica no resulta unívoca. En general se acepta que la longitud del olecranon estaría fuertemente correlacionada con el tipo de comportamiento locomotor, aunque el patrón presenta una fuerte variabilidad (véase Szalay y Sargis, 2001; Argot, 2001; Sargis, 2002a; Elissamburu y Vizcaíno, 2004; Candela y Picasso, 2008 y referencias allí citadas). Argot (2001) discute las implicancias de la función del *m. triceps* en el hábito locomotor: en las formas terrestres este músculo cumpliría una función de soporte del peso del cuerpo además de otorgar potencia propulsiva, extendiendo el zeugopodio en contra del peso corporal, mientras que durante el escalado de sustratos arbóreos el peso del cuerpo estaría soportado por la musculatura flexora (Fig. 6.43). Otra diferencia es que en las formas arborícolas el *m. triceps* actúa en una posición con el miembro flexionado (Argot, 2001), aunque esta postura del miembro es también usual en formas terrestres de pequeño tamaño (Polly, 2007). De acuerdo a Taylor (1974) el *m. triceps* también tiene funciones contrarrestando el peso del cuerpo durante el descenso de sustratos arbóreos cabeza abajo. Por otra parte, el desarrollo del olecranon permite además un incremento de la ventaja mecánica del *m. anconeus* como estabilizador de la articulación. Consideraciones acerca de la ganancia en velocidad de los perezosos actuales respecto de sus parientes fósiles gracias a la brevedad de su olecranon se dejarán de lado, teniendo en cuenta la bien documentada lentitud de movimientos de estos animales: en estas formas, así como en otros mamíferos que se desplazan suspendidos, la reducida longitud del olecranon se

vincularía a las mínimas necesidades de extensión del zeugopodio, mediada principalmente por gravedad (White, 1993).

Como sucede con otros rasgos, la convexidad de la diáfisis ulnar en *Hapalops* puede estar vinculada tanto al contexto mecánico de la locomoción arbórea como al de cavar. Argot (2001) relaciona la convexidad posterior de la diáfisis ulnar observable en algunos Didelphidae con el resultado de la concurrencia de fuerzas flexoras y extensoras de la ulna con el autopodio fijo durante el escalado de sustratos arbóreos. La curvatura de la diáfisis ulnar optimiza la ventaja mecánica del *m. triceps* con el miembro hiperflexionado, pero la disminuye notablemente en extensión (Argot, 2001; Sargis, 2002a; Candela y Picasso, 2008). Szalay y Sargis (2001) describen como un patrón general para mamíferos placentarios el hecho de que las formas arborícolas tienden a

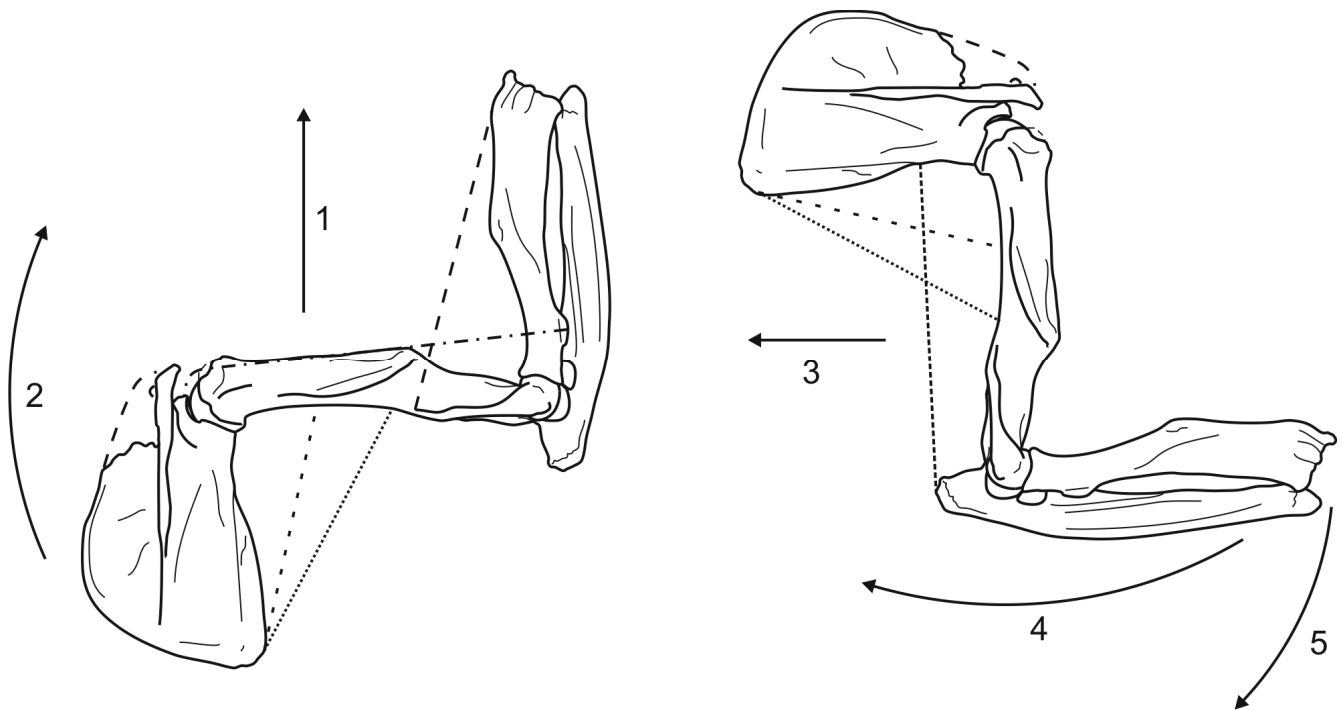


Fig. 6.43. Líneas de acción de los principales músculos involucrados en el contexto mecánico de escalar un soporte vertical (izquierda) y cavar (derecha) en *Hapalops* (MPM-PV 3412 escápula, MPM-PV 3467 húmero y ulna, MPM-PV 3404 radio). 1- línea de movimiento del cuerpo en ascenso; 2- curva de rotación del húmero con el antebrazo fijo; 3- línea de movimiento del brazo en retracción; 4- curva de rotación del húmero en retracción; 5- curva de rotación del antebrazo en extensión. Músculos: *m. deltoideus* - línea de acción en punteado denso -; *mm. bíceps brachii* y *brachialis* -línea de acción aproximada en punteado alternado- ; *m. brachioradialis* -línea de acción en punteado ancho; *m. teres major* - línea de acción en puntos separados. Los elementos de distintos especímenes fueron re-escalados para respetar las relaciones de proporción.

presentar olecranon corto y arqueado anteriormente, mientras que las formas terrestres presentan un olecranon recto o inclusive arqueado posteriormente. Sin embargo, en esta Tesis, y de acuerdo a la vasta bibliografía presente (véase Vizcaíno *et al.*, 2008 para una reseña de estos trabajos) que da cuenta del fuerte componente de comportamientos cavadores presentes en los Xenarthra, se considera que otros factores comportamentales están afectando la morfología del extremo proximal de la ulna, por lo que las aseveraciones concernientes de forma exclusiva al hábito locomotor deben hacerse con cautela hasta que patrones más claros sean evidentes.

La morfología de la mitad proximal de la ulna refleja distintos patrones. Argot (2001) concluye que la morfología proximal de la ulna está particularmente influenciada por el rol de los músculos *m. biceps brachii* y *m. triceps*. El desarrollo marcado del proceso coronoides ulnar ha sido vinculado a la transmisión de cargas durante la locomoción, con el miembro flexionado y abducido, sobre sustratos arbóreos (Argot, 2001; Sargis, 2002a), especialmente durante la fase propulsiva (Candela y Picasso, 2008). Argot (2001) describe escotaduras ulnares más profundas y cerradas para los Didelphidae terrestres, vinculadas a las demandas de estabilización de la articulación relacionadas con el estilo locomotor cursorial-saltador. El mismo patrón ha sido reconocido para los Hystricognathi terrestres por Candela y Picasso (2008).

El desarrollo del proceso estiloides, muy robusto, es coherente con fuertes demandas mecánicas sobre la articulación, un contexto mecánico afín tanto a la locomoción en sustratos arbóreos como a las habilidades cavadoras. Szalay y Sargis (2001) describen, para algunos Metatheria, procesos estiloides más robustos en las formas arborícolas que en las terrestres.

La evidencia aportada por la morfología de la cabeza radial es contradictoria respecto a la aportada por la morfología del capítulo humeral. Argot (2001) detalla que los Didelphidae arborícolas son los que presentan una cabeza radial más circular, mientras que en las formas semiarborícolas muestra un contorno más ovalado. Adicionalmente, Candela y Picasso (2008) describen cabezas radiales alargadas y subrectangulares para los Hystricognathi terrestres. Un patrón similar es descrito para algunos Metatheria por Szalay y Sargis (2001). De este modo, podría proponerse que los perezosos santacrucenses presentaban una cabeza radial más afín a las demandas funcionales de la locomoción sobre sustratos terrestres. Sin embargo, Argot (2001) argumenta que, respecto al radio de los Didelphidae actuales, es difícil de testear

hipótesis funcionales relacionadas al estilo locomotor. Adicionalmente, la restricción a la pronación-supinación es también coherente con habilidades cavadoras.

El incremento de la ventaja mecánica para la flexión del zeugopodio, como indican la inserción más distal de la musculatura flexora y pronadora-supinadora, puede indicar tanto un hábito arborícola como habilidades cavadoras. Argot (2001) encuentra que la tuberosidad bicipital es más robusta en los Didelphidae arborícolas que en los terrestres, en relación a una flexión poderosa no sólo para sostener el cuerpo sino también como colaborador en la supinación necesaria para la oposición de palmas (McEvoy, 1982 en Candela y Picasso, 2008).

La morfología de los metapodiales y la falanges ungueales tampoco permite una inferencia ecológica unívoca. Según Argot (2001), las falanges ungueales aportan importante información sobre el hábito locomotor, aunque en formas cavadoras otros factores están afectando la morfología. En formas arborícolas el tubérculo flexor (tuberosidad subungueal) está muy desarrollado (Argot, 2001), indicando una gran potencia de la musculatura flexora digital, no sólo permitiendo gran fuerza en la flexión si no también previniendo la hiperextensión. Esto es aplicable también al contexto mecánico de las formas cavadoras, por lo cual no puede invocarse como criterio indicador de preferencia de sustrato o de estilo locomotor. De este modo, la forma recurvada y la robustez de las falanges ungueales de los perezosos santacrucenses podría indicar tanto capacidades trepadoras, cavadoras, o ambas.

Como se discute en las páginas anteriores, muchas de las propiedades funcionales del miembro anterior de los perezosos santacrucenses tendrían roles biológicos diferentes dentro de dos contextos ecológicos diferentes pero similares mecánicamente: cavar y trepar. Se puede ver como los requerimientos mecánicos para cavar y trepar involucran ambos aducción poderosa del miembro, estabilización de las articulaciones, retracción potente y poderosa capacidad de flexión de la mano y prensión de los dedos.

MIEMBRO POSTERIOR Y CINTURA PÉLVICA

La morfología de las alas ilíacas, indicando una extensión y abducción poderosa del fémur, es coherente con la locomoción en sustratos arbóreos y lo mismo sugiere la morfología de las ramas isquiádicas dorsales. Con respecto a la relación entre la

morfología del ilion y su rol en la ecología, algunos autores (Sargis 2002b; Argot, 2002) relacionan la expansión de la cresta iliaca con menores capacidades de abducción femoral, propias de formas caminadoras, mientras que formas con crestas iliacas más estrechas serían capaces de una mayor abducción femoral. En los perezosos vivientes la hoja (lámina) iliaca está bien desarrollada, mucho más que en los *Vermilingua* y, por supuesto, que en los armadillos *Priodontes*, *Cabassous* y *Chaetophractus*, aportando una extensiva área de origen (fosa gluteal, Argot, 2002) para el *gluteus medius*, *profundus* y *minimus*, mientras que la cresta iliaca está menos expandida.

De acuerdo a Argot (2002 y trabajos allí citados), los músculos del grupo de la corva son más efectivos como extensores con el miembro extendido, mientras que con el miembro flexionado son más efectivos los del grupo gluteal. El grupo de la corva tendría función durante la postura semierecta en formas arborícolas, en el momento de erguirse para alcanzar una rama (Argot, 2002). Esta autora describe también que en *Didelphidae* corredores ágiles el grupo gluteal está más desarrollado que el grupo de la corva, lo que se refleja en una pelvis con ala iliacas extrovertas pero con ramas isquiádicas no expandidas lateralmente. En algunas formas arborícolas de *Carnivora* (véase Jenkins y Camazine, 1977) se verifica el patrón opuesto, es decir ramas isquiádicas más expandidas lateralmente que en las formas terrestres. Por otro lado, los aductores del fémur, que se originan del pubis, tienen importancia en la locomoción en sustratos arbóreos, ya que colaboran en forzar el autopodio contra el sustrato en el caso de escalar soportes más delgados que el cuerpo del animal (Argot, 2002), de forma similar al *m. pectoralis* (Fig. 6.45).

El acetábulo orientado ventralmente en *Analcimorphus* y *Eucholoeops* indica un miembro menos capaz de abducción extensiva, mientras que en *Hapalops* y *Schismotherium* su mayor lateralización sugiere mayores capacidades de abducción femoral para estos géneros en particular (Fig. 6.44). Al contrario que en otros mamíferos, en los *Xenarthra* actuales estudiados aquí el acetábulo parece ser más abierto ventralmente en las formas de mayor tamaño y hábitos terrestres como *Priodontes* y *Myrmecophaga*, mientras que en las formas arborícolas como *Bradypus*, *Choloepus* y *Cyclopes* presenta un contorno mucho más cerrado. Un acetábulo lateralmente orientado, como en *Hapalops*, permitiría una gran abducción femoral, mientras que un trocánter mayor más bajo que la cabeza femoral incrementaría el rango de movilidad de la articulación acetábulo-femoral (Pujos *et al.*, 2007). Entre los

Didelphidae, Argot (2002) describe acetábulos más someros y abiertos en las formas arborícolas. En vista ventral se aprecia que ambos perezosos actuales poseen acetábulos dirigidos lateralmente, mientras que en formas terrestres como *Priodontes* y *Myrmecophaga* exhiben acetábulos orientados más ventralmente. Es notable también la progresiva lateralización del acetábulo que se observa en la serie *Myrmecophaga* - *Tamandua* - *Cyclopes* (Fig. 6.13).

Dos aspectos de la morfología de la cabeza femoral son de interés ecológico: tamaño y grado de esfericidad. En los perezosos santacruceses, ambos parámetros indican una alta movilidad y una gran transmisión de fuerzas a través de la articulación acetábulo-femoral. Sargis (2002b) relaciona la alta movilidad de la articulación

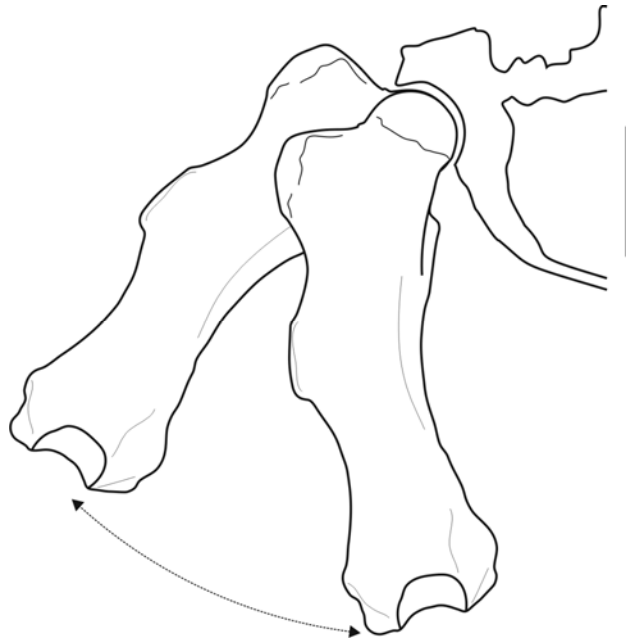


Fig. 6.44. Rango de abducción femoral en *Hapalops* (YPM-VPPU 15011), en vista anterior. La pelvis se representa con el ala ilíaca removida para mayor claridad. Escala = 5 cm.

acetábulo-femoral (indicada por el gran desarrollo relativo de la cabeza femoral) con las necesidades de abducción femoral propias de hábitos arborícolas, al menos para los Tupaiidae. Szalay y Sargis (2001) describen un patrón similar para algunos Metatheria. Candela y Picasso (2008) discuten la relación entre el gran tamaño de la cabeza femoral y las fuerzas elevadas a que se ve sometida la articulación durante la fase propulsiva del escalado de sustratos arbóreos. Entre los Pilosa, *Myrmecophaga* posee una cabeza femoral relativamente más pequeña que los demás, rasgo relacionado con una mayor

estabilidad de la articulación de la cadera, importante en las formas terrestres. Cabezas femorales relativamente más grandes están relacionadas con una mayor movilidad de la articulación de la cadera en las formas arbóreas (Argot, 2002), pero es notable que *Priodontes* posee la cabeza femoral grande, por lo que la importancia funcional del tamaño de la misma debe ser estudiado más detalladamente antes de testear hipótesis acerca del aparato locomotor en Xenarthra.

Szalay y Sargis (2001) y Argot (2002) describen cabezas femorales más hemisféricas en los Metatheria terrestres y más cilíndricas en las formas arborícolas. Este patrón no se observa en los Xenarthra estudiados aquí. Candela y Picasso (2008) describen una cabeza femoral hemisférica tanto para los Erethizontidae arborícolas como para los Hystricognathi terrestres.

Respecto al trocánter mayor, entre los Pilosa vivientes se observa una correlación entre la menor altura del trocánter mayor y el hábito arborícola (exceptuando *Myrmecophaga*, el más terrestre, con un trocánter mayor intermedio). Candela y Picasso (2008) describen trocánteres mayores más altos que la cabeza femoral en los Hystricognathi terrestres.

El trocánter menor conspicuo y protruyendo medialmente indica una capacidad de rotación lateral del fémur extensiva, coherente con la locomoción sobre sustratos arbóreos. Su tamaño relativo y el grado de protrusión medial se consideran indicadores de hábitos locomotores por varios autores (Szalay y Sargis, 2001; Sargis, 2002; Argot, 2002; Candela y Picasso, 2008): trocánteres menores más grandes y medialmente sobresalientes están presentes en las formas arbóreas, relacionados con una flexión de gran alcance y rotación externa durante la fase de recuperación en el escalado de sustratos arbóreos, contribuyendo a su vez a la aducción de la pantorrilla y el pie contra el soporte (Fig. 6.45). En las formas terrestres, tal capacidad rotatoria externa no sería necesaria, sino que un trocánter menor con menor protrusión medial y curvado posteriormente podría aumentar el componente antero-posterior del complejo *m. ilio-psoas*. Existe una gradación interesante entre los Vermilingua vivientes (como en la mayoría de los rasgos de estas formas): el trocánter menor se vuelve más desarrollado y más cercano a la cabeza femoral desde *Myrmecophaga* a *Tamandua* y por último a *Cyclopes*. Este último muestra un trocánter menor bien desarrollado situado muy cerca de la cabeza femoral, propiciando así la maximización de la acción del complejo *m. ilio-psoas* como flexor rápido del muslo. Es notable que este último rasgo es asociado por

algunos autores con hábitos locomotores corredores, en lugar de trepador y saltador. Por otro lado, los Cingulata como *Priodontes* y *Cabassous* desarrollan también un trocánter menor medialmente sobresaliente.

La fosa intertrocántérica profunda indica estabilización de la articulación ante demandas mecánicas vinculadas a la abducción del fémur, un contexto mecánico afín a la locomoción en sustratos arbóreos. Candela y Picasso (2008) discuten las implicancias del gran desarrollo de los músculos *obturador externus* e *internus* en la locomoción en sustratos arborícolas, dónde serían particularmente necesarios para la abducción y rotación externa del fémur.

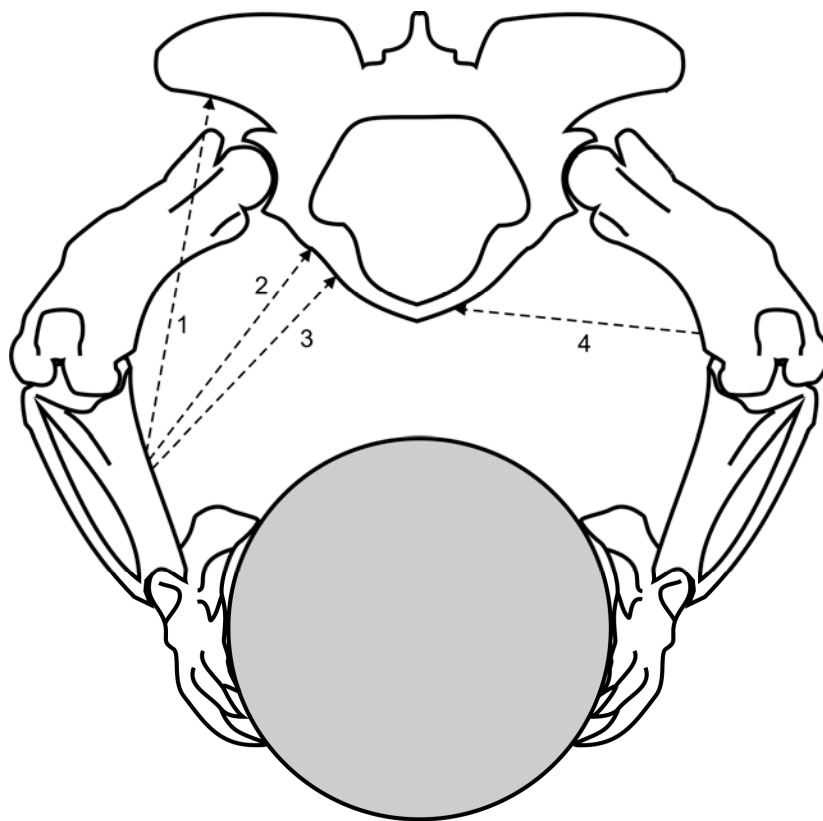


Fig. 6.45. Función de la musculatura aductora del miembro posterior durante el escalado de un soporte. Las líneas punteadas representan líneas de acción de los músculos: 1- *m. sartorius*, 2- *m. gracilis*, 3- *m. semitendinosus*, 4- complejo de los aductores.

El aplanamiento antero-posterior de la diáfisis femoral estaría vinculado una aducción poderosa del fémur, ayudando a los pies a afirmarse con fuerza en el soporte durante el escalado de sustratos arbóreos, de acuerdo a Candela y Picasso (2008). Sin embargo, el rol biológico preciso y la ventaja potencial de la curvatura diafisal permanecen sin ser claramente entendidos (Szalay y Sargis, 2001).

El tercer trocánter expandido sugiere extensión y abducción poderosas del fémur. Candela y Picasso (2008) y Sargis (2002b) describen un tercer trocánter más desarrollado en las formas terrestres de *Hystriognathi* y *Tupaia*, vinculado al aumento de la musculatura extensora del fémur. Sin embargo, existen excepciones que hacen dudar de su correlación con el tipo de sustrato (véase Candela y Picasso, 2008).

La forma de la epífisis distal del fémur ha sido relacionada por varios autores (Argot, 2002; Sargis, 2002; Candela y Picasso, 2008) con el hábito locomotor y responde a la morfología de dos rasgos principales: surco rotuliano y cóndilos femorales. El surco rotuliano somero de los perezosos santacruceses es coherente con el contexto mecánico del hábito arborícola, como se verá a continuación. Un surco rotuliano profundo, incluyendo labios lateral y medial bien marcados, mejora el brazo de palanca del *m. quadriceps femoris* en las formas cursoriales (ver Szalay y Sargis, 2001) como *Myrmecophaga*. Entre los Didelphidae, Argot (2002) describe *m. quadriceps femoris* más desarrollados en las formas terrestres o semiarborícolas. Por otro lado, un surco rotuliano superficial indica función del *m. quadriceps femoris* en una posición de la rodilla más flexionada (Fig. 6.46), como se ve en las formas trepadoras (Argot, 2002) como perezosos actuales y *Vermilingua*. Argot (2002) sostiene que la optimización del brazo de palanca del cuádriceps femoral se relaciona con una mayor agilidad en lugar de preferencia de sustrato (véase también Szalay y Sargis, 2001): un surco rotuliano poco profundo indicaría formas de desplazamiento más lento en lugar de capacidades trepadoras. Es interesante la gradación de la forma distal del fémur a través de los *Vermilingua* y la condición intermedia presente en *Priodontes*, el armadillo gigante.

El diámetro antero-posterior de los cóndilos femorales se correlaciona con la forma del surco rotuliano: surcos de la rótula profundos son acompañados por cóndilos profundos, medio-lateralmente comprimidos, mientras que surcos de la rótula someros se correlacionan con cóndilos deprimidos y anchos. En xenartros terrestres como *Myrmecophaga* y *Priodontes* se observan también cóndilos femorales asimétricos: el diámetro antero-posterior del cóndilo medial es mayor que el del lateral, más deprimido, mientras que en los Folivora arborícolas (perezosos y pequeños *Vermilingua*) se observan cóndilos subiguales. Argot (2002) describe epífisis distales más deprimidas antero-posteriormente entre los Didelphidae arborícolas que entre los terrestres. Szalay y Sargis (2001) describen un patrón similar para otros Metatheria, lo mismo que

Candela y Picasso (2008) al comparar los Erethizontidae arborícolas con los Hystricognathi terrestres, en relación a una postura más flexionada de la rodilla, característica de la locomoción arbórea. Por otra parte Argot (2002) también describe mayor asimetría condilar entre los Didelphidae y Dasyuridae arborícolas que en los terrestres. De este modo, resulta claro que el patrón de correlación entre el sustrato y la asimetría condilar en los Xenarthra analizados aquí es inverso al observado por otros autores en otros grupos de mamíferos, por lo que la contextualización ecológica de la asimetría condilar de los perezosos santacrucenses debe hacerse con cautela. De todos modos, el perfil mecánico parece ser más afín a la locomoción sobre sustratos arbóreos. La importancia funcional de la rotación del zeugopodio cuando la rodilla se flexiona en Xenarthra terrestres sigue siendo poco clara.

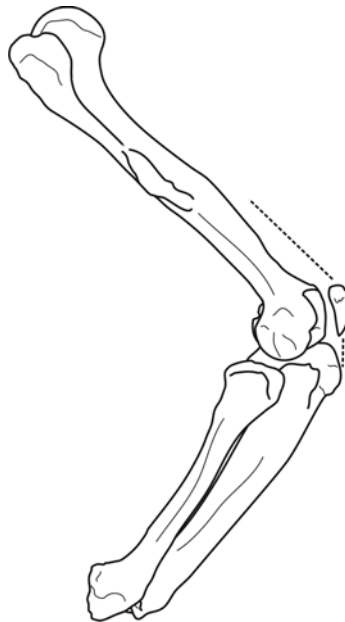


Fig. 6.46. Líneas de acción del complejo *m. quadriceps femoris* (líneas punteadas) en *Hapalops* (mismos especímenes que 6.38). Nótese la escasa ventaja mecánica aportada por la tuberosidad tibial poco protuberante.

La disposición más posterior de los cóndilos ha sido vinculada por Argot (2002) a las posturas flexionadas usuales observadas en formas arborícolas, dónde la carga mecánica es transmitida principalmente durante esos momentos, lo cual parece aplicarse también a los perezosos santacrucenses.

La tuberosidad tibial deprimida y ancha indicaría una rodilla flexionada, sin un marcado aumento de la ventaja mecánica en la extensión del zeugopodio (Fig. 6.46),

como se observa en los Didelphidae arborícolas (Argot, 2002). Por el contrario, una larga proyección anterior de la tuberosidad tibial permite aumentar la ventaja mecánica en la extensión de la rodilla, como se ve en muchos mamíferos cursoriales (Argot, 2002; Candela y Picasso, 2008). Sin embargo, los Xenarthra actuales analizados aquí evidencian un patrón algo disímil. *Priodontes* exhibe una tuberosidad tibial prominente, mientras que en los Vermilingua es más corta y con un desarrollo muy similar en todos, independientemente del modo de locomoción o la preferencia de sustrato. En perezosos actuales la tuberosidad tibial es más visible en *Bradypus* que en *Choloepus*, pero en ambos casos es ancha y aplanada, como en los Vermilingua.

La diferencia en la altura y curvatura de los cóndilos tibiales en los perezosos santacruceses indica fuertes necesidades de estabilización de la articulación y un componente rotatorio de la misma durante la flexión, aunque su significación ecológica no resulta clara. En muchos Xenarthra, los cóndilos tibiales son asimétricos: el cóndilo medial es cóncavo, mientras que el cóndilo lateral es convexo. En *Priodontes*, ambos cóndilos se disponen en diferentes niveles, siendo el medial más bajo que el lateral, una condición que podría aumentar la estabilidad de la articulación de la rodilla (Argot, 2002). Los Vermilingua muestran cóndilos tibiales dispuestos en el mismo nivel, siendo el lateral más convexo que el medial en *Myrmecophaga* y *Tamandua*, mientras que en *Cyclopes* ambos cóndilos son muy similares y casi planos. Los perezosos actuales desarrollan también cóndilos tibiales en el mismo nivel, siendo los de *Bradypus* más aplanados que los de *Choloepus*. Esta configuración permite una mayor movilidad de la tibia con respecto al fémur en los Didelphidae arborícolas (Argot, 2002).

Otra característica interesante es la proyección dorsal del borde interno del cóndilo medial en los perezosos santacruceses, formando una eminencia intercondiloidea asimétrica, como en *Tamandua* y *Priodontes*. En perezosos actuales y Vermilingua (excepto *Tamandua*) la eminencia intercondiloidea es mucho más simétrica. La importancia funcional de esta asimetría sigue sin estar clara, pero es posible considerar que se da en relación con la excursión lateral de la rodilla. En todos los casos, existe una notable superficie en el borde posterior del cóndilo lateral, muy probablemente para el deslizamiento del tendón del *m. poplíteus* durante la flexión y extensión de la rodilla. De hecho, la fosa poplíteica en la cara posterior de la epífisis tibial proximal es profunda y bien marcada, lo que sugiere un *m. poplíteus* bien desarrollado y poderoso, que participa en el acomodamiento de la rodilla durante la flexión-extensión.

De este modo, resulta claro que la flexión de la rodilla era un evento mecánicamente crítico, un contexto que parece ser afín con la locomoción en un medio arborícola.

La conformación de la faceta tibial astragalar indica una alta movilidad cruro-astragalar, aunque la evidencia aportada por la fibula es contradictoria (*vide infra*). Una alta movilidad cruro-astragalar ha sido vinculada con la locomoción sobre sustratos arbóreos (Candela y Picasso, 2008).

El aplanamiento de la superficie articular fibular para la superficie ectal del astrágalo, en concomitancia con una faceta ectal del astrágalo igualmente aplanada (*vide infra*), sugiere una movilidad muy limitada en el eje medio-lateral. De este modo, la articulación tibio-astragalar estaría limitada a la rotación en el plano parasagital, con poca o ninguna capacidad de abducción o aducción (inversión-eversión). De acuerdo a la información funcional ofrecida por autores previos sobre xenartros y otros grupos de mamíferos (Mendel, 1981b; Hildebrand, 1988; Szalay y Sargis, 2001; Argot, 2002; Polly, 2007; Candela y Picasso, 2008), este rasgo de los perezosos santacruceses no sería coherente con el contexto mecánico de la locomoción en un medio arbóreo.

La asimetría astragalar troclear de los perezosos santacruceses indica una alta movilidad cruro-astragalar afín al contexto mecánico del escalado de soportes arbóreos. Por otra parte, trócleas asimétricas se observan en los mamíferos plantígrados (Carrano, 1997), mientras que las formas digitígradas presentan trócleas astragalares más simétricas. Por ejemplo, en los perezosos gigantes del Pleistoceno las trócleas astragalares son aún más asimétricas, a tal punto que la tróclea medial forma un pequeño cóndilo y la tróclea lateral un disco alto y masivo, aunque no pueda correlacionarse obviamente con un hábito arborícola. Debido a estas y otras razones, el astrágalo de los *Xenarthra* muestra características tan intrigantes, que su comparación con los patrones funcionales de otros mamíferos queda en espera de estudios más detallados.

La cabeza astragalar de los perezosos santacruceses es grande y sésil. Candela y Picasso (2008) describen cabezas astragalares más grandes para las formas arborícolas de Rodentia. La orientación oblicua de la cabeza astragalar respecto a la tróclea se ha considerado un indicador de la postura y la disposición de los pies (Carrano, 1997). Es interesante que *Priodontes* y *Cabassous* exhiben una cabeza astragalar más oblicua, como *Nematherium*, mientras que los *Pilosa* actuales y el resto de los perezosos santacruceses muestran cabezas paralelas al plano del cóndilo. Por

lo tanto, puede proponerse la hipótesis de que *Nematherium* podría mostrar una articulación transversal del tarso más paralela, tal vez presentando una postura del pie ligeramente más digitígrada.

La movilidad cruro-astragalar incrementada, un rasgo comúnmente compartido entre la mayoría de los mamíferos arborícolas (Argot, 2002; Candela y Picasso, 2008; Croft y Anderson 2008), y el carácter asimétrico de la tróclea astragalar de los perezosos santacrucenses, permitirían sugerir habilidades trepadoras, como proponen Pujos *et al.* (2007) para el perezoso Lujanense de Perú *Diabolotherium* (Megalonychidae). Sin embargo, otros rasgos de la articulación cruro-astragalar parecen indicar movimientos más constreñidos medio-lateralmente y una menor capacidad para movimientos de inversión-eversión del pie a nivel del astrágalo.

Por último, el túber calcáneo expandido sugiere, por un lado, una configuración plantígrada del pie, con un buen apoyo y arco metatarsiano prominente, dejando abundante espacio de acomodación para los poderosos tendones de los flexores digitales y, por el otro, maximiza la ventaja mecánica para la extensión poderosa del pie (Smith y Savage, 1955; Carrano, 1997). Autores como Carrano (1997) explican que en formas terrestres digitígradas los metatarsianos son comparativamente más largos que el túber calcáneo, una configuración que optimiza el autopodio para la velocidad a expensas de la fuerza. Este patrón ha sido descrito también para los Hystricognathi terrestres por Candela y Picasso (2008). Por el contrario, en los perezosos santacrucenses, el túber calcáneo representa casi un tercio del largo total del pie, indicando una extensión poderosa del mismo y sugiriendo de algún modo un sustrato arbóreo. Por otra parte, la expansión medio-plantar (volar) del túber calcáneo también puede haber estado relacionada con la presencia de una almohadilla plantar muy desarrollada, similar a la descrita para *Cyclopes* (Meldrum *et al.*, 1997) y que serviría para la oposición de las falanges ungueales.

La morfología de la faceta sustentacular, perpendicular al eje antero-posterior de astrágalo y calcáneo, indica una movilidad entre estos elementos sumamente reducida, un rasgo más afín al contexto mecánico de la locomoción sobre sustratos terrestres que a la arborealidad. Candela y Picasso (2008) describen una disposición de la faceta sustentacular más antero-posteriormente orientada entre los Hystricognathi terrestres.

Por último, la morfología de la articulación entre el navicular y la cabeza astragalar sugieren una elevada movilidad del primero con respecto a la segunda, permitiendo su rotación sobre la cabeza astragalar (Argot, 2002; Candela y Picasso, 2008). Este es un rasgo novedoso, que podría estar indicando un contexto mecánico de elevada movilidad y fuerza muscular para los dedos II y III del pie, coherente con el trepado de soportes. Sin embargo, hasta que un estudio integral de las relaciones mecánicas de los demás elementos (incluyendo cuboides, cuneiformes y metatarsianos) sea realizado, esta hipótesis debe tratarse con cautela.

Cuándo se consideran en conjunto las propiedades funcionales del autopodio posterior de los perezosos santacrucense, sorprende constatar que algunas de ellas son compatibles con un hábito arborícola, mientras que otras no. Por una parte, la movilidad del navicular, la fuerza flexora de los dedos y la morfología expandida del calcáneo, entre otros rasgos, son compatibles con una locomoción arborícola, mientras que la movilidad restringida del astrágalo, tanto a nivel cruro-astragalar como astrágalo calcaneal, sugiere lo contrario.

Sin embargo, es posible congeniar estas propiedades funcionales en un patrón morfofuncional hipotético. Como se discutió en las páginas anteriores, es posible que la tuberosidad medial del calcáneo diera sostén a una almohadilla plantar muy desarrollada, contra la cual pudieron haberse opuesto las falanges ungueales de los dedos del pie. A este respecto, la rotación del navicular sobre la cabeza astragalar permitiría la acomodación de los dedos I y II del pie en una posición más invertida, permitiendo oponerlos a la expansión medial del calcáneo en un movimiento de “pinza”, apto para aferrarse a soportes arbóreos. De este modo, este patrón morfofuncional facilitaría la locomoción arborícola, solventando las restricciones impuestas por la estabilización de la articulación cruro-astragalar.

6.3.2.1 SINOPSIS DE LA FUNCIÓN Y ROL BIOLÓGICO

A continuación y a modo de resumen, se ofrece una síntesis de la información funcional y ecológica suministrada por el análisis cualitativo de los elementos del esqueleto apendicular.

Miembro anterior y cintura escapular

- Los rasgos funcionales de la escápula de *Eucholoeops* y *Hapalops* sugieren que ésta estaba sometida a una exigencia mecánica en protracción y retracción moderada, indicando por un lado menores habilidades trepadoras que en los perezosos actuales y *Cyclopes*, y por el otro menores habilidades cavadoras que en los Vermilingua y los Cingulata *Priodontes* y *Cabassous*. Además, la capacidad de elevación y protracción del humero era menor que en los *Xenarthra* actuales arborícolas. Dentro de los perezosos santacruceses, *Hapalops* poseería mayor capacidad de elevación del húmero que *Eucholoeops*, por lo que sería un género más ágil o hábil en un ámbito arbóreo que *Eucholoeops*.
- La articulación gleno-humeral, estabilizada por fuertes músculos y ligamentos, estaba preparada para resistir fuertes exigencias mecánicas, especialmente durante la flexión. Esta propiedad es coherente dentro del contexto mecánico de cavar y, en menor medida, durante el escalado de soportes verticales. Probablemente también era usual una postura flexionada de esta articulación, especialmente en *Hapalops* y *Eucholoeops*, los géneros en los que la cabeza humeral está más volcada posteriormente, mientras que en los milodóntidos *Analcitherium* y *Nematherium* la postura sería menos flexionada.
- La movilidad de la articulación gleno-humeral era mayor que en los *Xenarthra* actuales terrestres, aunque menor que en los arborícolas, especialmente *Bradypus* y *Choloepus*. *Eucholoeops* presentaría mayor movilidad que *Hapalops* y los milodóntidos. De este modo, *Eucholoeops* tendría mayores habilidades trepadoras que *Hapalops* y los milodóntidos, aunque la evidencia aportada por el desarrollo del acromion es contraria a la aportada por la morfología de la cabeza humeral.
- La aducción poderosa del húmero y de todo el miembro anterior, mayor que en los *Xenarthra* actuales tanto arborícolas como terrestres, tiene significación durante el escalado vertical de sustratos arbóreos, ya que su rol biológico sería aducir ambos miembros contra el soporte. En menor medida, tendría importancia durante el acto de cavar, colaborando en la retracción del miembro en conjunto. Esta propiedad estaría más desarrollada en los milodóntidos *Analcitherium* y *Nematherium* que en el resto de los géneros santacruceses.

- La retracción del húmero era más potente que en los perezosos actuales, similarmente a *Vermilingua*, *Priodontes* y *Cabassous*. Esta función tiene importancia en dos contextos mecánicos diferentes, involucrando roles biológicos diferentes: cavar y trepar. Comparando los perezosos santacrucenses entre sí, los milodóntidos *Nematherium* y *Analcitherium* eran las formas capaces de desarrollar mayor fuerza en estos movimientos, seguidos de lejos por *Hapalops* y por último *Eucholoeops* que sería la forma menos fuerte.
- La flexión del zeugopodio era poderosa, una propiedad funcional que es fuertemente indicadora de un contexto mecánico afin a la locomoción arborícola, sugiriendo habilidades trepadoras para los perezosos santacrucenses en conjunto.
- La flexión del autopodio también era poderosa, tanto a nivel carpal como digital. Resulta difícil discernir si la gran capacidad flexora del autopodio en los perezosos santacrucenses está en relación con hábitos arborícolas o con capacidades cavadoras, ya que es coherente con ambos contextos mecánicos.
- La transmisión de cargas mecánicas durante la flexión se daba mayoritariamente entre el radio y el capítulo humeral, un rasgo común a los Pilosa actuales (exceptuando en cierta medida a *Bradypus*). Además, la articulación humero-radial mostraba menores requerimientos de estabilización que en *Priodontes*. La significación de esta propiedad no resulta clara desde un punto de vista biológico (y ecológico). No se registran diferencias marcadas entre los distintos géneros de perezosos santacrucenses.
- La articulación humero-ulnar era más estable y restringida en su movilidad que en los *Vermilingua*, en cierta medida siendo comparable a la de los perezosos actuales. Dentro de los perezosos santacrucenses, *Prepothierium* y *Eucholoeops* tendrían mayor estabilidad humero-ulnar: *Prepothierium* por medio de una escotadura semilunar más profunda y *Eucholoeops* por medio de una tróclea humeral menos aplanada y más alta que en los restantes géneros. *Hapalops* presentaría la articulación más laxa y móvil. El contexto biológico para esta configuración es la locomoción terrestre, por lo que se propone que *Prepothierium* y *Eucholoeops* estaban menos preparados para la locomoción en un sustrato arborícola que *Hapalops*.
- La capacidad de extensión del zeugopodio estaba restringida, especialmente en *Nematherium* y *Hapalops*, condición coherente con un hábito arborícola.

Prepothorium y *Eucholoeops* presentaban una postura del antebrazo más extendida.

- La extensión del zeugopodio era poderosa, indicando capacidades cavadoras. *Nematherium* y *Hapalops* serían capaces de mayor potencia en la extensión con el zeugopodio en flexión y por lo tanto tendrían habilidades cavadoras más pronunciadas, mientras que *Eucholoeops* y *Prepothorium* desarrollarían menor potencia, aunque con mayor ventaja mecánica en posturas extendidas del zeugopodio.
- La transmisión de cargas mecánicas entre la ulna y el autopodio era importante en todos los géneros, y especialmente en *Hapalops* y *Prepothorium*. Este rasgo puede asociarse a roles biológicos diferentes: el sostén y elevación del peso corporal en la locomoción arborícola, cuando el miembro extendido eleva el cuerpo, o la retracción del miembro en conjunto durante el acto de cavar.
- Las capacidades de pronación-supinación eran más limitadas que en los perezosos actuales. *Hapalops* tendría pronación-supinación más restringida (similar a *Cyclopes*), mientras que *Eucholoeops* y *Nematherium* presentarían capacidades más similares a *Tamandua* y *Myrmecophaga*. La capacidad de pronación-supinación cumple el rol biológico de la acomodación del autopodio a diferentes orientaciones para facilitar la prensión de soportes durante la locomoción arborícola. De acuerdo a lo anterior, deberían esperarse habilidades trepadoras restringidas para los perezosos santacrucenses. Adicionalmente, la restricción a la pronación-supinación es también coherente con habilidades cavadoras, lo cual parece razonable para *Hapalops*.
- La articulación metapodio-acropodio (metacarpo-falangeal) era muy estable, aunque este rasgo en sí mismo tampoco permite una inferencia ecológica unívoca.
- La morfología recurvada y la robustez de las falanges ungueales no permite una inferencia biológica unívoca, ya que está vinculada tanto al contexto mecánico de cavar como de escalar soportes.

Miembro posterior y cintura pélvica

- Los perezosos santacrucenses exhibirían capacidades de abducción femoral equivalentes a las de los Vermilingua, no tan amplia como en los perezosos

actuales pero mucho más acentuada que en los xenartros estrictamente terrestres como *Priodontes*. La abducción del fémur cumple funciones durante la locomoción en sustratos arborícolas, permitiendo la acomodación del miembro posterior de modo de oponer ambos pies sobre el soporte. *Prepothorium* sería la forma con abducción más restringida, lo que indica menores capacidades trepadoras, mientras que *Hapalops* posee el acetábulo más lateralmente orientado, lo que lleva a concluir que sería capaz de la mayor abducción femoral.

- La extensión del fémur era poderosa, aunque no rápida. Esta propiedad mecánica puede vincularse, sin invocar contextos ecológicos especiales, con el rol biológico de impulsar el cuerpo en la fase de potencia del paso, tanto en la locomoción terrestre como arborícola. El desarrollo del tercer trocánter también indica una extensión femoral particularmente potente para todos los géneros de perezosos santacruceses, aunque ligeramente mayor en *Prepothorium*, sugiriendo que era más terrestre que los otros perezosos.
- La articulación acetábulo-femoral era de amplia movilidad y era el sitio de una elevada transmisión de cargas mecánicas entre el miembro y la cintura. Esta propiedad estaría vinculada también al rol biológico de permitir la acomodación del miembro durante el escalado de soportes arbóreos. A este respecto no parece haber diferencias substanciales entre los diferentes géneros de perezosos santacruceses: *Analcimorphus* y *Eucholoeops* presentarían menores capacidades de abducción y por lo tanto menor habilidad trepadora, mientras que *Hapalops* presentaría mayor capacidad de abducción y movilidad de la articulación acetábulo-femoral, indicando mayores capacidades de movilizarse sobre sustratos arbóreos.
- El fémur poseía una gran capacidad de rotación lateral, relacionada también con la acomodación del miembro durante la locomoción arborícola, circunstancia en la cual se produce la abducción de ambas rodillas. Adicionalmente, colaboraría con la aducción del zeugopodio y el pie contra el soporte.
- La aducción del fémur era potente, una función que tiene el rol biológico de colaborar en forzar el autopodio contra el sustrato en el caso de escalar soportes más delgados que el cuerpo del animal.
- La articulación femoro-tibial era estable y estaba preparada para posturas flexionadas usuales. La transmisión de cargas mecánicas se daba principalmente

a través del cóndilo medial, especialmente en *Eucholoeops* y *Prepothorium*. Esta propiedad está en relación con la locomoción arborícola más que con la terrestre.

- La articulación femoro-tibial estaba preparada para la rotación lateral del zeugopodio durante la flexión. No resulta claro cuál es la significación biológica de esta propiedad mecánica.
- La movilidad tibio-fibular era restringida o nula, un rasgo que se vincula con fuertes demandas mecánicas sobre la articulación entre zeugopodio y autopodio. Esta restricción de la movilidad se relaciona además con una articulación tibio-astragalar limitada a la rotación parasagital. Este rasgo no es coherente con las anteriores evidencias afines al contexto funcional de la locomoción en un medio arbóreo.
- La movilidad cruro-astragalar estaba restringida a la flexión-extensión, sin posibilidad de inversión-eversión (o al menos sumamente limitadas). Esta asignación funcional es problemática, ya que tradicionalmente se interpreta la asimetría de las trócleas astragales (especialmente marcada en los milodóntidos, en *Analcimorphus* y en *Pelecycodon*) como indicadora de alta movilidad cruro-astragalar, un rasgo considerado indicador de capacidades trepadoras. La estabilización de la articulación está vinculada al rol biológico de evitar desplazamientos del pie durante la locomoción terrestre, restringiendo los movimientos de abducción-aducción. Por el contrario, una movilidad cruro-astragalar incrementada (de modo similar a la pronación-supinación en el caso del miembro anterior), permitiría al autopodio el posicionamiento necesario para aferrarse a sustratos arbóreos. Al igual que con la articulación tibio-fibular distal, esta propiedad funcional del tobillo de los perezosos santacruceses parece contradecir la evidencia de capacidades trepadoras aportada por el resto del esqueleto apendicular.
- La extensión del pie era poderosa en todos los grupos de perezosos santacruceses, un rasgo de importancia tanto en la locomoción arborícola como terrestre. En el escalado de soportes verticales colabora además en sostener el peso del cuerpo, por lo que indicaría capacidades trepadoras para los estos perezosos miocenos.
- La articulación astrágalo-calcaneal era también muy estable y con un grado de movilidad sumamente restringido. Al igual que con el grado de movilidad de la

articulación cruro-astragalar, esta propiedad funcional parece contradecir en cierto modo las evidencias de capacidades trepadoras relacionadas al resto del esqueleto apendicular, indicando un contexto funcional más afín a la locomoción sobre sustratos.

- Existía una alta movilidad entre los elementos de la serie proximal del basipodio y la serie central, particularmente entre astrágalo y navicular. Este es un rasgo novedoso, que podría estar indicando un contexto mecánico de elevada movilidad y fuerza muscular para los dedos II y III del pie, posiblemente capaces de presión contra la expansión medial del túber calcáneo, un patrón morfofuncional afín con el escalado de soportes. Estudios adicionales deben ser realizados sobre la mecánica de los elementos del tarso y metatarso.
- La flexión tarsal y digital era poderosa, relacionada con la expansión del túber calcáneo y el desarrollo de las trócleas maleolares para los tendones de los músculos flexores, siendo clara su importancia mecánica durante el escalado de sustratos arbóreos, asociado al rol biológico de aferrarse al soporte. No hay diferencias entre los diferentes géneros de perezosos santacruceses.

Resumiendo la información funcional del miembro posterior de los perezosos santacruceses, estos se caracterizan por una combinación de rasgos morfológicos. Múltiples características pueden relacionarse al contexto mecánico del trepado de soportes, especialmente aquellos que involucran capacidades elevadas de abducción y aducción a nivel de la articulación acetábulo-femoral, articulación estilo-zeugopodial preparada para una postura del miembro con la rodilla generalmente flexionada y extensión (plantar-flexión) del pie poderosa.

La morfología y configuración del pie de los perezosos santacruceses en sentido general es conservadora cuando se la compara con la de los perezosos actuales, aunque exhiben algunos de los rasgos reconocidos por Hirschfeld (1985, véase también de Toledo, 1998) en relación a la adquisición de una postura pedolateral: incremento en tamaño y robustez de los dedos externos, rotación dorso-medial del arco del pie, extensión caudal del calcáneo. Sin embargo, estos rasgos no están desarrollados en un grado que permita inferir una postura pedolateral.

6.4. ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL

Como se explicó en el capítulo 5, sección 5.5, con el fin de estimar el tamaño corporal en los perezosos santacrucenses, se desarrollaron ecuaciones de estimación de la masa corporal a partir de variables morfométricas de mamíferos actuales. Los estimadores obtenidos son el producto de un proceso de descarte que tiene como parámetro de decisión el criterio de información de Akaike. Es decir que durante el proceso de “stepwise” se eliminaron de las ecuaciones aquellas variables que representaban información redundante. El objetivo de esta metodología fue obtener ecuaciones que fueran lo más sencillas posibles, ya que se consideró que la simplicidad las hacía especialmente atractivas para su aplicación en formas fósiles. Nótese que la mayoría de las ecuaciones (tabla 6.4) incluyen el ancho diafiseal de cada elemento (húmero, ulna, fémur, tibia) como estimador de la masa corporal. Otras variables que entran en juego son el ancho y la profundidad de las epífisis distales. Así, se trata de variables que dan cuenta de la robustez general de los elementos óseos. Ninguna variable de la fibula fue incluida.

| Elemento | Ecuación |
|--------------|--|
| Escapula | $-2,737 + 1,767 * FGL + 0,813 * LE$ |
| Húmero | $-1,971 + (-0,925 * DHT) + 1,993 * DAPH + 0,553 * AFADH + 0,5987 * PVTH + 0,513 * PMEH$ |
| Ulna | $-0,701 + 2,063 * ADU$ |
| Radio | $-1,764 + 1,082 * ACR + 1,645 * DFCR$ |
| Pelvis | $-4,049 + 3,895 * LPEL + -1,669 * LIL$ |
| Fémur | $-1,116 + (-1,437 * DTF) + 1,026 * AITR + (-1,026 * LF) + 1,215 * FHL + (-1,505 * AICF) + 2,387 * LCM + 1,762 * ASP$ |
| Tibia-fíbula | $-1,591 + 1,078 * DAPT + -0,531 * LFMT + 2,115 * ACLT + -2,638 * LFEL + 2,011 * AMT$ |
| Astrágalo | $-1,209 + (-0,780 * ATAST) + 3,099 * LCAST$ |
| Calcáneo | $-1,898 + 2,131 * FCL$ |

Tabla 6.4. Ecuaciones obtenidas para cada elemento por medio de regresión múltiple utilizando la masa como variable dependiente.

| Elemento | R2 | R2-ajustado | F(gl,gl) | p-F | RE | EP% | QMLE | SE |
|--------------|-------|-------------|--------------------|----------|-------|--------|-------|-------|
| Escapula | 0,916 | 0,908 | 125.048 (2 , 23) | 4,39E-13 | 1,018 | 13,963 | 1,005 | 1,005 |
| Húmero | 0,970 | 0,963 | 130.357 (5 , 20) | 1,49E-14 | 0,979 | 9,263 | 1,002 | 0,999 |
| Ulna | 0,880 | 0,875 | 175.608 (1 , 24) | 1,56E-12 | 1,213 | 21,167 | 1,008 | 1,041 |
| Radio | 0,862 | 0,849 | 71.548 (2 , 23) | 1,34E-10 | 1,031 | 41,363 | 1,009 | 1,014 |
| Pelvis | 0,836 | 0,821 | 58.448 (2 , 23) | 9,62E-10 | 1,301 | 18,663 | 1,011 | 1,040 |
| Fémur | 0,968 | 0,955 | 77.674 (7 , 18) | 3,76E-12 | 1,055 | 7,833 | 1,003 | 1,014 |
| Tibia-fíbula | 0,934 | 0,917 | 56.428 (5 , 20) | 4,17E-11 | 1,126 | 13,598 | 1,005 | 1,023 |
| Astrágalo | 0,862 | 0,850 | 72.080 (2 , 23) | 1,24E-10 | 1,034 | 18,419 | 1,009 | 0,996 |
| Calcáneo | 0,802 | 0,794 | 97.417 (1 , 24) | 6,34E-10 | 1,270 | 47,838 | 1,012 | 1,048 |

Tabla 6.5. Estadísticos para cada una de las ecuaciones obtenidas. RE corresponde al coeficiente de ponderación, EP% al error porcentual de la estimación, QMLE corresponde al “Quasi Maximum Likelihood Estimate”, SE corresponde el “Smearing Estimate” (De Esteban-Trivigno *et al.*, 2008).

Se considera aquí que los estimadores obtenidos son de valor operacional, ya que son estimadores con un buen grado de ajuste y errores de estimación bajos (tabla 6.5), que incluyen relativamente pocas variables y que pueden ser aplicadas a elementos aislados o incompletos, muy comunes en el registro fósil.

| Elemento | Inflación de la varianza (vif) |
|--------------|--|
| Escápula | FGL = 8,337; LE = 8,337 |
| Húmero | DHT = 7,535; DAPH = 10,160; AFADH = 13,185; PVTH = 5,152; PMEH = 6,190 |
| Ulna | DHT = 7,535; DAPH = 10,160; AFADH = 13,185; PVTH = 5,152; PMEH = 6,190 |
| Radio | ACR = 9,068; DFCR = 9,068 |
| Pelvis | LPEL = 29,753; LIL = 29,753 |
| Fémur | DTF = 15,806; AITR = 25,403; LF = 9,065; FHL = 24,171; AICF = 85,111; LCM = 31,270; ASP = 17,972 |
| Tibia-fíbula | DAPT = 20,784; LFMT = 6,311; ACLT = 58,947; LFEL = 23,831; AMT = 116,347 |
| Astrágalo | ATAST = 7,954; LCAST = 7,954 |
| Calcáneo | NA |

Tabla 6.6. Valores de inflación de la varianza para las variables utilizadas en las ecuaciones de estimación. Los valores de inflación de la varianza no pudieron ser calculados para la ecuación de calcáneo debido a que ésta posee sólo una variable.

Estos estimadores explican un alto porcentaje de la varianza, especialmente las de escápula, húmero, fémur y tibia-fíbula. Los valores de p son altamente significativos en todos los casos. Sin embargo, el coeficiente de determinación (R^2) no es un parámetro completamente confiable a la hora de evaluar el poder predictivo de cada ecuación (véase De Esteban-Trivigno *et al.* 2008), por lo que se prefirió utilizar parámetros adicionales para caracterizar el valor de cada ecuación. Nótese que dos de las tres ecuaciones con R^2 más bajos (radio y calcáneo) exhiben valores de EP% drásticamente superiores, seguidas por la ulna, mientras que aquellas con valores más altos de R^2 (húmero y fémur) son las que presentan EP% más bajo. Coherentemente, son también las ecuaciones con valores de QMLE más elevados, aunque todos son muy cercanos a la unidad. De lo anterior se puede colegir que las ecuaciones de estimación más confiables son aquellas basadas en las variables de ambos estilopodios, mientras que las correspondientes a radio, calcáneo y ulna son las que poseen menor valor predictivo (tabla 6.5). En el Apéndice III se incluyen las estimaciones por separado.

Todos los valores del SE son también muy cercanos a la unidad, por lo que se prefirió utilizar el coeficiente de ponderación RE para la re-transformación desde las unidades logaritmizadas. Además, los valores de inflación de la varianza más bajos corresponden a las ecuaciones de escápula, radio y astrágalo (tabla 6.6). Sorprendentemente, las ecuaciones de astrágalo y calcáneo presentan los menores valores de inflación de la varianza pero son las de menor poder predictivo. En síntesis, si bien se busca que las variables que participan tengan bajos valores de inflación de la varianza, eso no es indicativo del valor predictivo de la ecuación.

| Nº catálogo | | Taxón | promedios | Media ponderada | n.pond | CV.pond |
|-----------------|--------------|---------------------------------------|---------------|-----------------|----------|---------------|
| MPM-PV | 3404 | cf. <i>Hapalops</i> | 57,388 | 65,313 | 2 | 30,797 |
| MPM-PV | 3408 | Folivora indet. | 200,321 | 200,321 | 1 | NA |
| MPM-PV | 3458 | Folivora indet. | 98,130 | 88,220 | 3 | 64,062 |
| MPM-PV | 3454 | Folivora indet. | 90,383 | 90,383 | 1 | NA |
| MPM-PV | 3462 | Folivora indet. | 15,823 | 15,823 | 1 | NA |
| FMNH | 13280 | <i>Eucholoeops ingens</i> | 35,728 | 35,728 | 1 | NA |
| MPM-PV | 3402 | <i>Eucholoeops</i> sp. | 62,168 | 62,168 | 1 | NA |
| MPM-PV | 3403 | <i>Eucholoeops fronto</i> | 66,610 | 64,668 | 3 | 27,173 |
| MPM-PV | 3651 | <i>Eucholoeops</i> sp. | 73,575 | 72,081 | 6 | 41,405 |
| AMNH | 9249 | Megalonychidae indet. | 31,775 | 33,874 | 3 | 19,423 |
| AMNH | 94754 | Megalonychidae indet. | 25,854 | 27,242 | 3 | 31,761 |
| YPM-VPPU | 15561 | <i>Analcimorphus giganteus</i> | 64,395 | 66,908 | 4 | 16,848 |
| YPM-VPPU | 15345 | <i>Prepotherium potens</i> | 107,793 | 123,227 | 2 | 75,276 |
| FMNH | 13137 | <i>Schismotherium fractum</i> | 37,992 | 43,722 | 2 | 48,037 |
| AMNH | 9252 | <i>Hapalops</i> sp. | 7,944 | 7,944 | 1 | NA |
| YPM-VPPU | 15414 | <i>Hapalops</i> sp. | 16,160 | 16,160 | 1 | NA |
| YPM-VPPU | 15597 | <i>Hapalops</i> sp. | 19,694 | 18,166 | 2 | 21,721 |

| | | | | | | |
|-----------------|--------------|---------------------------------------|---------------|---------------|----------|---------------|
| FMNH | 15103 | <i>Hapalops</i> sp. | 19,851 | 19,626 | 2 | 4,970 |
| FMNH | 13128 | <i>Hapalops ruetimeyeri</i> | 23,815 | 20,312 | 2 | 77,318 |
| YPM-VPPU | 15005 | <i>Hapalops</i> sp. | 29,414 | 25,104 | 3 | 34,795 |
| YPM-VPPU | 15155 | <i>Hapalops elongatus</i> | 27,685 | 27,685 | 1 | NA |
| YPM-VPPU | 15045 | <i>Hapalops</i> sp. | 32,226 | 29,264 | 3 | 36,609 |
| YPM-VPPU | 15160 | <i>Hapalops</i> sp. | 30,069 | 29,509 | 2 | 6,730 |
| FMNH | 13133 | <i>Hapalops elongatus</i> | 36,557 | 31,283 | 3 | 47,563 |
| FMNH | 13143 | <i>Hapalops rectangularis</i> | 30,115 | 31,481 | 4 | 27,679 |
| YPM-VPPU | 15562 | <i>Hapalops angustipalatus</i> | 47,338 | 33,862 | 5 | 67,338 |
| FMNH | 13130 | <i>Hapalops ruetimeyeri</i> | 37,058 | 36,841 | 4 | 41,086 |
| AMNH | 9222 | <i>Hapalops rectangularis</i> | 40,426 | 38,050 | 5 | 52,835 |
| MLP | 34-III-5-1 | <i>Hapalops</i> sp. | 40,581 | 40,581 | 1 | NA |
| YPM-VPPU | 15183 | <i>Hapalops</i> sp. | 43,152 | 43,152 | 1 | NA |
| FMNH | 13123 | <i>Hapalops elongatus</i> | 53,593 | 45,019 | 3 | 47,054 |
| YPM-VPPU | 15618 | <i>Hapalops</i> sp. | 48,487 | 48,487 | 1 | NA |
| MPM-PV | 3412 | <i>Hapalops</i> sp. | 48,580 | 48,580 | 1 | NA |
| YPM-VPPU | 15564 | <i>Hapalops platycephalus</i> | 51,627 | 49,390 | 2 | 73,267 |
| MPM-PV | 3467 | <i>Hapalops</i> sp. | 52,648 | 52,395 | 4 | 11,714 |
| YPM-VPPU | 15110 | <i>Hapalops indifferens</i> | 72,292 | 56,077 | 3 | 55,144 |
| MPM-PV | 3400 | <i>Hapalops</i> sp. | 68,013 | 59,402 | 6 | 59,120 |
| YPM-VPPU | 15836 | <i>Hapalops</i> sp. | 68,113 | 68,113 | 1 | NA |
| YPM-VPPU | 15520 | <i>Hapalops</i> sp. | 95,175 | 74,513 | 3 | 50,602 |
| YPM-VPPU | 15523 | <i>Hapalops longiceps</i> | 84,288 | 83,772 | 7 | 44,638 |
| FMNH | 13131 | <i>Analcitherium?</i> sp. | 88,226 | 88,226 | 1 | NA |
| MPM-PV | 3406 | Mylodontidae indet. | 181,167 | 168,262 | 3 | 21,381 |
| FMNH | 13129 | <i>Nematherium angulatum</i> | 89,329 | 89,329 | 1 | NA |

Tabla 6.7. Estimaciones promedio de masa corporal para los especímenes considerados, su media ponderada de acuerdo al valor EP%, la cantidad de elementos a ponderar y el coeficiente de variación (CV) de la ponderación. Los valores están en kilogramos. Los ejemplares cuyas estimaciones provienen de una mayor (4 o más) cantidad de ecuaciones están resaltados.

Los valores obtenidos fluctúan entre los 40 y los 80 kg (tabla 6.8) para la mayoría de los géneros exceptuando los milodóntidos y megatéridos, los que muestran masas corporales superiores a los 80 kg (llegando inclusive a los 168 kg para el milodóntido MPM-PV 3406). El género que permitió estimaciones de masa más confiables, tanto por la cantidad de especímenes como por la cantidad de elementos preservados, es *Hapalops* seguido por *Eucholoeops*. Los otros géneros presentan estimaciones menos fiables, ya que están basadas en pocos elementos (no correspondiendo siempre a los de las ecuaciones con mayor poder predictivo) y/o pocos especímenes.

Se verifica cierta coherencia dentro del género *Eucholoeops*. Se trataría de una forma de alrededor de 70 kg de masa corporal (tabla 6.8). *Eucholoeops fronto* sería una forma de aproximadamente 65 kg mientras que *E. ingens* arroja un valor de 53 kg. Otros especímenes del género presentan masas corporales de entre 60 y 70 kg (tabla 6.7).

Para *Hapalops* el promedio es de alrededor de 45 kg, aunque con elevada variabilidad, inclusive dentro de cada especie (tabla 6.7). Algunas especies, como *H. ruetimeyeri* y *H. elongatus* poseen especímenes de menor y mayor masa corporal, con diferencias de más de 10 kg entre la menor y la mayor estimación. *Hapalops rectangularis*, por otro lado, evidencia menor variabilidad, oscilando entre los 31,5 y 38 kg. Otras especies del género muestran masas corporales algo más elevadas: *H. platycephalus* con 49,4 kg y *H. indifferens* con 56 kg. Por último, *H. longiceps* es la especie de mayor talla, superando a *Analcimorphus* (67 kg) y *Schismotherium* (44 kg) con sus 83,8 kg.

Entre los géneros de mayor masa corporal se encuentran el megatérido *Prepootherium* (123,2 kg) y los milodóntidos. Algunos especímenes indeterminados muestran una talla aún mayor, como es el caso del ejemplar de Mylodontidae indet. MPM-PV 3406 que arrojó una estimación de 170 kg basada en el astrágalo. También el caso del espécimen MPM-PV 3408 (probablemente un megatérido afín a *Prepootherium*), con una estimación de aproximadamente 200 kg basada en la tibia, astrágalo y calcáneo, superando ligeramente el máximo valor de la muestra estimación (tabla 6.7).

| Taxón | Familia | Promedios | Varianza | Media ponderada | Varianza | Promedio ponderado |
|-----------------------|----------------------|-----------|----------|-----------------|----------|--------------------|
| <i>Eucholoeops</i> | Megalonychidae | 59,520 | 273,616 | 58,661 | 251,463 | 65,853 |
| <i>Prepootherium</i> | Megatheriidae | 107,793 | NA | 123,227 | NA | NA |
| <i>Hapalops</i> | Megatherioidea basal | 43,266 | 450,132 | 39,799 | 345,138 | 45,042 |
| <i>Analcimorphus</i> | Megatheriidae | 64,395 | NA | 66,908 | NA | NA |
| <i>Schismotherium</i> | Megatheriidae | 37,992 | NA | 43,722 | NA | NA |
| <i>Analcitherium</i> | Mylodontidae | 88,226 | NA | 88,226 | NA | NA |
| <i>Nematherium</i> | Mylodontidae | 89,329 | NA | 89,329 | NA | NA |

Tabla 6.8. Estimaciones promedio de masa corporal para los géneros considerados, las estimaciones promedio ponderadas de acuerdo al valor PE%, y sus respectivas varianzas. En la última columna se ofrecen la masa corporal ponderada promediada de acuerdo a la cantidad de ecuaciones de estimación utilizadas. Los valores están en kilogramos.

Análisis de sesgo filogenético: descomposición de la varianza por transformación ortonormal

Con el fin de analizar posibles sesgos filogenéticos en la distribución de la variable masa corporal, se aplicó un test de descomposición ortonormal de la varianza

propuesto por Ollier *et al.* (2006). Este tipo de análisis no solo permite evaluar la posibilidad de una dependencia filogenética de un rasgo sino también identificar si la misma se encuentra concentrada en un terminal o nodo particular. Para este fin se construyó un árbol filogenético de los taxones actuales comprendidos en la muestra (fig. 6.39), de acuerdo a hipótesis de Asher y Helgen (2010).

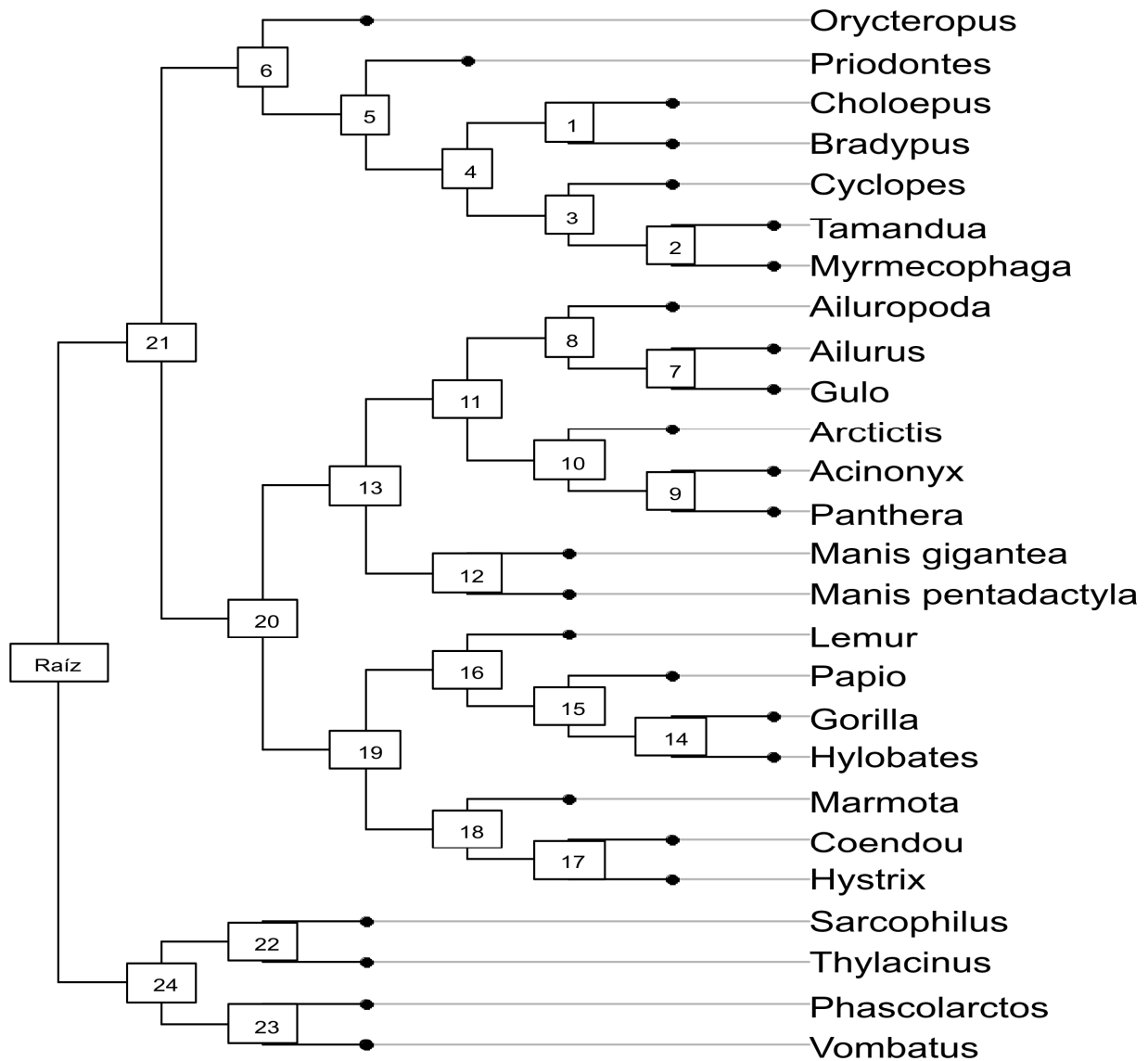


Figura 6.47. Árbol utilizado en el test de descomposición ortonormal de la varianza. La topología sigue la sugerida por Asher y Helgen, 2010. Los nodos están señalados con números de forma arbitraria.

De este modo se esperaba caracterizar la dependencia filogenética de la masa corporal (logaritmizada). Para la construcción del árbol, cálculo de la función ortograma y de los estadísticos, se utilizaron los scripts para R desarrollados por Ollier et al. (2006).

| | Test | Obs | Std. Obs | Alter | p |
|---|-------|-------------|-------------|-----------|---------|
| 1 | R2Max | 0.2279288 | -0.25450430 | mayor | 0.50160 |
| 2 | SkR2k | 122.341.244 | -0.36863125 | menor | 0.36445 |
| 3 | Dmax | 0.1521757 | 0.05894575 | dos-colas | 0.95880 |
| 4 | SCE | 0.1498420 | -0.66036589 | mayor | 0.73910 |

Tabla 6.9. Estadísticos de independencia de la varianza. Número de permutaciones de Monte-Carlo: 19999.

Ninguno de los cuatro estadísticos propuestos por Ollier et al. (2006), a saber R2Max, SkR2K, Dmax y SCE, resultaron significativos (tabla 6.9, fig. 6.40). Por lo tanto indican una escasa o nula dependencia de la topología del árbol para el logaritmo de la masa corporal de la muestra de actuales. Se concluye entonces que utilizando una muestra de actuales lo suficiente amplia y diversa para obtener estimadores de masa corporal se evitaron los posibles sesgos filogenéticos, tal como fuera sugerido por Mendoza *et al.* (2006).

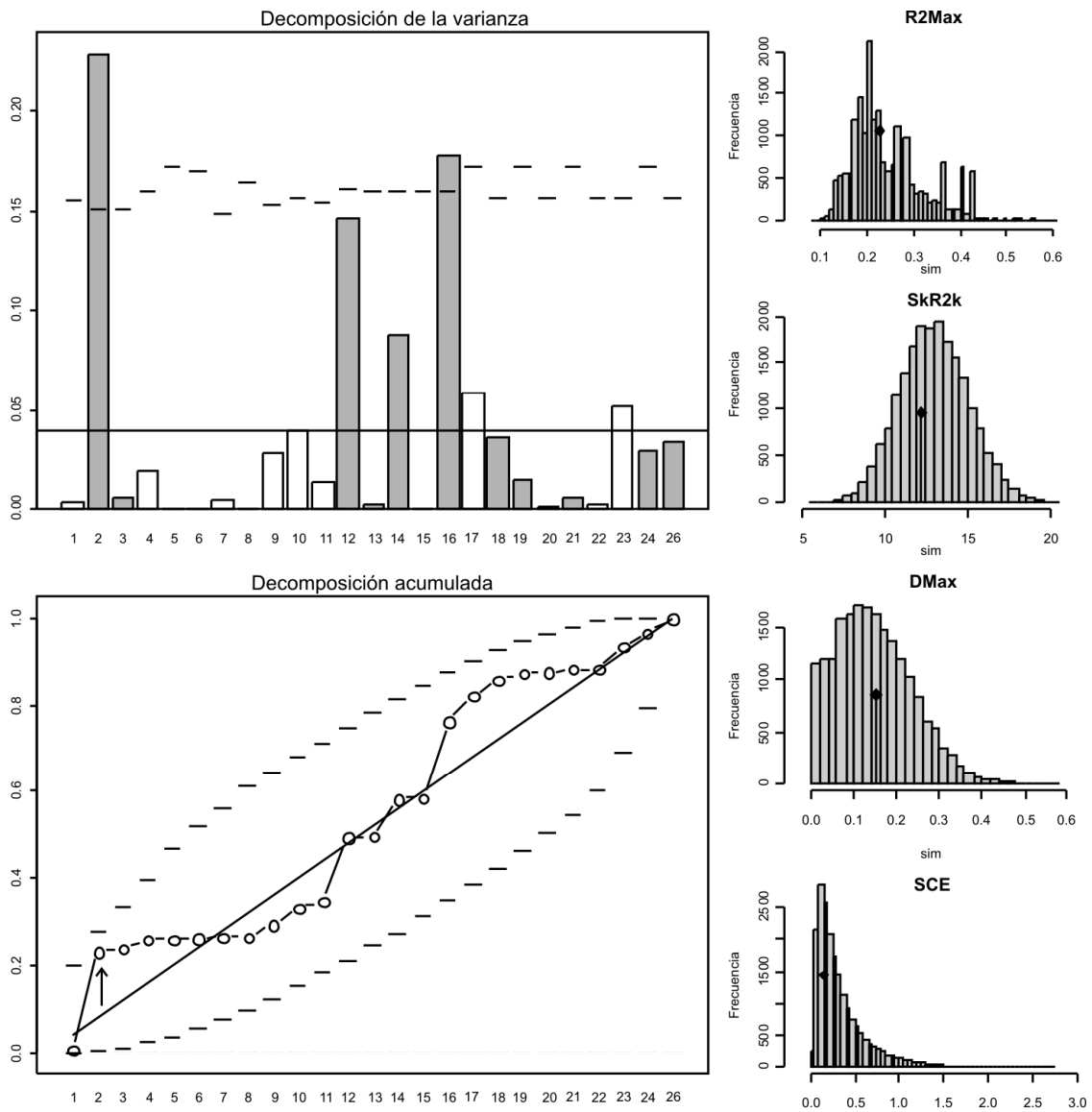


Figura 6.48. Descomposición ortogonal de la varianza en relación a la topología del árbol de relaciones filogenéticas utilizado. Nótese que la descomposición acumulada se mantiene dentro de los límites de confianza siendo el nodo señalado por la flecha el que más se aleja del valor esperado. Los cuatro estadísticos evaluados se mantienen en la zona de no rechazo de H_0 después de 19999 permutaciones de Monte-Carlo.

6.5. ECOMORFOLOGÍA

6.5.1 ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

6.5.1.1 PCA de elementos de ambas cinturas y miembros

Como es esperable en un PCA utilizando la matriz de varianza-covarianza de una muestra con amplio rango de tamaño corporal, el PC 1 resume una cantidad de varianza explicada mayor al 80 % (e.g., 82,88 %), con todas las variables contribuyendo de similar medida (coeficientes superiores a 0,7) e igual signo. Este factor refleja de manera global el tamaño corporal, representado por la dimensión de los elementos del postcráneo. Al segundo factor (5% de la variabilidad y 87,9 % acumulada) contribuyen de manera más representativa variables con correlación positiva como el largo máximo del húmero, el fémur y la tibia, la longitud funcional de la ulna (equivalente a la longitud del radio), y con correlación negativa, la longitud del olecranon y el ancho de la diáfisis de humero, tibia y fémur. Es decir que hacia el extremo positivo del PC 2 se agrupan los taxones con elementos de los miembros más largos y delgados, mientras que hacia el extremo negativo se agrupan aquellos con elementos más cortos y gruesos. En el tercer factor contribuyen de manera más destacada las longitudes de la rama isquiádica de la pelvis, del olecranon y de la espina escapular (coeficientes positivos) y la longitud del entepicóndilo (coeficientes negativos). Graficando el primer factor contra el segundo, en primera instancia se pueden discernir algunas agrupaciones mayores: en el extremo inferior del gráfico se disponen a modo de faja taxones como los pangolines, el oricteropo, el wombat, el puercoespín africano, la marmota, el tatú carreta y los osos hormigueros. Por encima del eje de coordenadas, en la mitad superior positiva del gráfico, se disponen la mayoría de los carnívoros, marsupiales y primates. Los primates ocupan especialmente el extremo más positivo, junto con los perezosos vivientes *Choloepus* y *Bradypus*. Los perezosos santacruceses ocupan una posición muy cercana a animales cavadores como los pangolines (*Manis pentadactyla* y *Manis gigantea*), el oricteropo (*Orycteropus afer*), el wombat (*Vombatus ursinus*), el puercoespín (*Hystrix cristata*) y los osos hormigueros (*Cyclopes*, *Tamandua* y *Myrmecophaga*), indicando miembros con elementos proporcionalmente más cortos y robustos que sus parientes vivientes.

| Variable | PC 1 | PC 2 | PC 3 |
|----------|-----------|-----------|-----------|
| LE | -0,940356 | -0,024012 | 0,257220 |
| LGL | -0,959577 | -0,002782 | -0,002115 |
| DTH | -0,846105 | -0,341537 | -0,137043 |
| LH | -0,856895 | 0,479444 | -0,076847 |
| LCH | -0,969948 | 0,077330 | -0,014664 |
| AFADH | -0,967847 | 0,030635 | -0,101307 |
| PMEH | -0,766939 | -0,399124 | -0,352979 |
| AMTH | -0,913342 | -0,157072 | 0,038693 |
| LO | -0,826321 | -0,422750 | 0,308004 |
| LFU | -0,726484 | 0,636169 | -0,043152 |
| ADR | -0,901722 | -0,056084 | -0,174941 |
| AFCR | -0,959076 | -0,023286 | -0,048886 |
| LCR | -0,956289 | 0,189102 | -0,121157 |
| DTF | -0,860696 | -0,289797 | -0,203889 |
| ACF | -0,896489 | 0,011175 | -0,173580 |
| AITR | -0,951352 | -0,028068 | -0,047928 |
| LF | -0,910139 | 0,300405 | 0,112588 |
| AEDF | -0,970895 | -0,078360 | -0,114248 |
| LCM | -0,963287 | -0,085585 | 0,075168 |
| ASP | -0,941702 | -0,104760 | -0,122194 |
| LT | -0,898339 | 0,312702 | 0,153999 |
| ATT | -0,954128 | -0,030986 | 0,035474 |
| LMT | -0,949262 | -0,036889 | 0,165011 |
| AMT | -0,979268 | -0,034789 | -0,028311 |
| ILW | -0,803766 | 0,179661 | -0,123947 |
| LIL | -0,926647 | 0,082236 | 0,167131 |
| LIS | -0,895613 | -0,190794 | 0,336380 |
| ATAST | -0,892759 | -0,204220 | 0,112612 |
| LFECa | -0,942585 | 0,046351 | 0,073837 |
| ACAST | -0,951384 | 0,016183 | 0,077831 |
| LCAL | -0,932588 | 0,044956 | 0,069519 |
| ATCAL | -0,853341 | 0,148498 | -0,177990 |

| PC | Eigenvalor | % Total | Acumulada | Acumulada |
|----|------------|----------|-----------|-----------|
| 1 | 26,52122 | 82,87881 | 26,52122 | 82,8788 |
| 2 | 1,60539 | 5,01684 | 28,12661 | 87,8957 |
| 3 | 0,76229 | 2,38215 | 28,88890 | 90,2778 |

Tabla 6.10 (arriba). Autovalores y varianza totales y acumuladas del PCA de elementos de ambos miembros y cinturas.

Tabla 6.11 (izquierda). Contribución de cada variable a cada PC. En color naranja las variables de cintura escapular y miembro anterior, en color celeste las variables de cintura pélvica y miembro posterior.

PCA de elementos de ambos miembros: PC1 y PC2

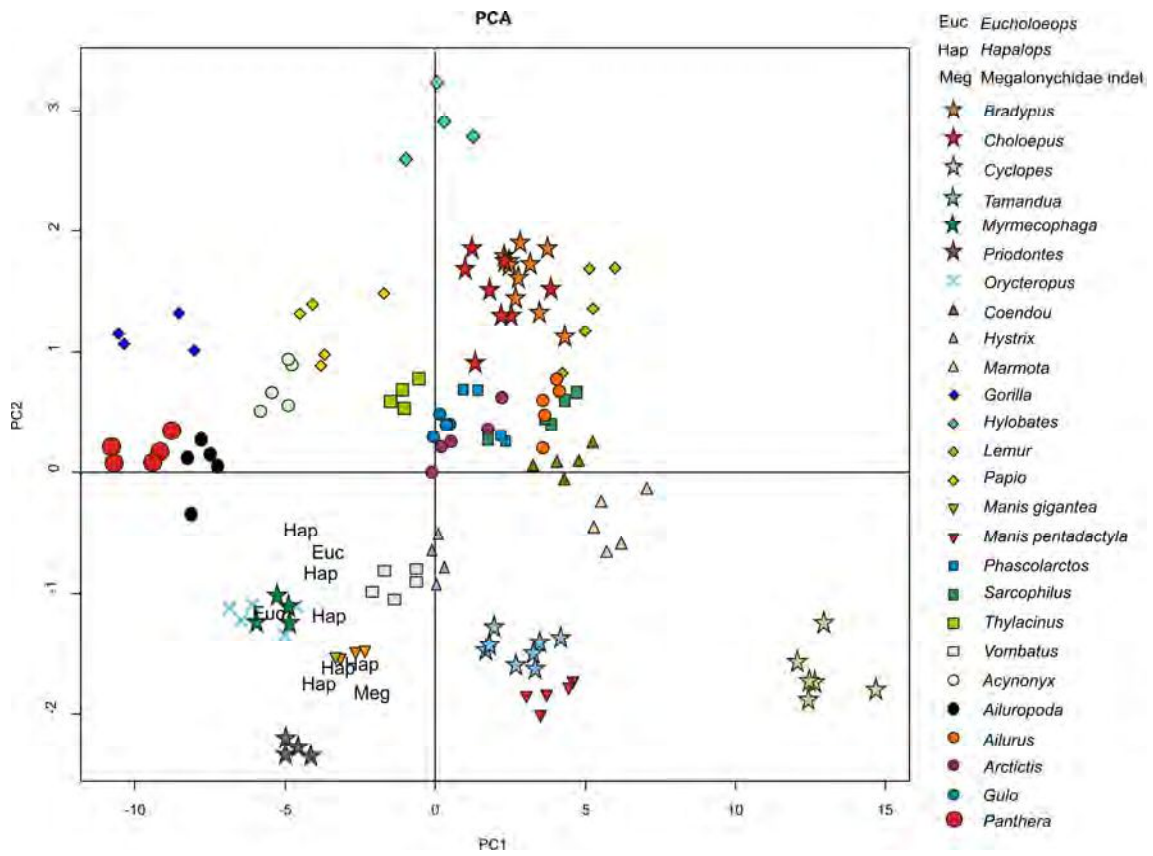


Fig. 6.49. Gráfico del PC1 y el PC2 correspondientes al PCA utilizando variables de ambas cinturas y miembros.

PCA de elementos de ambos miembros: PC2 y PC3

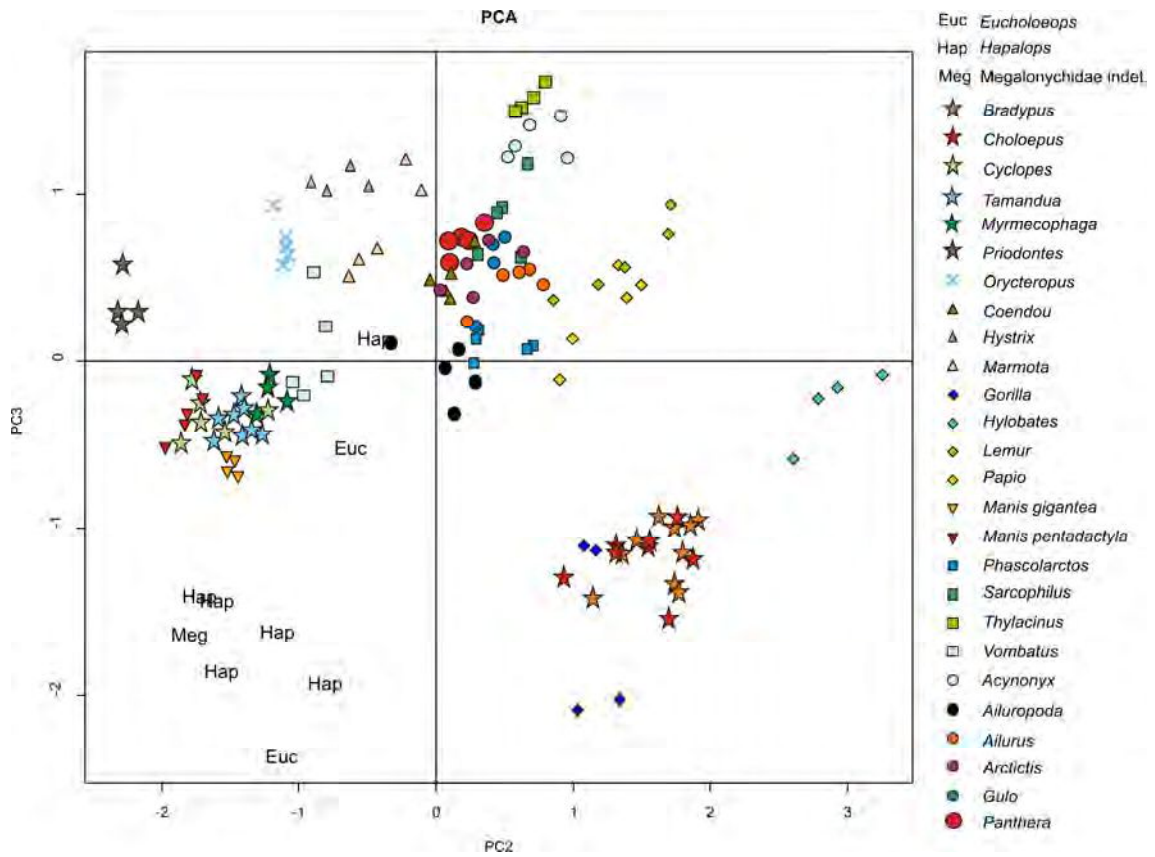


Fig. 6.50. Gráfico del PC2 y el PC3 correspondientes al PCA utilizando variables de ambas cinturas y miembros.

6.5.1.2 PCA de elementos del miembro anterior y cintura escapular

En el análisis realizado únicamente con variables de los elementos del miembro anterior y de la cintura escapular se registra un patrón similar al evidenciado por el PCA global. El primer factor resume un 83,52% de la variabilidad y también expresaría el tamaño general de los elementos óseos. El PC 2 explica un 7,52% de la varianza (91% acumulada) y las variables que más contribuyen son las longitudes del radio y del húmero (con correlación positiva) y la longitud del olecranon, el ancho de la diáfisis humeral y la protrusión medial del entepicóndilo (con correlación negativa). Así, en el extremo positivo de este eje tenemos a formas con húmero largo y delgado, con entepicóndilo de escasa protrusión medial, y radio largo. En su extremo negativo se disponen formas con húmero más corto y ancho, con entepicóndilo bien desarrollado, radio breve y olecranon alongado. La disposición de los taxones es similar al PCA global cuando se grafica el primer PC respecto del segundo: los perezosos actuales comparten un morfoespacio con los primates y algunas otras formas arborícolas como el binturong (*Arctictis binturong*, Viverridae), el koala (*Phascolarctos cinereus*), el panda menor (*Ailurus fulgens*) y el coendú (*Coendou prehensilis*), mientras que los perezosos santacrucenses se disponen otra vez más cerca de los animales cavadores como el tatú, el oricteropo, los pangolines y los osos hormigueros.

| | PC 1 | PC 2 | PC 3 |
|-------|-----------|-----------|-----------|
| LE | -0,939249 | -0,005405 | -0,301005 |
| FGL | -0,969674 | -0,001076 | -0,102521 |
| AGL | -0,973332 | 0,010696 | -0,135598 |
| DTH | -0,864112 | -0,363754 | 0,183232 |
| LH | -0,858922 | 0,487829 | 0,073984 |
| LCH | -0,971462 | 0,098528 | -0,036807 |
| AFADH | -0,967628 | 0,029849 | 0,058709 |
| PTH | -0,948034 | 0,035111 | -0,118354 |
| PMEH | -0,790376 | -0,430951 | 0,381687 |
| LO | -0,831218 | -0,418852 | -0,308166 |
| LEU | -0,963684 | 0,032092 | -0,038072 |
| LR | -0,747982 | 0,617046 | 0,140807 |
| ADR | -0,909240 | -0,060357 | 0,218353 |
| AFCR | -0,961980 | -0,013624 | 0,052261 |
| ACR | -0,968686 | -0,002652 | 0,021080 |

| | Eigenvalor | % Total | Acumulada | Acumulada |
|---|------------|----------|-----------|-----------|
| 1 | 12,52734 | 83,51558 | 12,52734 | 83,5156 |
| 2 | 1,12904 | 7,52692 | 13,65637 | 91,0425 |
| 3 | 0,49014 | 3,26760 | 14,14651 | 94,3101 |

Tabla 6.12 (arriba). Autovalores y varianza totales y acumuladas del PCA de elementos de cintura escapular y miembro anterior.

Tabla 6.13 (izquierda). Contribución de cada variable a cada PC.

PCA de elementos del miembro anterior y cintura escapular: PC1 y PC2

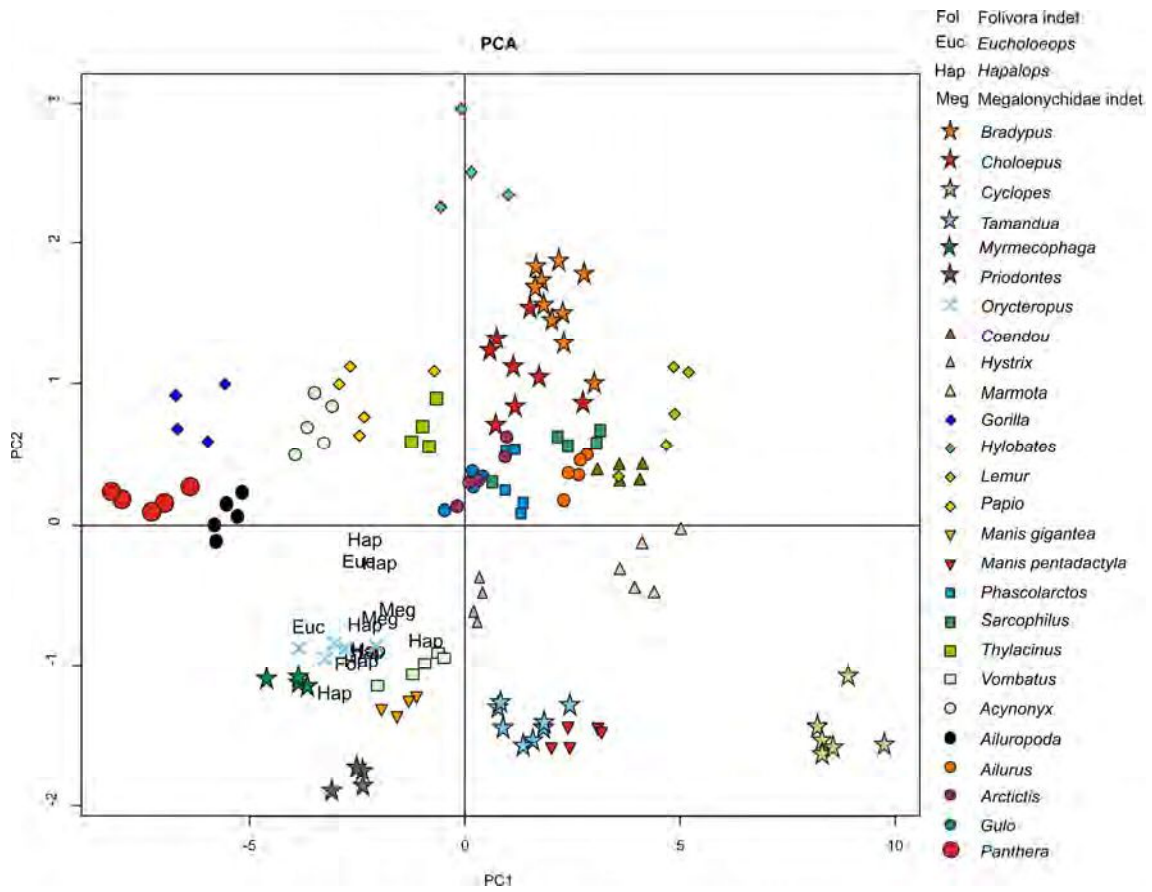


Fig. 6.51. Gráfico del PC1 y el PC2 correspondientes al PCA utilizando variables de la cintura escapular y miembro anterior.

6.5.1.3 PCA de elementos del miembro posterior y cintura pélvica

En el caso del análisis realizado únicamente con las variables de los elementos del miembro posterior y cintura pélvica (sin incluir los elementos del tarso), el PC 1 explica el 87,61% de la varianza; nuevamente representaría el tamaño global de los elementos. El segundo factor o PC 2 explica solo el 3,8% de la varianza (91,42% de varianza acumulada) y las variables que más contribuyen al eje son el ancho diafisal del fémur (con coeficientes positivos) y el largo de la tibia, el fémur y la pelvis (con coeficientes negativos). Es decir que hacia el extremo positivo se observan taxones con fémures anchos y cortos y tibias y pelvis con menor elongación. En el extremo negativo se disponen aquellas formas con mayor longitud de estos elementos y fémures no tan anchos. Los perezosos santacrucenses presentan la posición más positiva a lo largo del PC 2, es decir, diáfisis femorales más anchas (recuérdese la presencia de un tercer trocánter bien desarrollado) y elementos menos alongados que las demás formas, sin que pudiera detectarse ningún patrón claro relacionado con preferencia de sustrato.

| | PC 1 | PC 2 | PC 3 |
|------|-----------|-----------|-----------|
| DTF | -0,888048 | 0,413450 | -0,083681 |
| ACF | -0,950008 | 0,149947 | 0,103927 |
| AITR | -0,964548 | 0,136240 | 0,007079 |
| LF | -0,923179 | -0,261992 | 0,189527 |
| AEDF | -0,973447 | 0,173964 | 0,031603 |
| LCM | -0,973127 | 0,018838 | -0,093377 |
| ASP | -0,942875 | 0,149028 | 0,037553 |
| LT | -0,896461 | -0,326968 | 0,167474 |
| ATT | -0,959353 | 0,098879 | 0,017913 |
| LMT | -0,964248 | 0,004149 | -0,047951 |
| DAPT | -0,961732 | -0,009608 | -0,085901 |
| AMT | -0,979060 | 0,103484 | 0,028352 |
| LFEF | -0,833654 | -0,027486 | 0,357195 |
| LPEL | -0,937071 | -0,239450 | -0,177691 |
| LIL | -0,923943 | -0,249610 | -0,064461 |
| LIS | -0,893093 | -0,164879 | -0,357693 |

| | Eigenvalor | % Total | Acumulada | Acumulada |
|---|------------|----------|-----------|-----------|
| 1 | 14,01897 | 87,61859 | 14,01897 | 87,6186 |
| 2 | 0,60854 | 3,80337 | 14,62751 | 91,4220 |
| 3 | 0,39501 | 2,46884 | 15,02253 | 93,8908 |

Tabla 6.14 (arriba). Autovalores y varianza totales y acumuladas del PCA de elementos de la cintura pélvica y miembro posterior.

Tabla 6.15 (izquierda). Contribución de cada variable a cada PC.

PCA de elementos del miembro posterior y cintura pélvica: PC1 y PC2

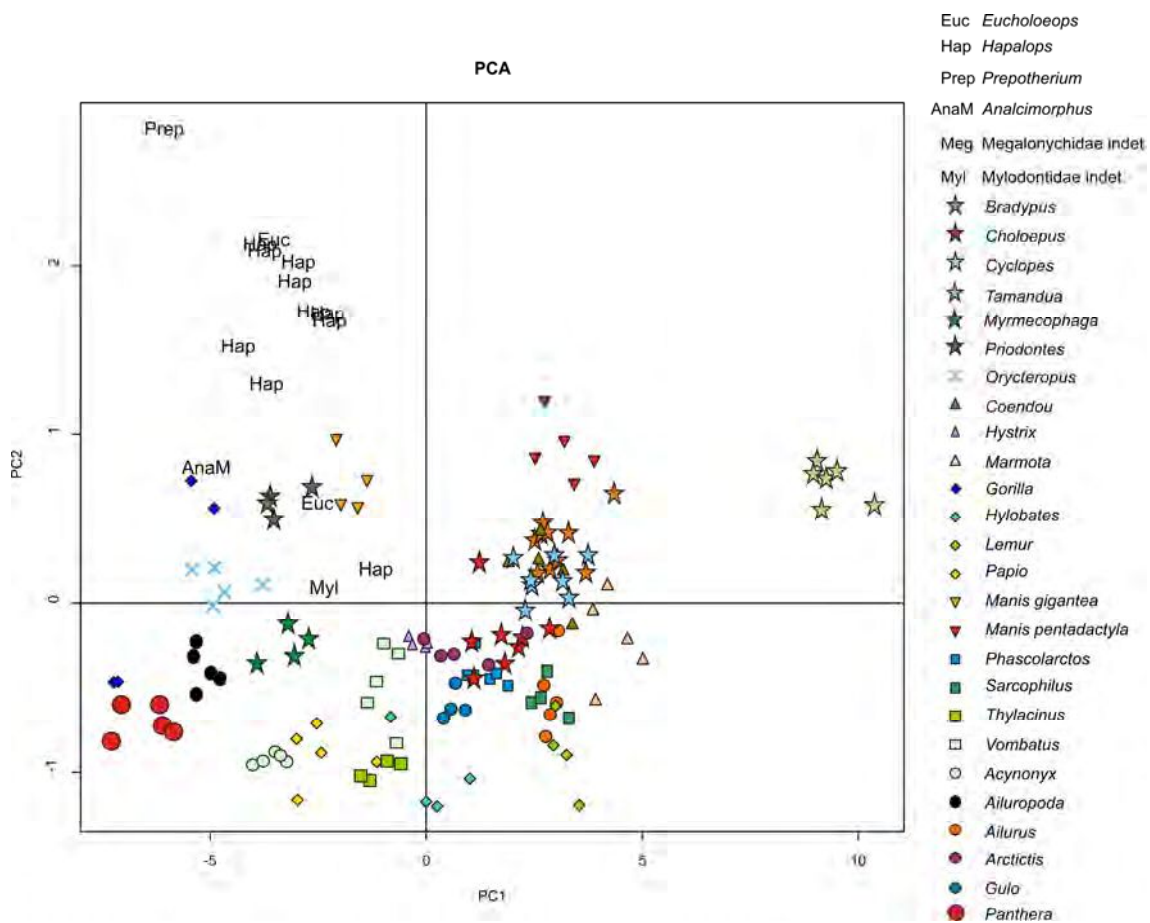


Fig. 6.52. Gráfico del PC1 y el PC2 correspondientes al PCA utilizando variables de la cintura pélvica y miembro posterior.

Aunque son sólo exploratorios, los resultados obtenidos con los análisis PCA son interesantes. Los principales sesgos los generan dos factores problemáticos:

- 1- Los especímenes fósiles presentan muchos datos faltantes, los que debieron ser reemplazados por la media global para efectuar el análisis. A pesar de que se escogieron aquellos especímenes que presentaban más del 50% de las variables utilizadas, la distorsión ocasionada por el reemplazo por la media global es un factor importante. No existe un método que permita solventar esta dificultad, excepto realizar análisis PCA separados para cada elemento óseo, un enfoque metodológico que hubiera multiplicado de forma exponencial el tiempo de análisis, interpretación y la extensión de esta Tesis. Sin embargo, no se descarta realizar análisis particulares para algunos elementos óseos en futuros estudios.

- 2- La dimensionalidad de la muestra de mamíferos actuales, que va desde formas de menos de 1 kg como *Cyclopes* hasta formas 3 órdenes de magnitud mayores, como *Panthera*, impone un sesgo importante, a pesar de que las variables utilizadas fueron logaritmizadas.

6.5.2. ANÁLISIS DISCRIMINANTE

Los resultados obtenidos en el análisis discriminante no permiten extraer conclusiones de utilidad. La discriminación de los mamíferos actuales de la muestra es deficiente y las variables seleccionadas por el modelo mediante el método *forward-stepwise* no reflejan una significación funcional clara. Además, la predicción de la preferencia de sustrato para los especímenes fósiles es confusa y se considera poco fiable (nótese que especímenes de los géneros *Hapalops* y *Eucholoeops* son catalogados tanto como terrestres o arborícolas). Al igual que con el análisis PCA, los resultados obtenidos con las variables del miembro posterior son más confusos que los del miembro anterior.

A continuación se describen los resultados referentes al miembro anterior y cintura escapular.

| Variable | Lambda de Wilks | F | p |
|----------|-----------------|----------|----------|
| LO | 0,094802 | 11,21268 | 0,000035 |
| DTH | 0,090311 | 7,91012 | 0,000600 |
| HmT | 0,115089 | 26,13092 | 0,000000 |
| ADU | 0,095773 | 11,92691 | 0,000019 |
| LE | 0,096588 | 12,52596 | 0,000012 |
| LH | 0,110991 | 23,11729 | 0,000000 |
| ADR | 0,096799 | 12,68142 | 0,000010 |
| PMEH | 0,084858 | 3,90006 | 0,022924 |
| PVTH | 0,090260 | 7,87292 | 0,000620 |
| LGL | 0,087144 | 5,58144 | 0,004839 |
| TMH | 0,086436 | 5,06092 | 0,007798 |
| AEU | 0,086526 | 5,12715 | 0,007337 |
| AEDH | 0,083961 | 3,24051 | 0,042684 |
| ADUe | 0,081957 | 1,76699 | 0,175376 |
| LEU | 0,081039 | 1,09219 | 0,338878 |

Tabla 6.16. Estadísticos del análisis discriminante para las variables clasificadoras de los elementos del miembro anterior y cintura escapular, que fueron seleccionadas utilizando el método *forward-stepwise*.

Como se observa en la tabla 6.16, los valores de los estadísticos lambda y F indican que algunas variables discriminan mejor que otras (valores de lambda más bajos) y que las medias para estas variables para cada grupo de preferencia de sustrato están más separadas. Como se observa en la tabla 6.17, las funciones discriminantes construidas, no clasifican de forma unívoca y clara los perezosos santacrucenses analizados.

| Variable | arborícola p=,43284 | semiarborícola p=,08955 | terrestre p=,47761 |
|-----------|------------------------|----------------------------|-----------------------|
| LO | 207,081 | 234,846 | 187,448 |
| DTH | -125,533 | -95,397 | -108,136 |
| HmT | -100,885 | -118,364 | -84,081 |
| ADU | -198,487 | -244,708 | -219,947 |
| LE | 774,714 | 795,926 | 833,078 |
| HL1 | 217,790 | 229,494 | 183,458 |
| ADR | 8,746 | -9,223 | -18,961 |
| PMEH | -99,227 | -82,577 | -81,528 |
| PVTH | -480,647 | -496,974 | -456,249 |
| FGL | -219,669 | -203,357 | -241,649 |
| TMH | -103,419 | -106,703 | -84,011 |
| AEU | -159,530 | -168,022 | -147,046 |
| AEDH | 889,608 | 900,712 | 859,301 |
| ADUe | -408,873 | -424,053 | -399,535 |
| LEU | -63,104 | -55,552 | -50,477 |
| Constante | -775,471 | -860,229 | -803,025 |

Tabla 6.17. Función discriminante (miembro anterior y cintura escapular).

| | | | |
|----------------------|--------|-------|----------------|
| Folivora indet. | MPM-PV | 3404 | arborícola |
| <i>Eucholoeops</i> | MPM-PV | 3403 | terrestre |
| <i>Eucholoeops</i> | MPM-PV | 3651 | terrestre |
| Megalonychidae indet | AMNH | 9249 | terrestre |
| Megalonychidae indet | AMNH | 94754 | arborícola |
| <i>Nematherium</i> | FMNH | 13129 | arborícola |
| <i>Nematherium</i> | YPM | 15374 | semiarborícola |
| <i>Hapalops</i> | FMNH | 13143 | terrestre |
| <i>Hapalops</i> | YPM | 15562 | arborícola |
| <i>Hapalops</i> | FMNH | 13133 | arborícola |
| <i>Hapalops</i> | YPM | 15523 | arborícola |
| <i>Hapalops</i> | AMNH | 9222 | arborícola |
| <i>Hapalops</i> | FMNH | 13130 | terrestre |
| <i>Hapalops</i> | MPM-PV | 3400 | arborícola |
| <i>Hapalops</i> | MPM-PV | 3467 | terrestre |
| <i>Hapalops</i> | YPM | 15160 | terrestre |

Tabla 6.18. Predicción de preferencia de sustrato a partir de la función discriminante citada previamente.

Por último, se realizó un análisis canónico utilizando el modelo citado arriba y se graficaron las raíces canónicas 1 y 2. Como se puede apreciar en la figura 6.51, la separación de los grupos de preferencia de sustrato basadas en los mamíferos actuales de la muestra no es total. Los perezosos santacruceses no presentan una posición clara ni constante.

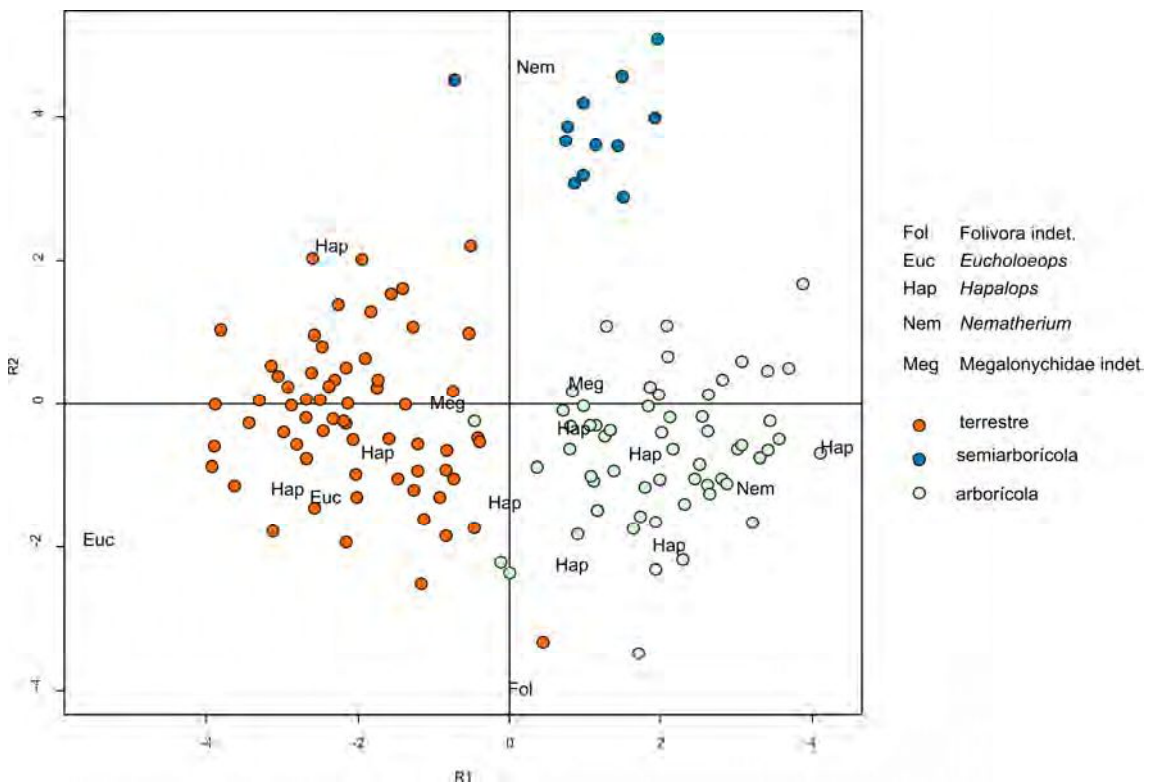


Fig. 6.53. Gráfico de ambas raíces canónicas R1 y R2 correspondientes al análisis discriminante y canónico utilizando variables de la cintura escapular y miembro anterior.

Con respecto al análisis realizado con variables del miembro posterior y cintura pélvica, los resultados son también poco claros. Como se observa en la tabla 6.19, al igual que en el análisis del miembro anterior, los valores de los estadísticos lambda y F indican que unas variables discriminan mejor que otras (valores de lambda más bajos), y que las medias de estas variables para cada grupo de preferencia de sustrato están más separadas (valores de F más altos).

| Variables | Lambda de Wilks | F | p |
|-----------|-----------------|----------|----------|
| LIS | 0,097854 | 8,45258 | 0,000383 |
| LAST | 0,112959 | 18,32392 | 0,000000 |
| AMOT | 0,116317 | 20,51871 | 0,000000 |
| LIL | 0,092510 | 4,95996 | 0,008646 |
| LFEF | 0,091011 | 3,98012 | 0,021410 |
| LMT | 0,090348 | 3,54663 | 0,032132 |
| DTF | 0,105731 | 13,60020 | 0,000005 |
| LFECa | 0,105914 | 13,72015 | 0,000005 |
| AITR | 0,094750 | 6,42393 | 0,002291 |
| ACF | 0,098819 | 9,08266 | 0,000222 |
| ASP | 0,090462 | 3,62139 | 0,029953 |
| LCAL | 0,095447 | 6,87893 | 0,001526 |
| AFIF | 0,089256 | 2,83278 | 0,063111 |
| LF | 0,102660 | 11,59289 | 0,000027 |
| LT | 0,096816 | 7,77423 | 0,000692 |
| LFMT | 0,091517 | 4,31049 | 0,015744 |
| LFEnA | 0,093397 | 5,53940 | 0,005092 |
| LMOT | 0,090664 | 3,75316 | 0,026471 |
| ATCAL | 0,086876 | 1,27763 | 0,282763 |
| LFLT | 0,087409 | 1,62567 | 0,201429 |
| LCM | 0,087135 | 1,44694 | 0,239691 |

Tabla 6.19. Estadísticos del análisis discriminante para las variables clasificadoras de los elementos del miembro posterior y cintura pélvica, que fueron seleccionadas utilizando el método *forward-stepwise*.

| Variables | arboricola p=,43284 | semiarboricola p=,08955 | terrestre p=,47761 |
|-----------|------------------------|----------------------------|-----------------------|
| ISL | 56,852 | 51,325 | 83,879 |
| ASL | -50,035 | -76,604 | -115,047 |
| LFMT | -22,402 | 24,076 | -2,133 |
| LIL | 205,908 | 230,043 | 231,254 |
| EFL | -29,981 | -15,874 | -29,927 |
| TPLE | -21,404 | -49,633 | -21,541 |
| DTF | -10,335 | -50,461 | -56,690 |
| AEFL | 141,662 | 107,271 | 180,919 |
| AITR | 117,778 | 132,867 | 161,417 |
| FHW | -70,550 | -34,492 | -107,855 |
| ASP | -47,994 | -43,796 | -29,618 |
| CL | 122,786 | 151,891 | 115,694 |
| ICFW | -89,194 | -85,765 | -99,710 |
| LF | 146,784 | 44,559 | 121,479 |
| TL | 21,295 | 90,638 | 41,606 |
| MFL | 16,682 | 46,509 | 34,313 |
| AMFL | -121,939 | -94,202 | -111,684 |
| TML | -149,797 | -181,524 | -165,731 |
| CTW | -74,648 | -81,858 | -69,068 |
| LFEL | 16,808 | -2,396 | 8,642 |
| LCM | -68,010 | -51,513 | -59,282 |
| Constante | -275,605 | -292,536 | -322,603 |

Tabla 6.20. Función discriminante (miembro posterior y cintura pélvica).

| | | | |
|----------------------|--------|-------|----------------|
| <i>Eucholoeops</i> | MPM-PV | 3403 | semiarborícola |
| <i>Eucholoeops</i> | MPM-PV | 3651 | arborícola |
| <i>Analcimorphus</i> | YPM | 15561 | terrestre |
| <i>Prepotherium</i> | YPM | 15345 | arborícola |
| Myodontidae indet. | MPM-PV | 3406 | arborícola |
| <i>Hapalops</i> | YPM | 15562 | arborícola |
| <i>Hapalops</i> | FMNH | 13123 | terrestre |
| <i>Hapalops</i> | YPM | 15523 | arborícola |
| <i>Hapalops</i> | YPM | 15564 | arborícola |
| <i>Hapalops</i> | FMNH | 13128 | arborícola |
| <i>Hapalops</i> | FMNH | 13130 | arborícola |
| <i>Hapalops</i> | MPM-PV | 3400 | arborícola |
| <i>Hapalops</i> | MPM-PV | 3467 | semiarborícola |
| <i>Hapalops</i> | YPM | 15005 | semiarborícola |
| <i>Hapalops</i> | YPM | 15045 | arborícola |

Tabla 6.21. Predicción de preferencia de sustrato a partir de la función discriminante citada previamente.

De forma similar al análisis del miembro anterior y cintura escapular, las funciones discriminantes elaboradas para el miembro posterior no clasifican de forma clara los perezosos santacrucenses analizados. En el análisis canónico utilizando el modelo arriba citado los perezosos santacrucenses no presentan una posición clara ni constante en la nube de puntos.

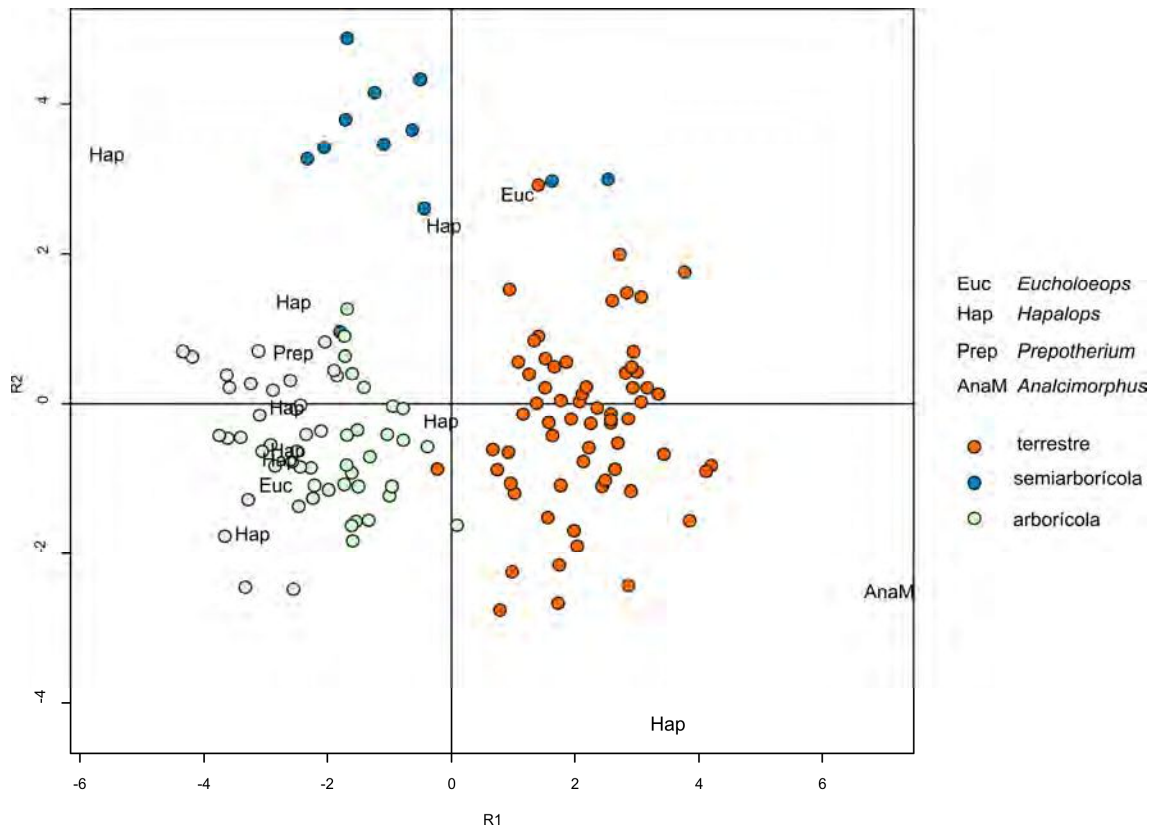


Fig. 6.54. Gráfico de ambas raíces canónicas R1 y R2 correspondientes al análisis discriminante y canónico utilizando variables de la cintura pélvica y miembro posterior.

Los resultados poco útiles obtenidos mediante el uso de análisis discriminante y canónico pueden deberse a dos motivos particulares:

- 1- Los especímenes fósiles presentan muchos datos faltantes que son reemplazados por la media global. A pesar de que se escogieron aquellos especímenes que presentaban más del 50% de las variables utilizadas, la distorsión ocasionada por el reemplazo por la media global puede ser un factor de peso. No existe un método que permita solventar esta dificultad, excepto realizar análisis particular para cada elemento por separado.
- 2- Los diferentes taxones de mamíferos actuales utilizados incluyen formas que presentan soluciones diferentes a la preferencia de sustrato, por lo que se considera que forzar una separación morfológica puede provocar que el modelo refleje y amplifique diferencias menores entre los grupos.

6.6. ÍNDICES BIOMECANICOS

A continuación se detallan los resultados obtenidos de la aplicación de índices biomecánicos construidos con las variables en estudio.

Los gráficos corresponden a representaciones tipo *boxplot* de los valores de cada índice (eje *x* de coordenadas), ordenados de acuerdo al grupo sistemático (eje *y* de coordenadas), comenzando por los perezosos santacrucenses (extremo superior). La línea media de cada “caja” representa la media y sus bordes superior e inferior el primer y tercer cuartil. Las líneas punteadas representan casos que se disponen dentro de una vez y media el rango inter-cuartil. Por último, los círculos corresponden a formas cuyos valores extremos los lleva a ser categorizados como *outliers*. Los gráficos se realizaron con el paquete estadístico R, utilizando el comando *boxplot*.

6.6.1. INDICES DEL MIEMBRO ANTERIOR Y CINTURA ESCAPULAR

Índice braquial (BI): este índice representa las relaciones proporcionales entre zeugopodio y estilopodio. De manera indirecta, estaría reflejando la longitud del brazo de salida de los músculos extensores del zeugopodio; en general muchos animales terrestres corredores y arborícolas braquiadores presentan valores elevados de este índice. Los perezosos santacrucenses *Hapalops* y *Eucholoeops* presentan valores medios, similares a los mostrados por *Bradypus*, *Tamandua*, los marsupiales terrestres *Sarcophilus* y *Thylacinus*, *Panthera*, *Gorilla* y *Coendou*. Las formas con zeugopodio proporcionalmente más largo que el estilopodio son *Choloepus*, *Myrmecophaga*, *Acynonix*, *Hylobates* y *Phascolarctos*, mientras que los valores más bajos (zeugopodio más corto que el estilopodio) corresponden a animales cavadores como *Orycteropus*, *Priodontes* y *Manis*, independientemente de su preferencia de sustrato. En general, dentro de los Metatheria, Primates y Rodentia, las formas arborícolas presentan zeugopodios proporcionalmente más largos. En los Vermilingua, el patrón es el opuesto: las formas más arborícolas presentan un zeugopodio más corto. Entre los Carnivora no se reconoce un patrón claro.

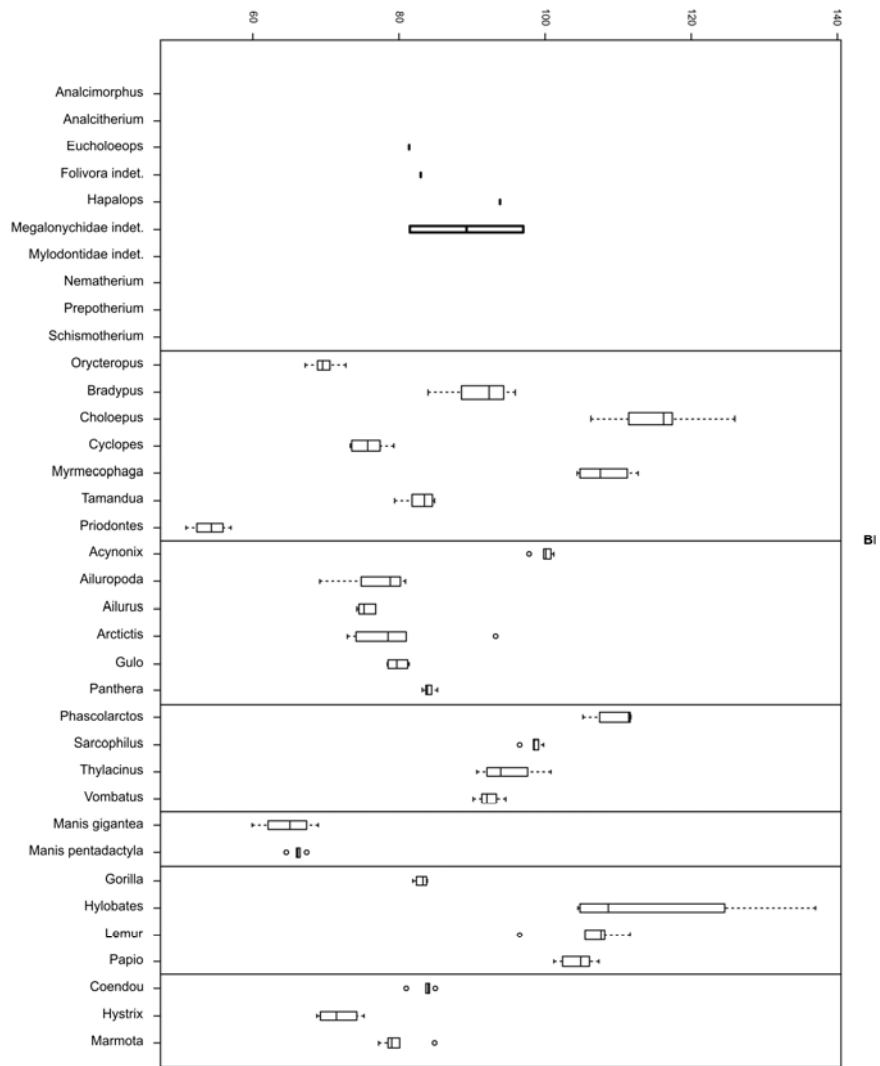


Fig. 6.55. Gráfico *boxplot* del índice BI.

Índice de longitud relativa de la escápula respecto al húmero (SHI): este índice refleja de manera proporcional el desarrollo del *m. deltoideus* respecto al brazo de salida (longitud del húmero). *Eucholoeops* y *Hapalops* muestran valores intermedios, similares a *Tamandua*, los Carnívora terrestres, *Phascolarctos* y *Coendou*. Los valores más altos corresponden a las formas cavadoras como *Priodontes*, *Orycteropus*, *Vombatus* e *Hystrix*.

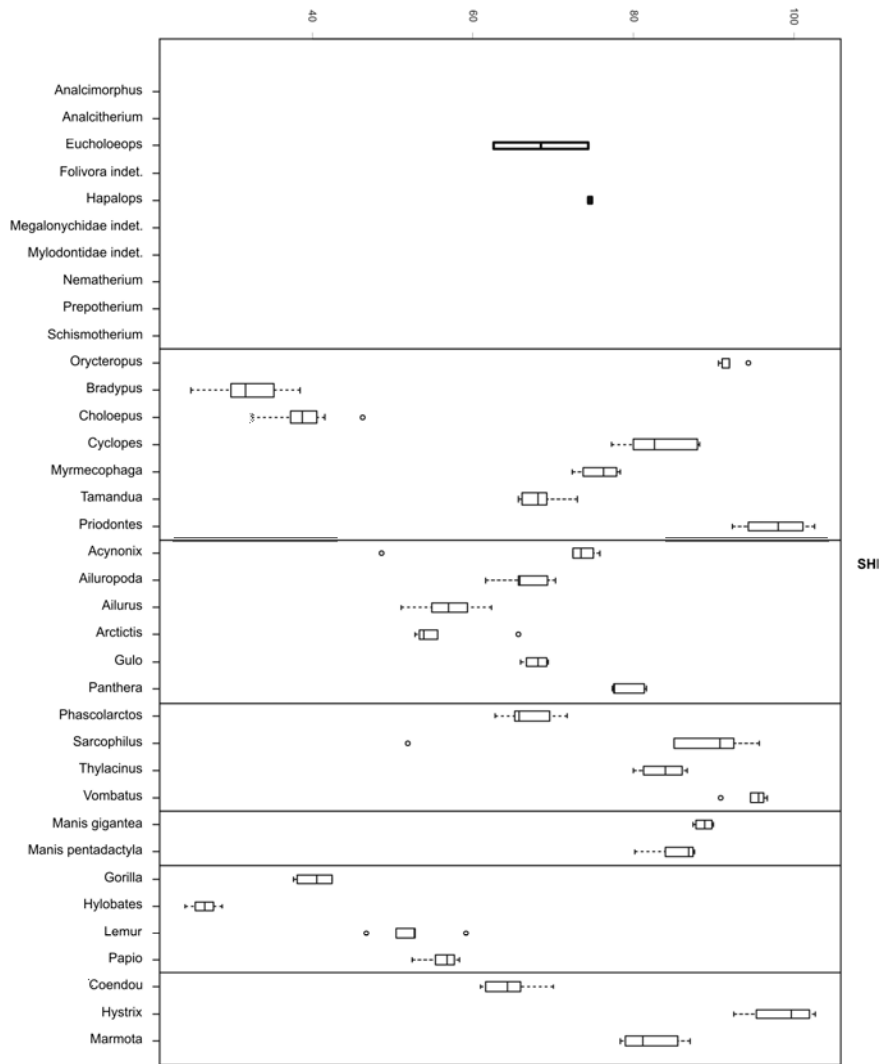


Fig. 6.56. Gráfico *boxplot* del índice SHI.

Índice de robustez del humero (HRI): el HRI permite visualizar de manera muy sencilla la relación existente entre el ancho y el largo del humero, dando una idea de la robustez general de la diáfisis y de su capacidad para resistir cargas mecánicas a lo largo del eje de la misma. También da una idea del espacio disponible para la musculatura, especialmente en el caso de los xenartros, en los que el gran desarrollo de la plataforma deltopectoral (véase 6.1, 6.2 y 6.3) incide en el engrosamiento de la diáfisis.

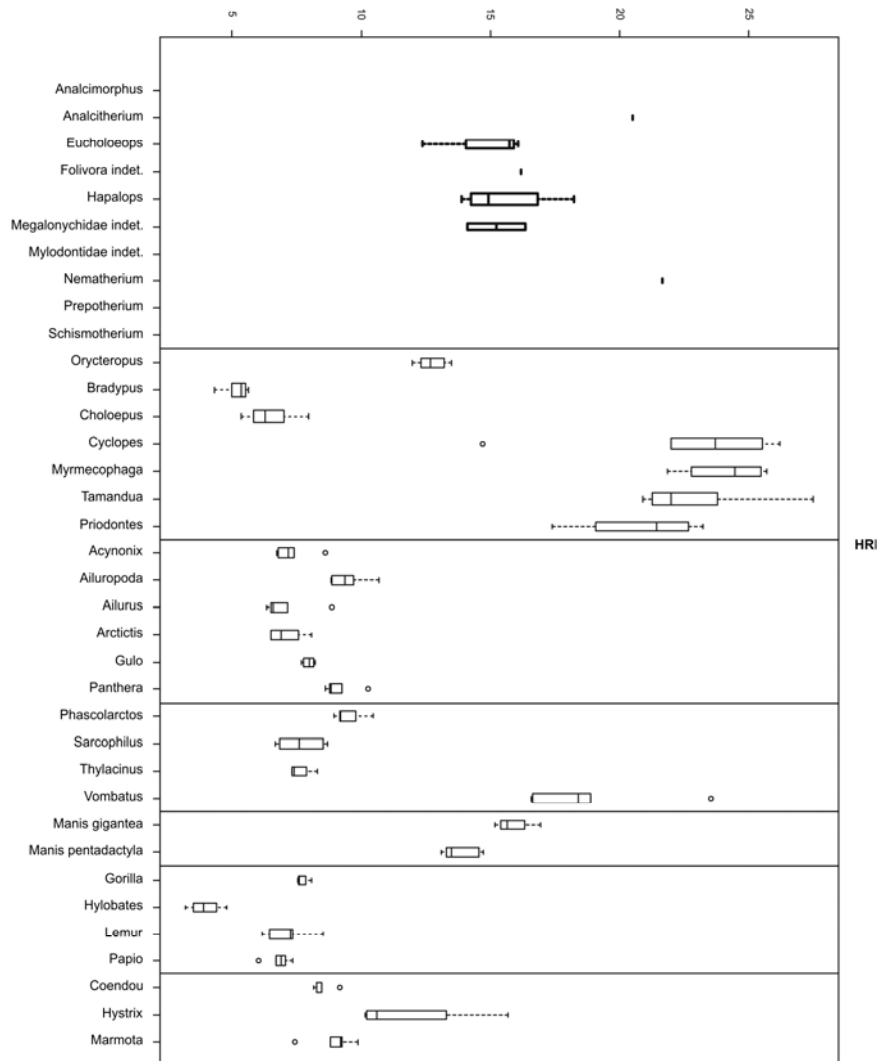


Fig. 6.57. Gráfico *boxplot* del índice HRI.

Entre los perezosos santacrucenses los milodóntidos *Analcitherium* y *Nematherium* muestran húmeros más robustos, comparables a los Vermilingua y *Priodontes*; mientras que *Hapalops* y *Eucholoeops* presentan húmeros ligeramente más gráciles, con valores similares a *Vombatus* y *Manis* y ligeramente superiores a *Orycteropus* e *Hystrix*. Los valores más bajos corresponden a los perezosos actuales y al gibón *Hylobates*, las formas con el húmero más grácil de todos. En general, las formas

arborícolas presentan húmeros más gráciles que las formas terrestres, pero existen algunas excepciones (*Phascolarctos*, *Cyclopes*).

Índice de profundidad de la epífisis distal humeral (PEDH): este índice representa la necesidad de estabilización de la articulación humero-ulnar y su restricción a movimientos parasagitales. Los perezosos santacrucenses vuelven a mostrar valores intermedios, similares a los *Vermilingua* terrestres, *Priodontes*, *Acynonix* y *Panthera*, los *Metatheria* terrestres, los *Pholidota*, *Coendou* y *Marmota*. Los valores más elevados dentro de cada grupo corresponden en general a las formas más terrestres, aunque existen numerosas excepciones, como *Cyclopes*, *Papio* y *Manis pentadactyla*.

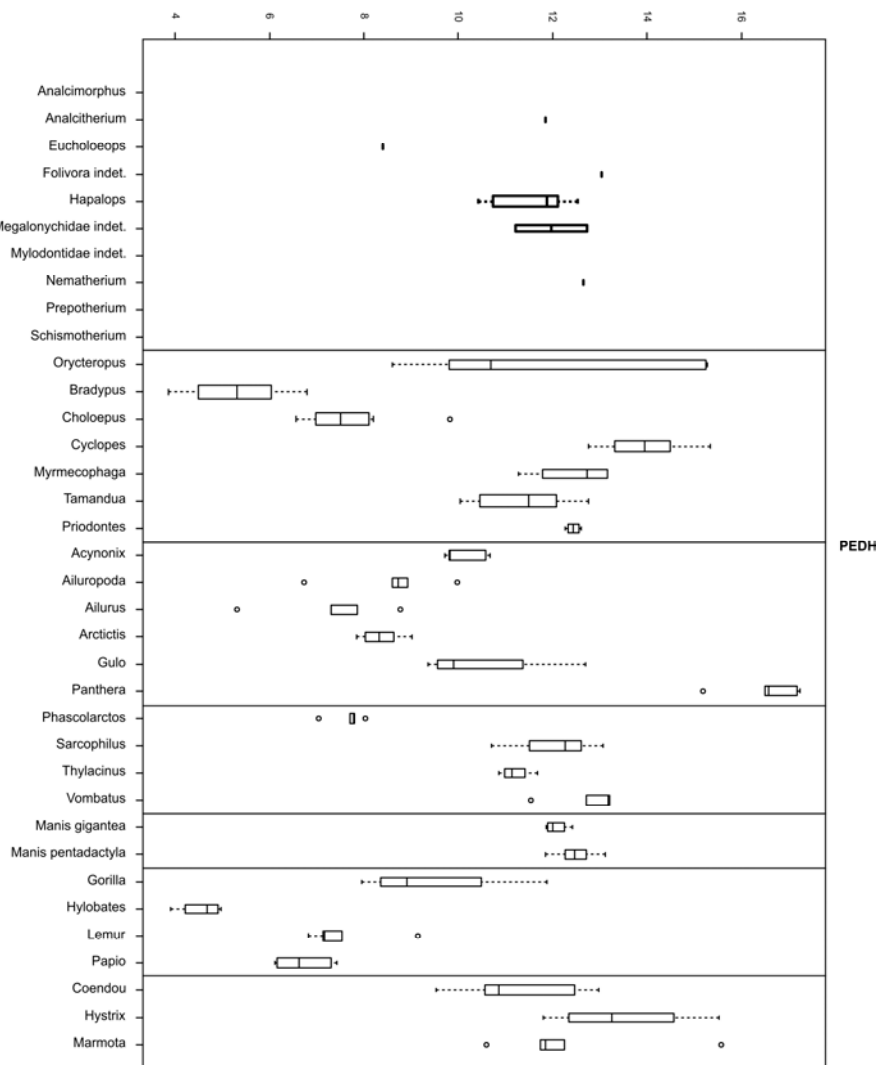


Fig. 6.58. Gráfico *boxplot* del índice PEDH.

Índice de ancho del entepicóndilo (IEPI): este índice corresponde al ancho proporcional entepicondilar en la epífisis distal del húmero, el cual refleja indirectamente el espacio disponible para la musculatura flexora carpal y digital y su ventaja mecánica. Los perezosos santacruceses evidencian valores intermedios para este índice, equivalentes a los de *Vombatus* y *Priodontes* e inferiores a los mostrados por los Vermilingua y los Pholidota. El milodóntido *Analcitherium* muestra los valores más elevados entre los perezosos santacruceses, mientras que *Hapalops* y *Nematherium* muestran valores intermedios, siendo *Eucholoeops* la forma con valores más bajos. Nuevamente, no resulta evidente un patrón asociable a preferencia de sustrato. Sin embargo, al igual que con IFA, las formas cavadoras dentro de cada grupo son las que presentan los valores más elevados.

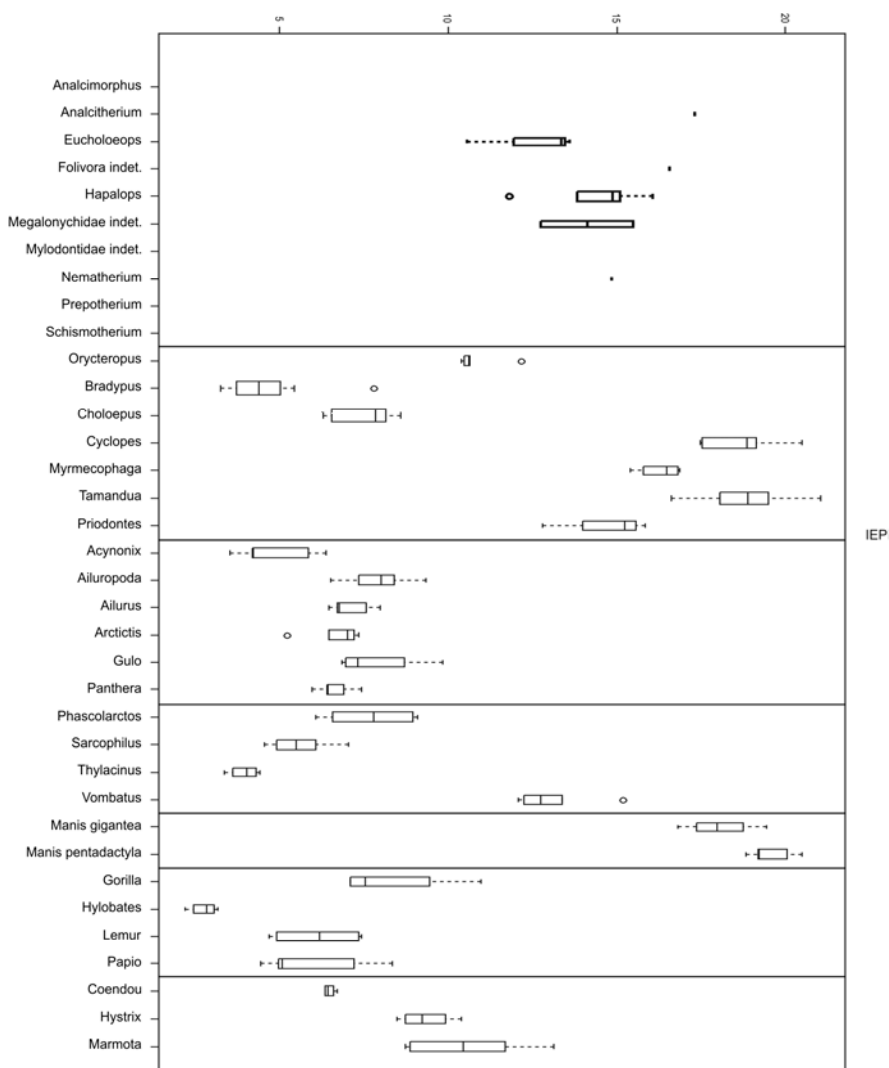


Fig. 6.59. Gráfico *boxplot* del índice IEPI.

Índice de habilidad fosorial (IFA): este índice refleja la ventaja mecánica de los músculos extensores del antebrazo que se insertan en el olecranon (principalmente el grupo del *m. triceps*). Los perezosos santacruceses presentan para este índice valores elevados, similares a los exhibidos por los *Vermilingua*, los *Pholidota*, *Vombatus*, *Hystrix* y *Marmota*. Como se ve, dentro de cada grupo son las formas cavadoras las que presentan los valores más elevados, como ya hicieron notar Vizcaíno *et al.* (1999). *Eucholoeops* presenta los valores más bajos dentro de los perezosos (más similar a los Carnívora y los *Metatheria* no cavadores), mientras que *Nematherium* los más altos. Los valores más elevados corresponden a *Priodontes*, *Orycteropus* y los *Pholidota*. Tanto *Panthera* como *Thylacinus*, formas carnívoras que utilizan los miembros anteriores para capturar a su presa, presenta valores singularmente elevados. No resulta claro un patrón vinculado a la preferencia de sustrato.

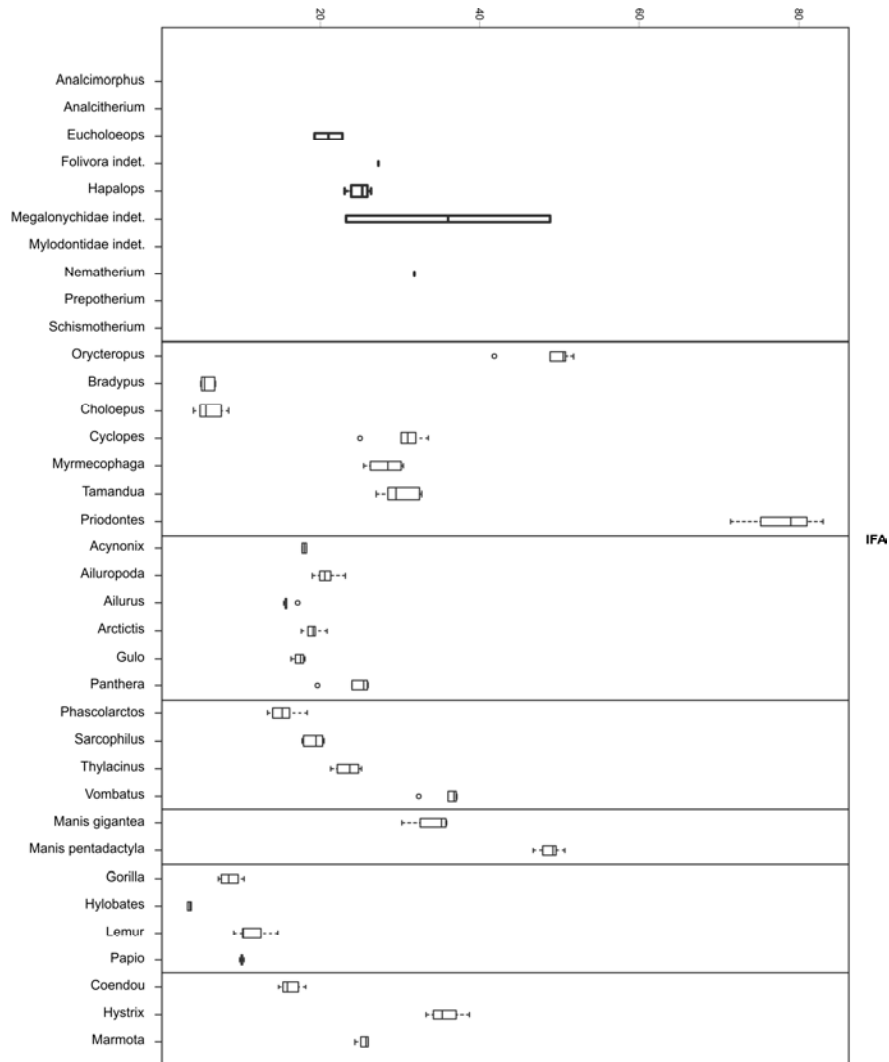


Fig. 6.60. Gráfico *boxplot* del índice IFA.

Índice de robustez de la ulna (URI): Además de reflejar la robustez media de la diáfisis ulnar como un estimador de su capacidad de resistencia mecánica, indica indirectamente el espacio disponible para parte de la musculatura pronadora-supinadora y flexora de la mano. Los valores más elevados para los perezosos santacrucenses los muestra *Preprotherium*, similar a *Orycteropus* y *Manis pentadactyla*. *Hapalops* y *Eucholoeops* presentan ulnas algo menos robustas, con valores equiparables a los *Vermilingua*, *Ailuropoda*, *Panthera* y *Hystrix*. Las ulnas más robustas son las de *Priodontes*, mientras que las más gráciles corresponden a las de los perezosos actuales, *Acynonix* y *Hylobates*. Se observa una tendencia de las formas arborícolas a presentar ulnas más gráciles (Metatheria, Primates, Rodentia), aunque dentro de los Carnivora la forma más grácil es *Acynonix*, un taxón adaptado a la carrera. Respecto a los *Vermilingua* y *Pholidota*, parece ser evidente el patrón inverso: las formas más terrestres muestran ulnas más gráciles.

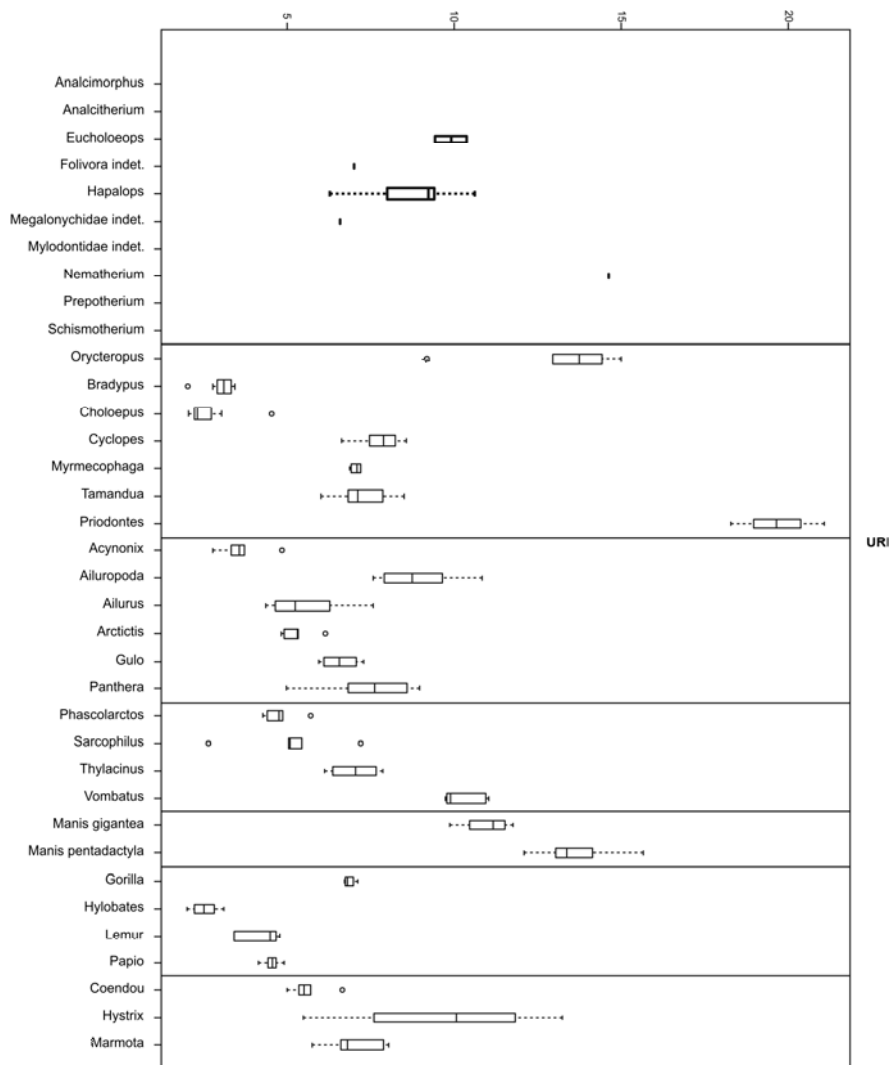


Fig. 6.61. Gráfico *boxplot* del índice URI.

Índice de redondez de la cabeza radial (RHI): este índice describe de manera burda la capacidad del radio de rotar sobre el capítulo humeral (pronación-supinación), deslizando sobre la faceta radial de la ulna: cabezas radiales más ovaladas (valores más altos) presentan una capacidad de rotación menor. Los perezosos santacruceses presentan valores intermedios para este índice, similares a *Tamandua*, los Carnivora, *Thylacinus*, *Manis gigantea* y *Coendou*. *Nematherium* presenta una cabeza radial más redondeada, con valores similares a los mostrados por *Orycteropus* y *Phascolarctos*. Las cabezas radiales más redondeadas son las de *Choloepus*, *Bradypus* y los Primates. De forma global, los taxones arborícolas muestran cabezas radiales más redondeadas (Carnivora, Primates y Rodentia) aunque, como en otros índices, en los Vermilingua y los Pholidota es evidente el patrón opuesto.

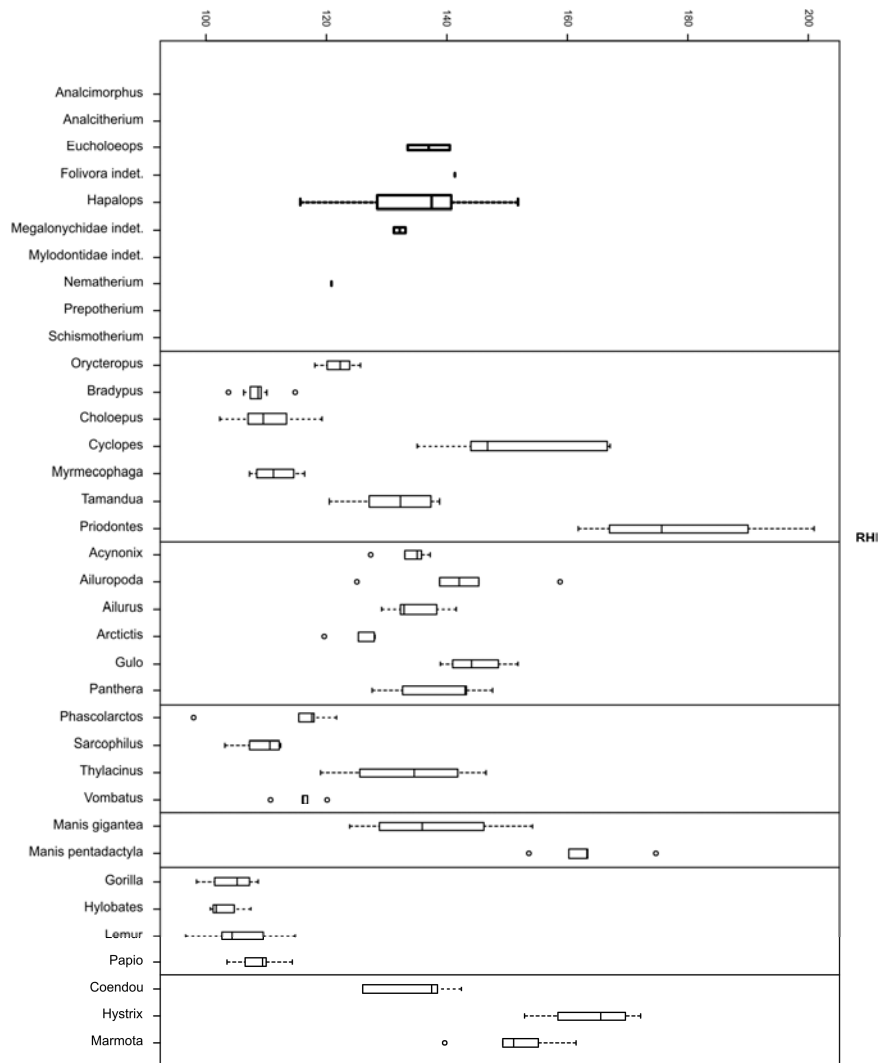


Fig. 6.62. Gráfico *boxplot* del índice RHI.

6.6.2. INDICES DE MIEMBRO POSTERIOR Y CINTURA PÉLVICA

Índice crural (CI): este índice representa, de forma similar al índice braquial, la longitud relativa del zeugopodio respecto del estilopodio (tibia y fémur en este caso) y, más indirectamente, el brazo de salida de las fuerzas aplicadas por los músculos extensores/flexores del zeugopodio. Típicamente las formas cuyos miembros están mejor preparados para el contexto mecánico de la carrera presentan altos valores de estos índices, aunque las excepciones son muy numerosas.

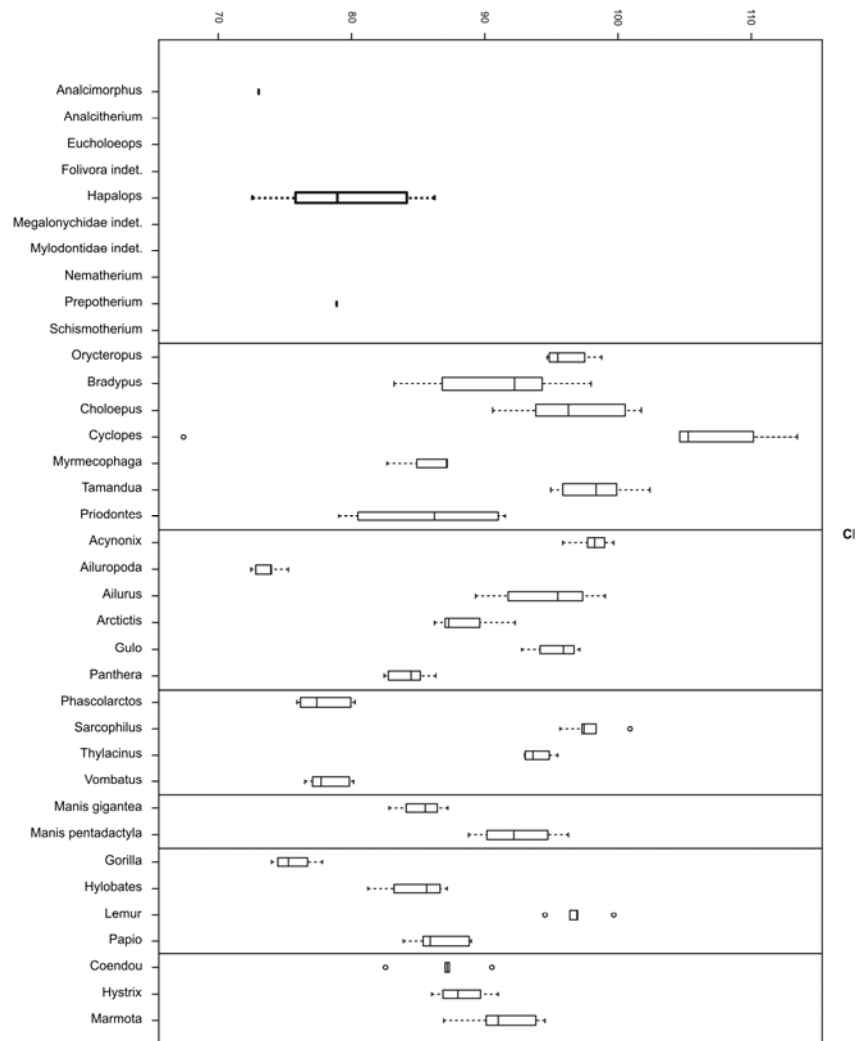


Fig. 6.63. Gráfico *boxplot* del índice CI.

Los perezosos santacruceses *Hapalops*, *Analcimorphus* y *Prepotherium* muestran valores más bien bajos; es decir, tibias proporcionalmente más cortas que los fémures. *Analcimorphus* presenta el valor más bajo (similar a *Ailuropoda*), mientras que *Hapalops* y *Prepotherium* muestran valores algo más elevados y muy similares entre sí (similarmente a *Gorilla*, *Phascolarctos* y *Vombatus*).

Al igual que sucede con BI, se observa una gradación de disminución de la longitud del zeugopodio desde *Cyclopes* a *Tamandua* y a *Myrmecophaga*, al igual que

se observa desde *Manis pentadactyla* a *M. gigantea*. No se observa un patrón que pueda asociarse a preferencia de sustrato.

Índice de longitud relativa del isquion (ISI): este índice refleja la longitud relativa del isquion respecto al largo total de la pelvis y representa la ventaja mecánica de la musculatura retractora y extensora del miembro posterior. Los perezosos santacruceses *Eucholoeps* y *Hapalops* muestran valores intermedios, similares los de los *Vermilingua* terrestres, *Priodontes*, *Panthera*, los *Pholidota* e *Hystrix*. *Analcimorphus* presenta el valor más bajo entre los perezosos santacruceses, es decir el isquion comparativamente más corto. Los valores más bajos dentro de cada grupo corresponden a los taxones arborícolas, aunque existen algunas excepciones como los *Pholidota* y *Ailuropoda*.

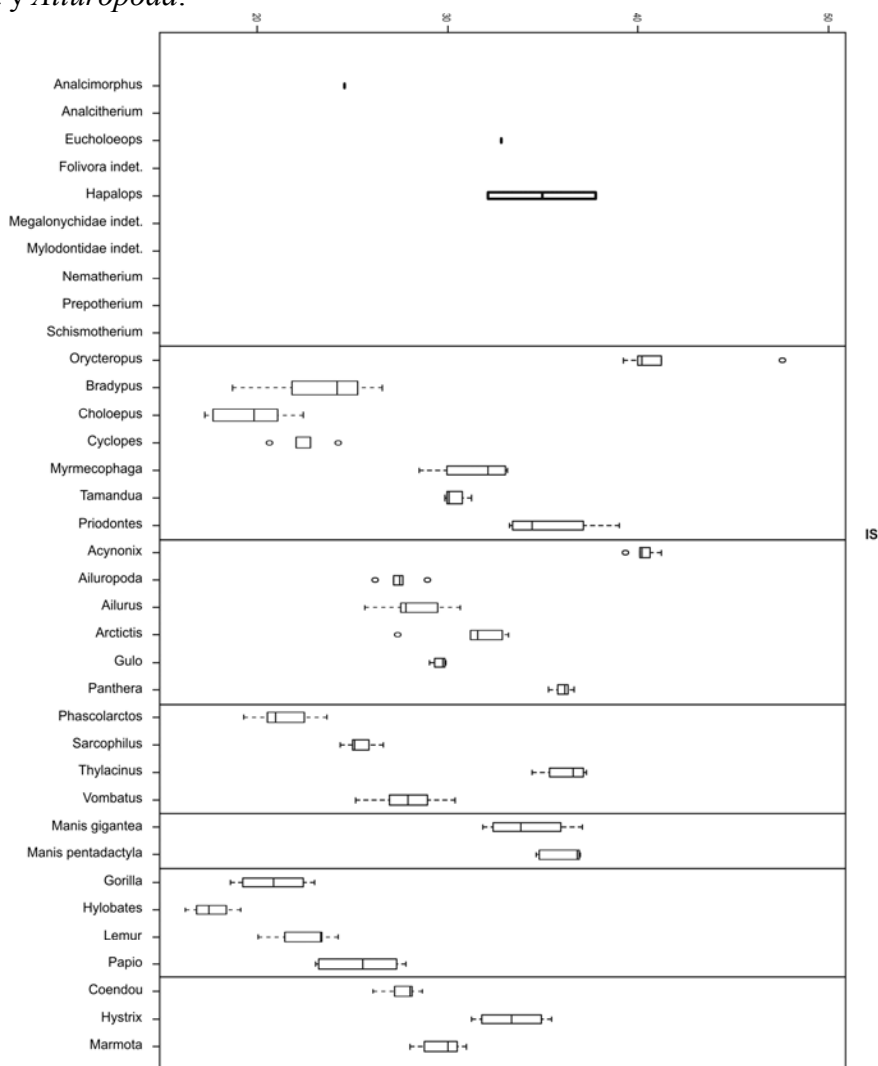


Fig. 6.64. Gráfico *boxplot* del índice ISI.

Índice de robustez del fémur (FRI): los valores elevados para este índice reflejan fémures con mayor capacidad de absorber cargas mecánicas en sentido próximo-distal (eje mayor diáfiseal). Este índice muestra valores que varían en un cierto rango para los perezosos santacruceses, aunque se trata siempre de valores bastante elevados, comparables a los evidenciados por *Orycteropus* y *Priodontes*. *Analcimorphus* muestra el fémur más grácil entre los perezosos santacruceses, *Eucholoeops* y *Hapalops* presentan valores intermedios. *Prepotherium* presenta el fémur de diáfisis más ancha entre todos los taxones analizados.

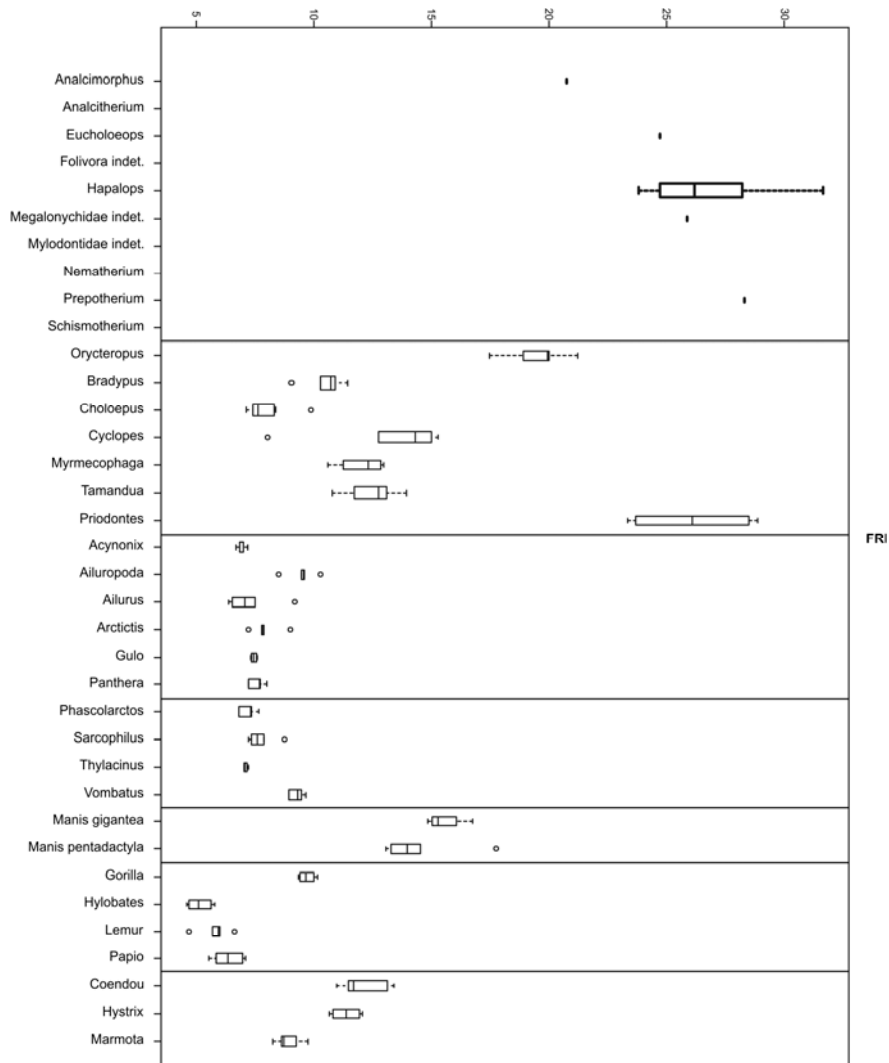


Fig. 6.65. Gráfico *boxplot* del índice FRI.

Cabe mencionar que este patrón refleja la presencia de un tercer trocánter muy desarrollado en todas las formas mencionadas anteriormente. El resto de los taxones presentan valores bastante menores, siendo los más robustos de entre ellos los Vermilingua, los Pholidota, *Coendou* y *Hystrix*. No resulta evidente un patrón asociado a preferencia de sustrato.

Índice de robustez de la tibia (TRI): similarmente a los índices previamente descritos, este índice suministra información indirecta sobre la capacidad de la diáfisis tibial de resistir cargas mecánicas. Los perezosos santacrucenses muestran las diáfisis tibiales más robustas de todo el grupo analizado, con valores de TRI no alcanzados por ningún otro taxón. Entre las formas actuales, *Manis gigantea*, *Priodontes*, *Orycteropus*, *Hystrix*, y *Ailuropoda* muestran los valores más elevados, mientras que los primates (excepto *Gorilla*) y *Choloepus* presentan las tibias más gráciles de todas. Respecto a la preferencia de sustrato, en la mayoría de los grupos (Vermilingua, Carnivora, Pholidota, Primates, Diprotodontia) las formas más arborícolas presentan tibias menos preparadas para resistir cargas mecánicas. Sin embargo, no puede dejarse de lado que en general estas formas son al mismo tiempo las de mayor tamaño corporal.

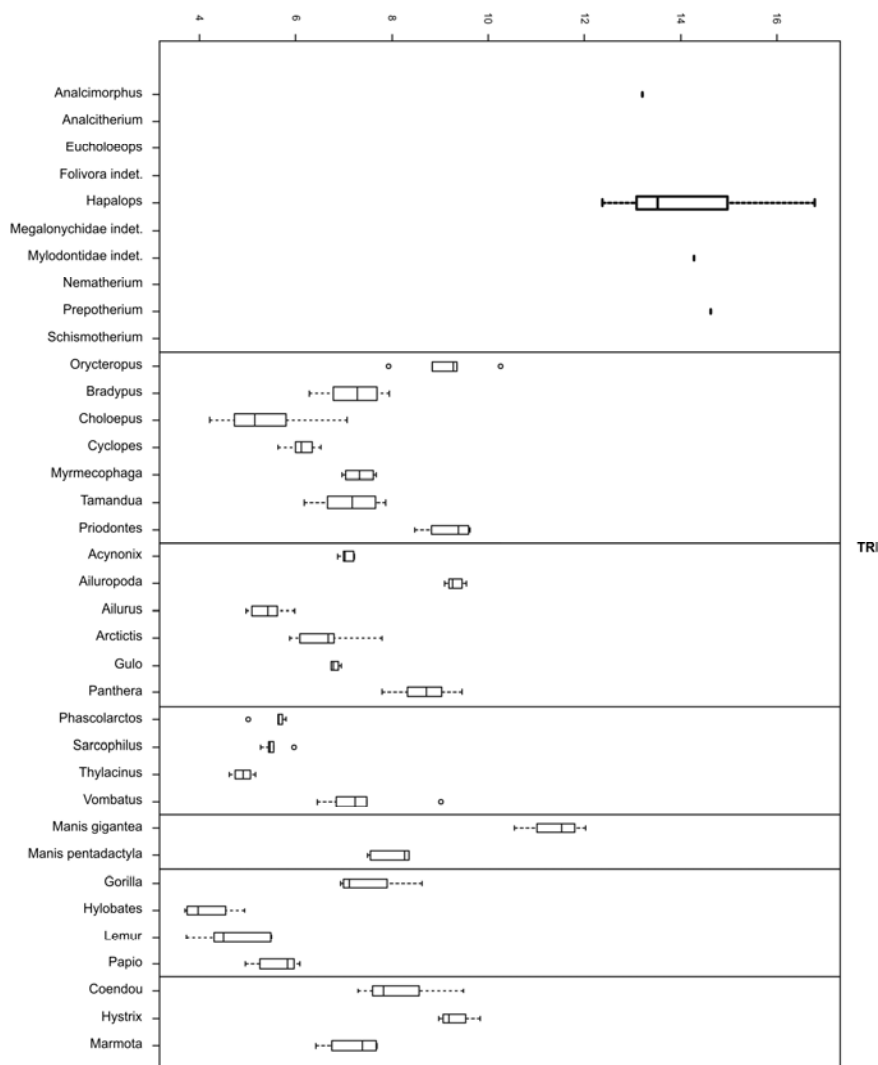


Fig. 6.66. Gráfico *boxplot* del índice TRI.

Índice de protrusión posterior del cóndilo femoral medial (MCDI): este índice refleja la profundidad del cóndilo medial respecto a la longitud total del fémur, indicando las demandas de estabilización mecánica de la articulación. Los perezosos santacrucenses muestran valores elevados, similares a *Priodontes*, *Vombatus* e *Hystrix*, todas ellas formas cavadoras. El valor más alto corresponde a *Orycteropus*, mientras que los valores más bajos de cada grupo son mostrados por las formas arborícolas y de menor tamaño corporal.

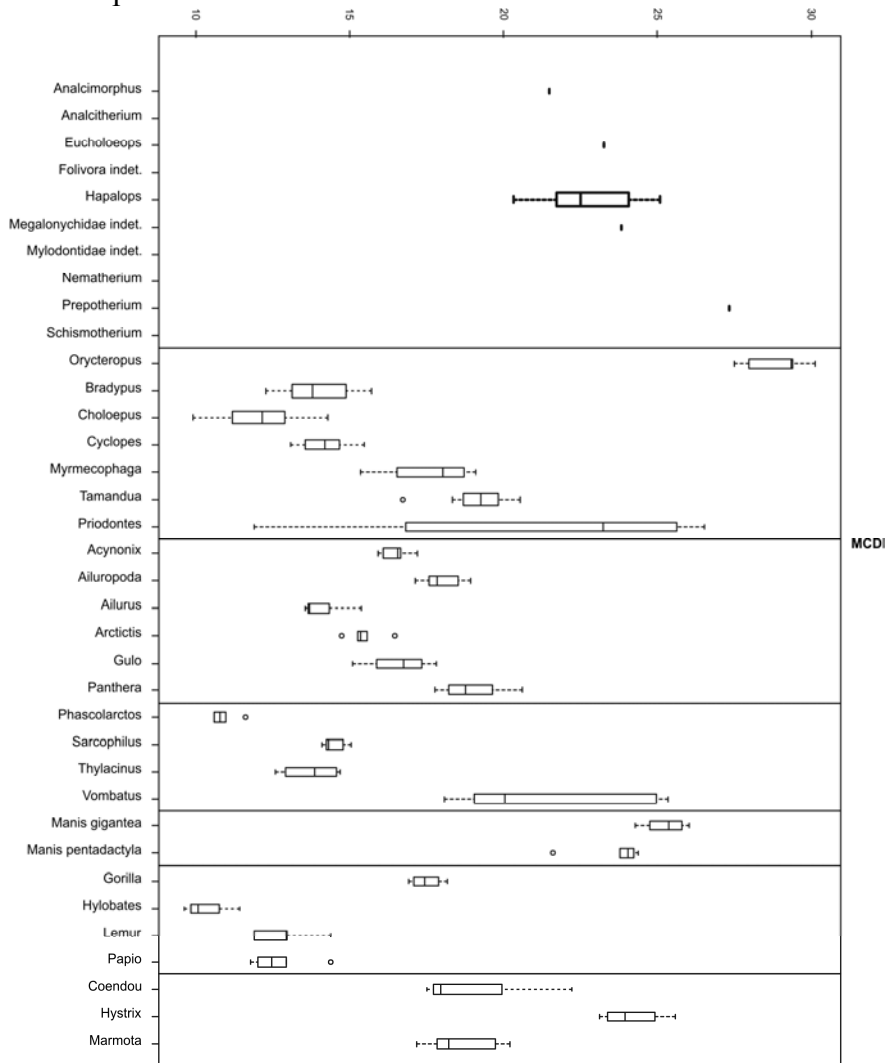


Fig. 6.67. Gráfico *boxplot* del índice MCDI.

Índice de profundidad de la epífisis distal del fémur (MCDI 2): este índice refleja cuán ancha es la epífisis distal femoral y también está vinculado a la estabilidad de la articulación. Los perezosos santacrucenses presentan valores bajos, es decir epífisis anchas y poco profundas, vinculadas a posturas más flexionadas, de manera semejante a los perezosos actuales, a *Priodontes* y *Phascolarctos*. Los valores más altos corresponden a epífisis estrechas y profundas, muy estables y limitadas a movimientos en el plano parasagital y posturas más extendidas de los miembros, siendo típicas de las formas más terrestres (aunque existen excepciones). Las formas más arborícolas presentan valores bajos para este índice (excepto *Priodontes* y *Gorilla*). Patrones similares se observan en los índices equivalentes elaborados para el cóndilo lateral del fémur (ver tabla XX).

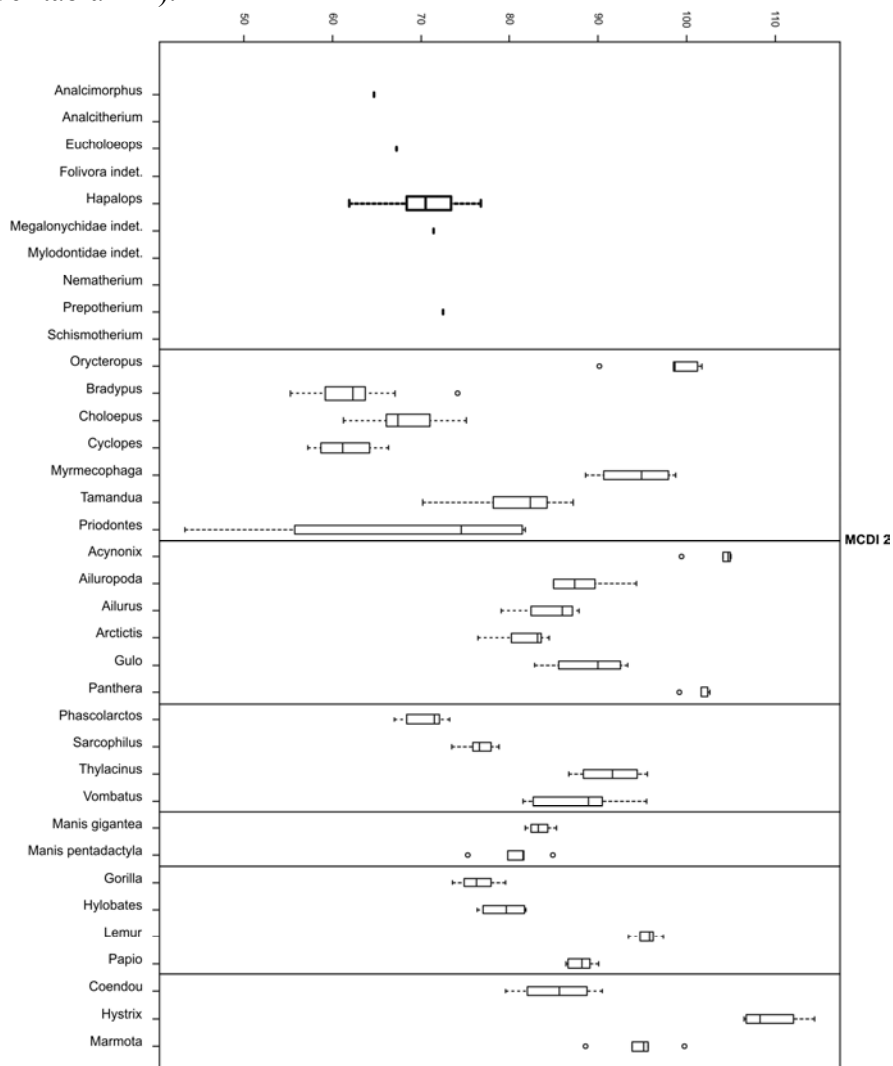


Fig. 6.68. Gráfico *boxplot* del índice MCDI 2.

Índice de amplitud de la meseta tibial (TPEI): este índice representa la forma de la epífisis proximal tibial y está vinculado a la estabilización de la articulación. Los valores elevados corresponden a epífisis proximales profundas y estrechas, mientras que los valores bajos indican epífisis anchas y bajas. Los perezosos santacruceses muestran valores más bien bajos, especialmente *Prepotherium* y el milodóntido indet. MPM-PV 3406, similares a *Bradypus*, *Tamandua*, los Pholidota, *Gorilla* y *Hylobates*. *Hapalops* y *Eucholoeops* evidencian valores algo más altos, más similares a *Priodontes*, *Sarcophilus*, *Lemur* y los Rodentia. Respecto a la preferencia de sustrato, no se observa un patrón discernible. Algunas formas terrestres adaptadas a la carrera, como *Acynonix* y *Thylacinus* son las que presentan los valores más elevados. Los valores más bajos corresponden a los perezosos actuales y los Pholidota.

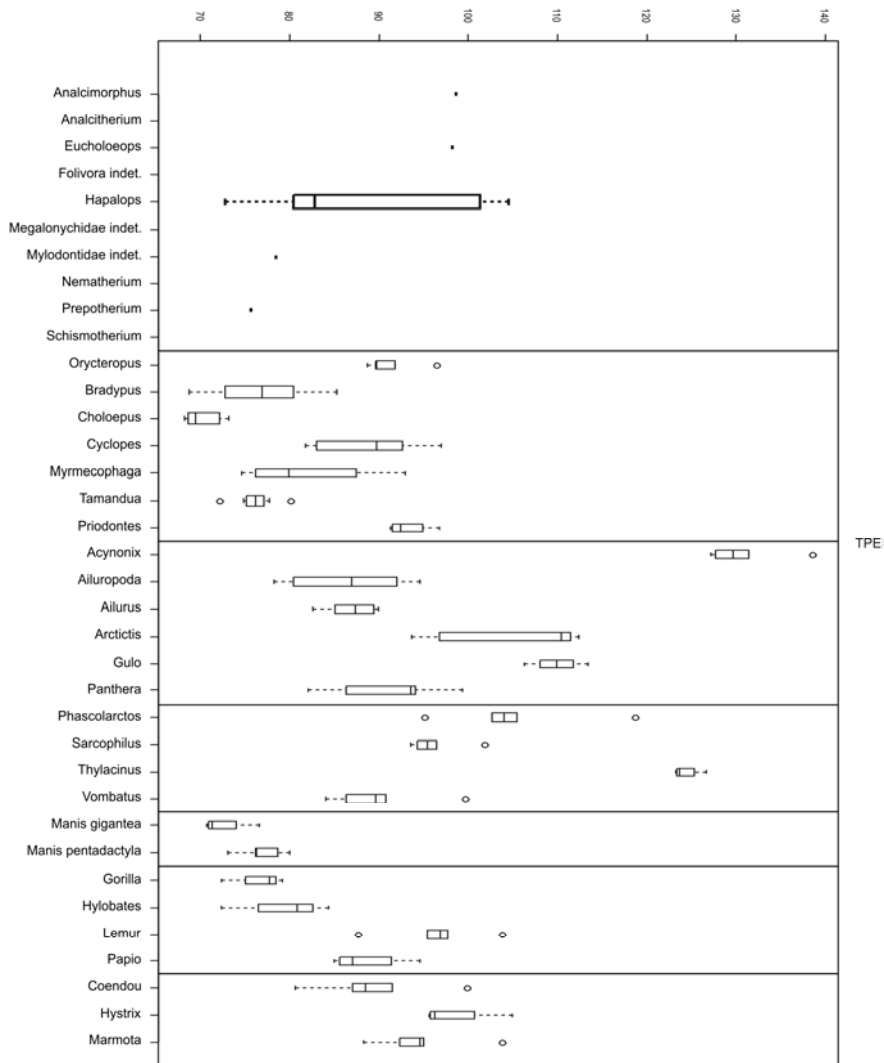


Fig. 6.69. Gráfico *boxplot* del índice TPEI.

CAPÍTULO 7

DISCUSIÓN

CAPITULO 7. DISCUSIÓN

7.1. FORMA Y FUNCIÓN DEL ESQUELETO APENDICULAR

Como ya se hizo mención en el Capítulo 2, los Folivora son un grupo heterogéneo en morfología cuando se considera el registro fósil (McDonald y De Iuliis, 2008 y otros trabajos citados allí). Los perezosos actuales son mamíferos estrictamente arborícolas de pequeño tamaño (menos de 10 kg) y que se desplazan suspendidos de las ramas (Chiarello, 2008), mientras que los taxones terminales de las familias extintas que llegaron al Pleistoceno fueron animales gigantescos (desde cerca de la tonelada, hasta alrededor de las 5 toneladas en el caso de *Megatherium*; Fariña *et al.* 1998; Bargo *et al.* 2000; Bargo, 2003) e indudablemente terrestres (Webb, 1985; de Toledo, 1998). Como apunta White (1993), dentro de los Folivora se consideran dos grupos funcionales: los perezosos arborícolas actuales (“tree sloths”) y los perezosos terrestres fósiles (“ground sloths”), posiblemente un remanente de la antigua clasificación desarrollada por Owen (1842). Los perezosos santacruceses incluyen formas que representan la primera gran radiación de muchas de las familias de Folivora (Megalonychidae, Megatheriidae y Mylodontidae, Gaudin, 2004; McDonald y De Iuliis, 2008), con excepción de Bradypodidae (que incluye hasta el momento sólo al género actual *Bradypus* y sus especies) y Nothrotheriidae. En su extensa descripción de los perezosos santacruceses, Scott (1903-1904) se refiere a ellos como “ground sloths”. Sin embargo, últimamente varios estudios han ampliado el espectro funcional y locomotor de las formas fósiles, inclusive con formas acuáticas como *Thalassocnus*, del Mioceno-Plioceno de Perú (véase McDonald y De Iuliis, 2008 y referencias citadas allí). Teniendo en cuenta que ambos géneros de perezosos actuales comparten una cantidad de rasgos convergentes, muchos de ellos vinculados a preferencia de sustrato y locomoción (Nyakatura, 2010), resulta importante dilucidar e interpretar el perfil funcional y locomotor de las formas extintas con el fin de esclarecer la evolución convergente de las formas actuales. El objetivo a largo plazo de los estudios morfofuncionales del esqueleto apendicular de los perezosos fósiles es comprender los cambios evolutivos asociados a la adquisición de una preferencia de sustrato particular (arborícola o terrestre), en cada clado.

Considerando la riqueza taxonómica de los perezosos santacruceses (que incluyen tres familias y 11 géneros incluidos en los clados Megatherioidea y

Mylodontoidea, *sensu* Gaudin, 2004), podría esperarse una cierta diversidad en morfología del esqueleto apendicular y en el tamaño corporal, lo cual a su vez podría vincularse a una hipotética diversidad en hábitos locomotores (White, 1993) o, al menos, en preferencia de sustrato. Sin embargo, excepto por el tamaño corporal esa diversidad taxonómica no se refleja en una diversidad similar de la morfología del esqueleto apendicular. El esqueleto apendicular exhibe una morfología sumamente constante y homogénea dentro de cada género de perezosos santacruceses, que globalmente puede extenderse a los géneros entre sí. Esta similitud incluye forma y proporciones generales de los elementos óseos apendiculares, desarrollo relativo de entesis de origen e inserción muscular y morfología de las carillas articulares, entre otros rasgos. Las diferencias entre los taxones involucrando rasgos de interés funcional son siempre leves y no resultan constantes para ninguna familia a excepción de algunas pocas características, como se mencionó en la sección Descripciones del Capítulo 6.

White (1993, 1997) llevó a cabo los únicos intentos previos a esta Tesis de elucidar el hábito locomotor de los perezosos santacruceses. Aunque utilizó índices que habían demostrado su utilidad para discriminar modos locomotores en primates, en el trabajo sobre perezosos (White, 1993) no discrimina los taxones estudiados según modos locomotores, sino por diferentes preferencias de sustrato (*e.g.* “terrestre” versus “arborícola”, véase Capítulo 3). Si bien entre los *Ptilinops* actuales estos índices separan claramente a los *Vermilingua* de acuerdo a un gradiente de arborealidad, White concluyó que no permiten realizar una caracterización del aparato locomotor de los perezosos santacruceses: mientras algunos son clasificados consistentemente con un hábito, otros pueden ser clasificados de manera diferente según el índice utilizado. Por ejemplo, *Prepootherium* sería el más terrestre y *Pelecycodon* sería arborícola, *Eucholoeops* podrían ser catalogado como terrestre o arborícola, dependiendo de los índices considerados (aunque en 1997 los clasifica como trepadores, ver abajo) y dentro de *Hapalops* algunas de las especies serían terrestres y otras arborícolas (aunque en 1997 clasifica al género como primariamente arborícola). Así, White (1993) realizó un llamado a la cautela, invocando el bien conocido hecho de que un determinado animal, a pesar de estar morfológicamente capacitado para realizar una determinada función, puede no incluirla en el espectro de sus conductas naturales, mientras que muchas otras veces los animales llevan a cabo funciones para las cuales no estarían en principio capacitados desde la forma-función. White (1993: 239) concluyó que la inferencia de

arborealidad en perezosos fósiles a partir de índices funcionales desacredita cualquier remanente de la tradicional dicotomía ‘perezosos arborícolas’ versus ‘perezosos terrestres’. También recalcó la necesidad de llegar a un mejor entendimiento de la locomoción en los perezosos fósiles para elucidar la evolución del hábito suspendido de los perezosos actuales.

Como se verá más adelante, los resultados obtenidos en esta Tesis corroboran la idea de que los perezosos santacrucenses (y probablemente los *Xenarthra* en conjunto, véase Vizcaíno y De Iuliis, 2003; Vizcaíno *et al.*, 2008) son un grupo que resiste la aplicación unívoca de criterios que son de utilidad para caracterizar la preferencia de sustrato y el estilo locomotor en otros grupos de mamíferos como primates, roedores, carnívoros y marsupiales. Esta afirmación puede extenderse a otros aspectos de la biología de estos mamíferos, como ser la dieta (Bargo *et al.*, 2009; Vizcaíno, 2009).

7.1.1 FORMA Y BIOLOGÍA

Como se mencionó en los primeros capítulos (Capítulo 3, sección 3.5 “Hipótesis de trabajo”), uno de los objetivos principales de esta Tesis doctoral es inferir aspectos ecológicos de los perezosos santacrucenses, concretamente la preferencia de sustrato y el hábito locomotor. Una primera aproximación a esta problemática es el análisis ecomorfológico, en el que se estudia estadísticamente la semejanza en la forma entre diferentes mamíferos. El objetivo es llegar a un conocimiento más ajustado del grado de similitud entre los taxones fósiles y una muestra de actuales cuya ecología es conocida. De este modo, se analiza la correlación entre la forma y la ecología. Esta aproximación puede dar una idea general no-causal acerca de la ecología hipotética de los organismos en estudio en base a su similitud con las formas actuales y de las variables de forma que están involucradas en esa similitud.

En los resultados de PCA utilizando variables de ambos miembros y cinturas (Capítulo 6, fig. 6.47), resulta notable que los perezosos actuales comparten un morfoespacio completamente diferente al de los demás xenartros analizados (perezosos santacrucenses, *Vermilingua* y el armadillo *Priodontes*) disponiéndose junto con los primates, debido a sus elementos proporcionalmente largos y relativamente gráciles. En cambio, los perezosos santacrucenses son morfométricamente más afines a los osos hormigueros (*Myrmecophaga*, *Tamandua* y *Cyclopes*, *Vermilingua*), los pangolines (*Manis*, *Pholidota*) y el oricteropo o cerdo hormiguero (*Orycteropus*, *Tubulidentata*),

formas capaces de cavar activamente, o al menos de desgarrar el sustrato para obtener su alimento. Resulta interesante que estos taxones, agrupados en un extremo de los PCA obtenidos (tanto en los análisis de ambos miembros y cinturas, como en el PCA del miembro anterior y cintura escapular), muestran un mosaico de formas terrestres y arborícolas: el oso hormiguero gigante *Myrmecophaga*, el pangolín gigante *Manis gigantea*, *Orycteropus* y el puercoespín africano *Hystrix* son formas terrestres; el oso melero *Tamandua* es semiarborícola, mientras que el serafín de los platanos *Cyclopes* y el pangolín menor *Manis pentadactyla* son formas arborícolas. Se debe destacar el hecho de que no se evidencia una separación de estas formas del resto de los mamíferos de la muestra en base a tamaño corporal, preferencia de sustrato o hábito locomotor, sino en base a variables involucradas de algún modo en las capacidades cavadoras o en la robustez general del esqueleto apendicular.

El patrón morfométrico de miembro anterior y cintura escapular es similar al evidenciado por el PCA global (véase Capítulo 6, Fig. 6.47): los perezosos santacruceses en conjunto son morfométricamente más afines a los animales capaces de cavar, como los *Vermilingua*, los *Pholidota*, *Priodontes* y *Orycteropus* (entre otros). Las variables que más contribuyen a esta similitud son el largo del radio y del húmero, la longitud del olecranon, el ancho de la diáfisis humeral y la protrusión medial del entepicóndilo. Por otra parte, los perezosos actuales comparten un morfoespacio con los primates y algunas otras formas arborícolas como el binturong (*Arctictis binturong*, Viverridae), el koala (*Phascolarctos cinereus*, Diprotodontia), el panda menor o panda rojo (*Ailurus fulgens*, Musteloidea) y el coendú (*Coendou prehensilis*, Erethizontidae). Sin embargo, el miembro posterior y la cintura pélvica no arrojan un resultado tan claro como el análisis de cintura escapular y miembro anterior. La similitud morfométrica evidenciada por el PCA no permite reconocer más que un patrón general de robustez de los elementos similar al presente en las formas cavadoras como los *Vermilingua* y *Pholidota*. Es decir, diáfisis femorales más anchas (recuérdese la presencia de un tercer trocánter bien desarrollado) y elementos proporcionalmente menos largos que las demás formas.

Esta primera aproximación, sin embargo, resulta insuficiente para esclarecer la paleobiología de los perezosos santacruceses ya que se testea únicamente la correlación entre las categorías ecológicas (preferencia de sustrato y uso de sustrato) y la forma. En suma, lo que se puede afirmar en base a los PCA es que los perezosos

santacrucenses son morfológicamente más parecidos a los animales cavadores actuales independientemente de si estos son arborícolas, semiarborícolas o terrestres, pero sin que pueda llegar a develarse una relación causal entre forma, función y ecología. Es necesario un enfoque que profundice en las posibles relaciones causales de esta similitud morfológica.

De acuerdo a lo desarrollado en el Capítulo 3, es dificultoso encontrar una vinculación directa entre la forma y la ecología de los organismos. Si bien la ecomorfología permite una aproximación comparativa a esta problemática, el estudio de la relación causal entre la forma y la biología necesita de un paso intermedio, que es la pregunta acerca de la función. Ésta incluye interrogantes hacia ambos lados (forma y biología) de la función como objeto de estudio epistemológico: una primera pregunta acerca de la relación entre la forma y la función (“paradigma forma-función” de Radinsky, 1987) y una segunda pregunta acerca de la relación entre la función y la ecología del organismo (rol biológico). La respuesta al primer interrogante puede organizarse, de acuerdo a Oxnard (1984), bajo la forma de un perfil funcional que dé cuenta de la situación biomecánica promedio (Capítulo 3, sección 3.2).

7.1.1.1. Forma y función

En referencia al primer interrogante, los resultados obtenidos del estudio de la relación causal entre forma y función a partir del análisis cualitativo del esqueleto apendicular (*e.g.* evidencia aportada por la reconstrucción de tejidos blandos y la morfología de las superficies articulares) permite apuntar a la siguiente caracterización funcional de los perezosos santacrucenses:

- 1- El atributo más destacable de la anatomía del esqueleto apendicular de los perezosos santacrucenses es su robustez. Si bien existen diferencias entre los diferentes géneros (*e.g.* *Analcimorphus*, *Eucholoeops* y *Schismotherium* son los más estilizados con respecto a su tamaño corporal, seguidos por *Hapalops*, mientras que *Prepotherium* y los milodóntidos eran las formas más robustas), el patrón general los asemeja en más a los Vermilingua y los Cingulata, como *Chaetophractus*, *Cabassous* y *Priodontes*, que a los perezosos actuales. Dentro del universo de comparación utilizado en esta Tesis, la similitud se extiende a

formas como *Orycteropus*, los Pholidota, *Vombatus*, *Hystrix* y *Marmota* (otro roedor cavador). Así, como se evidencia en los gráficos de PCA obtenidos a partir de variables de ambos miembros y cinturas (véase Capítulo 6, Fig. 6.47), los perezosos santacruceses y las formas cavadoras comparten elementos de los miembros relativamente cortos y robustos, con diáfisis anchas, pelvis no demasiado alongadas (especialmente su porción preacetabular), olecranon bien desarrollado y entepicóndilo expandido medialmente. Si bien uno de los factores relevantes a la hora de evaluar comparativamente la robustez del esqueleto apendicular es el tamaño corporal, las diferencias en robustez de los elementos óseos trascienden cualquier patrón relacionado a la masa. Nótese que existen más semejanzas en el ancho diafisal y las proporciones de los miembros entre los perezosos santacruceses y el diminuto *Cyclopes*, que entre los primeros y *Panthera tigris*, un mamífero de tamaño comparable a los más grandes perezosos analizados aquí. La robustez general está en relación con el ancho proporcional de las diáfisis respecto a la longitud de los elementos y al marcado desarrollo de accidentes (entesis) de origen e inserción de músculos y ligamentos. Esto permite afirmar que los perezosos santacruceses en conjunto eran formas capaces de desarrollar elevada potencia muscular y poseían un esqueleto apendicular muy resistente a esfuerzos mecánicos.

- 2- Las articulaciones entre cintura y estilopodio, tanto del miembro anterior (gleno-humeral) como del miembro posterior (acetábulo-femoral), especialmente la articulación acetábulo-femoral, presentan un equilibrio de características permitiendo la resistencia ante esfuerzos mecánicos y gran movilidad.
- 3- Las articulaciones entre estilopodio y zeugopodio (humero-ulno-radial y femoro-tibial) estaban preparadas para posturas flexionadas y presentaban un mayor compromiso con la estabilidad, en detrimento de la movilidad, que las articulaciones más proximales. Posturas flexionadas, tanto de miembro anterior como de miembro posterior, han sido propuestas como una generalidad para los perezosos del Pleistoceno (de Toledo, 1998). Este autor propone que la morfología del miembro anterior de los perezosos pleistocenos estaría fuertemente correlacionada con las actividades vinculadas a la alimentación en detrimento de la locomoción. En los perezosos actuales los miembros se mantienen flexionados en la articulación estilopodio-zeugopodio (codo y rodilla)

gracias a la acción de una potente musculatura flexora (Mendel, 1981a y b; Nyakatura, 2010) que actúa contrarrestando la extensión inducida por la gravedad (White, 1993).

- 4- Ambos miembros estaban preparados también para realizar fuertes movimientos de abducción, flexión, retracción y aducción, especialmente del zeugopodio.
- 5- Tanto el autopodio anterior (mano) como el posterior (pie) eran pentadáctilos, palmígrados y plantígrados y estaban preparados para una flexión poderosa de los dedos. Las articulaciones entre zeugopodio y autopodio (muñeca y tobillo) eran articulaciones estables, restringidas a flexión-extensión, especialmente en el caso del tobillo. La mano en conjunto era capaz de una gran potencia muscular en flexión, al igual que el pie en extensión.

7.1.1.2. Función y rol biológico

Como se desprende de lo anterior, el análisis anatómico comparativo permite elucidar con bastante claridad el perfil mecánico del esqueleto apendicular en conjunto. Sin embargo, si bien ésta caracterización funcional aporta información sumamente útil para reconstruir la paleobiología de los perezosos santacruceses, no es suficiente *per se* para permitir una caracterización ecológica. Para esto es necesario analizar la relación causal entre la función y su rol en la biología del organismo. Como se discutió en el Capítulo 3, la información que da cuenta de esta relación sólo puede obtenerse a partir de estudios de animales actuales, por lo que un enfoque comparativo es imprescindible. En este caso, la pregunta es acerca de la relación entre la función y las preferencias de sustrato (arborícolas *versus* terrestre). Es en esta fase que resultan de utilidad los resultados obtenidos en la ecomorfología, al dejar en claro que el universo de comparación debe incluir no solamente el análisis comparativo de formas arborícolas y terrestres, sino también el de formas cavadoras y no cavadoras.

Miembro anterior y cintura escapular. Comenzando por las proporciones generales del miembro, el índice braquial (BI) resume la proporción entre zeugopodio y estilopodio y refleja, de manera indirecta la longitud del brazo de salida de los músculos extensores del zeugopodio. Valores altos para este índice estarían indicando indirectamente configuraciones que aseguran una ganancia en velocidad de extensión

del zeugopodio en detrimento de la fuerza. Muchos mamíferos terrestres cursoriales (*Myrmecophaga* y *Acynonix*) y muchos arborícolas, como *Choloepus*, *Hylobates* y *Phascolarctos*, presentan valores elevados de BI. Los perezosos santacrucenses *Hapalops* y *Eucholoeops* muestran valores medios, cercanos a 90, similares a los mostrados por *Bradypus*, *Tamandua*, los marsupiales terrestres *Sarcophilus* y *Thylacinus*, *Panthera*, *Gorilla* y *Coendou* (véase Capítulo 6, Fig. 6.53). En general, en los Metatheria, Primates y Rodentia, las formas arborícolas presentan zeugopodios proporcionalmente más largos, pero no en los otros grupos. En los Vermilingua, por ejemplo, la tendencia es opuesta. Es decir que no hay un patrón fácilmente distinguible asociado a preferencia de sustrato que pueda derivarse a partir de los mamíferos actuales de la muestra que permita inferir por comparación la preferencia de sustrato en los perezosos fósiles. En relación a la interpretación de este índice, Elissamburu y Vizcaíno (2004) describen valores de BI que reflejan un zeugopodio de similar longitud al estilopodio en aquellas formas de Caviomorpha que se desplazan con los miembros flexionados, en los que la ganancia en longitud del paso se vincula al movimiento de escápula y húmero más que de los segmentos terminales.

Sin embargo, existe cierto patrón observable con respecto al uso del sustrato. Los valores más bajos de BI (zeugopodio más corto que el estilopodio) corresponden a las formas cavadoras *Orycteropus*, *Priodontes* y *Manis*. Aquí podrían jugar un papel importante otros factores además de la preferencia de sustrato o la postura durante la locomoción, como ser el acortamiento del zeugopodio en relación a la optimización de la fuerza muscular por sobre la velocidad en los taxones con habilidades cavadoras. Además, la reducción de la longitud del zeugopodio, haciéndolo proporcionalmente más ancho, puede involucrar un incremento de los márgenes de resistencia mecánica del mismo (véase más adelante discusión de los valores de URI y TRI).

Del estudio de la relación entre las capacidades funcionales del miembro anterior y la biología de los mamíferos actuales surge un patrón de sumo interés: si bien ecológicamente el acto de cavar y de trepar tienen contexto y significación biológica diferentes, mecánicamente (o sea funcionalmente) no son tan distintos. Es decir, los requerimientos mecánicos de ambas actividades pueden solaparse dependiendo del estilo de locomoción arborícola y del modo de cavar. Una hipótesis interesante en referencia a lo anterior es que, mientras más generalizados sean los taxones que están siendo comparados, mayor será el grado de solapamiento entre los requerimientos

mecánicos de cavar y trepar (y las soluciones funcionales a ambos problemas). Este hecho ha sido reconocido previamente por algunos autores, como por ejemplo Argot (2001) para los Didelphidae. De la misma manera, Croft y Anderson (2008) encontraron que las formas actuales “semifosoriales” y arborícolas de su muestra (que incluyó carnívoros, artiodáctilos, roedores caviomorfos, lagomorfos e hiracoideos) compartían eigenvalores similares para varios índices biomecánicos. Inclusive, el análisis de discriminante utilizado por estos autores arrojó clasificaciones erróneas, mezclando integrantes de las categorías “semifosorial” y arborícola, al menos en dos casos.

A este respecto, muchas de las propiedades funcionales del miembro anterior de los perezosos santacrucenses son afines tanto con el contexto mecánico de cavar como con el de trepar, por lo que la caracterización ecológica se vuelve más difícil y dependiente de otras propiedades funcionales. Algunas de ellas no permiten una vinculación unívoca a una categoría de preferencia de sustrato en particular. Por ejemplo, las capacidades funcionales de la cintura escapular sugieren un contexto mecánico en el que las grandes tensiones compartidas por el acto de cavar y trepar se hallan ausentes, mientras que las capacidades funcionales del resto del miembro anterior son fuertemente compatibles con el “escenario” funcional compartido entre esas actividades. Otras propiedades funcionales, como la transmisión de cargas predominantemente entre radio y húmero, o la restricción a la pronación-supinación en algunos géneros no tienen una significación biológica precisa.

Las propiedades funcionales de la escápula de *Hapalops* y *Eucholoeops* indican que no estaba sujeta a las fuertes demandas funcionales (especialmente en protracción y retracción) vinculadas tanto a cavar como a trepar, como señala Argot (2001) para los Didelphidae.

La articulación gleno-humeral era estable y estaba preparada para resistir fuertes exigencias mecánicas durante la flexión, lo cual es coherente con el contexto mecánico de cavar y, en menor medida, con el escalado de soportes verticales. Probablemente también era usual una postura flexionada de esta articulación, especialmente en *Hapalops* y *Eucholoeops*. En los milodóntidos *Analcitherium* y *Nematherium* la postura a nivel del hombro sería menos flexionada, quizás en relación a su mayor tamaño corporal, lo que tiene su contrapartida en una articulación del codo posiblemente más flexionada. De acuerdo a los valores obtenidos en el índice de longitud relativa de la escápula (SHI, véase Capítulo 6, Fig. 6.54), puede proponerse que la musculatura

deltoidea en *Eucholoeops* y *Hapalops* tendría probablemente una función más vinculada con la estabilización de la articulación que con la protracción y elevación del húmero. Adicionalmente, la mayor movilidad de la articulación (en comparación con los Xenarthra terrestres *Myrmecophaga* y *Priodontes*, entre otros), aunque menor que en los arborícolas, especialmente *Bradypus* y *Choloepus* (Mendel, 1981a; Nyakatura, 2010), es una evidencia a favor de un sustrato arbóreo (Argot, 2001 y Szalay y Sargis, 2001 en Metatheria; Sargis, 2002a en Tupaiidae; Candela y Picasso, 2008 en Hystriognathi) ya que permite al animal alcanzar soportes para aferrarse. De este modo, debido a su mayor movilidad de la articulación gleno-humeral, *Eucholoeops* presentaría mayores habilidades trepadoras que *Hapalops* y los milodóntidos.

La capacidad de aducción poderosa del húmero y de todo el miembro anterior sería compatible con la locomoción en sustratos arbóreos (Argot, 2001; véase también McEvoy, 1982; Sargis, 2002a), aunque también con capacidades cavadoras, colaborando en la retracción del miembro en conjunto. Esta propiedad estaría más desarrollada en los milodóntidos *Analcitherium* y *Nematherium* que en el resto de los géneros santacruceses, lo que indica que tendrían necesidad de optimizar sus habilidades trepadoras ante la restricción impuesta por su mayor talla y/o mayor habilidad cavadora (ver más adelante 7.2.1 Tamaño corporal y arborealidad”).

Del mismo modo, la retracción poderosa del húmero es una función que involucra roles biológicos diferentes: durante el acto de cavar, tiene el rol biológico de impulsar el miembro hacia atrás para desgarrar el sustrato (Monteiro y Abe, 1999; McDonald, 2003), mientras que en el escalado de soportes tiene el rol de levantar y sostener el peso del cuerpo (Argot, 2001). Comparando los perezosos santacruceses entre sí, los milodóntidos serían las formas más cavadoras, seguidas por *Hapalops*, mientras que el menos cavador sería *Eucholoeops*. En referencia a las habilidades trepadoras, no queda claro si la mayor fuerza muscular inferida para los milodóntidos estaría vinculada a superar las limitaciones impuestas por su mayor talla (ver sección 7.2.1 “Tamaño corporal y arborealidad” en las páginas siguientes). Adicionalmente, el índice de robustez del húmero (HRI) de los milodóntidos *Analcitherium* y *Nematherium* indica una gran capacidad de la diáfisis para resistir cargas mecánicas originadas por fuerza muscular, más que por fuerzas inerciales, mientras que *Hapalops* y *Eucholoeops* estarían expuestos a menor estrés mecánico (fig. 6.55).

La estabilidad de la articulación entre estilopodio y zeugopodio se relaciona con la necesidad de restringir la movilidad de la articulación al plano parasagital, previniendo cargas mecánicas no alineadas con el plano de la flexión-extensión. En general se asume que el contexto biológico de esta configuración es la locomoción terrestre ya que en la locomoción en sustratos arbóreos, por el contrario, requiere mayor movilidad del zeugopodio para la mejor acomodación del miembro en distintas orientaciones (Argot, 2001). Entre los perezosos santacrucenses, *Prepothierium* y *Eucholoeops* serían los géneros con mayor estabilidad húmero-ulnar, mientras que *Hapalops* presentaría una articulación ligeramente más laxa y móvil. De este modo, *Prepothierium* y *Eucholoeops* estaban menos preparados para la locomoción en un sustrato arborícola que *Hapalops*. Además, la estabilidad de la articulación podría resultar un mecanismo efectivo de protección ante las cargas mecánicas inherentes al acto de cavar.

La alta capacidad de flexión del zeugopodio (Argot, 2001 y referencias citadas allí) sugiere habilidades trepadoras para los perezosos santacrucenses en conjunto, independientemente del tamaño corporal.

La ulna estaba preparada para resistir exigencias mecánicas intensas, como indican los valores obtenidos para el índice de robustez de la ulna (URI, fig. 6.59). Además, este índice indica indirectamente el espacio disponible sobre la diáfisis para parte de la musculatura pronadora-supinadora y flexora de la mano. Los valores más elevados de URI entre los perezosos santacrucenses los posee *Prepothierium*; *Hapalops* y *Eucholoeops* tienen ulnas algo menos robustas. Elissamburu y Vizcaíno (2004) describen un aumento de los valores de URI en las formas cavadoras con respecto a formas ambulatorias no cavadoras. Este incremento podría reflejar mayor desarrollo de la musculatura flexora del autopodio y/o aumento de la resistencia de la diáfisis ulnar a cargas mecánicas de flexión, ambas propiedades vinculadas al cavar, aunque la segunda también puede asociarse al escalado de sustratos arbóreos verticales (Argot, 2001).

Todos los perezosos santacrucenses eran capaces de extender el zeugopodio con fuerza. *Nematherium* y *Hapalops* desarrollaban las mayores fuerzas en la extensión iniciándose con el zeugopodio en flexión y por lo tanto poseían habilidades cavadoras más pronunciadas. En ningún caso serían equivalentes a los armadillos, ya que éstos cavan flexionando y extendiendo el zeugopodio (*scratch-digging*, Hildebrand, 1988) más que los osos hormigueros (*hook-and-pull diggers*, véase Hildebrand, 1988). Por su

parte, *Eucholoeops* y *Prepotherium* desarrollaban menor fuerza, aunque registran mayor ventaja mecánica en posturas extendidas (como describen en otros grupos de mamíferos Argot, 2001; Sargis, 2002a; Candela y Picasso, 2008). En *Prepotherium* esta propiedad podría estar en relación con su mayor tamaño corporal. White (1993), utilizando el índice Dorsal Olecranon Projection, que da cuenta de la extensión antero-posterior del olecranon relativa a la longitud de la escotadura semilunar, encontró que, en comparación con los primates, *Prepotherium* cae en el extremo “terrestre” de la distribución pero en el extremo “arborícola” en comparación con los Vermilingua. Los valores de IFA (fig. 6.58) son coherentes con las habilidades cavadoras inferidas: todos los perezosos santacruceses muestran valores elevados, similares a los exhibidos por los mamíferos cavadores de la muestra, en oposición a las formas no cavadoras (véase Vizcaíno *et al.*, 1999; Vizcaíno *et al.*, 2003; Elissamburu y Vizcaíno, 2004; Croft y Anderson, 2008). *Eucholoeops* presenta los valores más bajos de IFA dentro de los perezosos, mientras que *Nematherium* los más altos. Además, existen evidencias de extensión restringida del zeugopodio, especialmente en *Nematherium* y *Hapalops*, indicando posturas más flexionadas. De este modo, *Nematherium* y *Hapalops* tendrían mayor capacidad cavadora que *Eucholoeops* y *Prepotherium*. Nótese que de cada categoría de potencialidad cavadora existirían representantes de mayor y menor tamaño corporal.

Las capacidades de pronación-supinación eran en general más limitadas en los perezosos santacruceses que en los perezosos actuales y más similares a las de los Vermilingua. El índice RHI (fig. 6.60) indica que *Hapalops* tendría una pronación-supinación más restringida, mientras que *Eucholoeops* y *Nematherium* presentarían una mayor movilidad. Aunque cuando se los compara con otros mamíferos con similares preferencias de sustrato (Szalay y Sargis, 2001; Sargis, 2002a; Candela y Picasso, 2008) el rango de pronación-supinación de los Vermilingua arborícolas es limitado (Yalden, 1966), en ninguna medida es nulo ni impide a *Cyclopes* y *Tamandua* desplazarse por sustratos arbóreos (Taylor, 1978). Más aún, *Cyclopes*, el género con menor capacidad de pronación-supinación, es el más arborícola, por lo que seguramente los Vermilingua (y probablemente también los Pilosa) presentan un patrón morfofuncional de locomoción arborícola bastante diferente al de otros mamíferos. Además, y dentro del contexto funcional que indican las demás evidencias, la restricción a la pronación-

supinación es coherente con habilidades cavadoras, lo cual parece razonable para *Hapalops*.

Las evidencias de una importante exigencia mecánica cuando el autopodio estaba en flexión y pronación o en desviación ulnar en todos los géneros, especialmente en *Hapalops* y *Preprotherium*, pueden asociarse nuevamente a una situación mecánica con roles biológicos diferentes: el sostén y elevación del peso corporal en la locomoción arborícola (Szalay y Sargis, 2001), cuando el miembro extendido eleva el cuerpo, o la retracción del miembro en conjunto durante el acto de cavar.

Por último, la gran fuerza aplicada en flexión del autopodio en el carpo y dígitos, como indican los valores obtenidos para el índice de ancho del entepicóndilo (EPI), también son coherentes tanto con hábitos arborícolas (véase Argot, 2001; McEvoy, 1982; Candela y Picasso, 2008) como con capacidades cavadoras (véase Milne *et al.*, 2009). Entre los perezosos santacruceses, el milodóntido *Analcitherium* posee los valores de EPI más elevados, mientras que *Hapalops* y *Nematherium* tienen valores intermedios y *Eucholoeops* los más bajos. Milne *et al.* (2009) evidenciaron una fuerte correlación positiva entre valores elevados de IFA y entepicóndilos bien desarrollados en los Cingulata, al igual que señalaron Elissamburu y Vizcaíno (2004) para los Caviomorpha en relación al incremento de fuerza prensora de la mano, mientras que las formas más generalizadas y no cavadoras presentan valores bajos. Este patrón es consistente en otros grupos (*e.g.* Tupaiidae, Sargis, 2002a), aunque también en formas arborícolas la presión poderosa de la mano es importante, como en los Didelphidae (Argot 2001) y en los Hystricognathi (Candela y Picasso 2008). La morfología de los metapodiales y la falanges ungueales indica gran estabilización de la articulación metapodio-acropodio (metacarpo-falangeal), aunque tampoco permite una inferencia ecológica unívoca.

Como se discutió a lo largo de las páginas anteriores, la mayoría de las características funcionales del miembro anterior de los perezosos santacruceses son afines tanto a la locomoción en sustratos arbóreos, como a las habilidades cavadoras, por lo que probablemente fueron capaces de desarrollar ambas actividades, como los Vermilingua actuales *Cyclopes* y *Tamandua* (fig. 7.1).



Fig.7.1 El oso hormiguero *Tamandua* desgarrando el sustrato (es decir, cavando en la corteza vegetal) en busca de alimento (izquierda) y escalando un soporte (derecha). Foto: cortesía de ARKive.org.

Podría establecerse un gradiente de habilidad cavadora, con *Eucholoeops* y *Prepotherium* como los géneros menos cavadores, mientras que *Hapalops* y los milodóntidos serían las formas más fosoriales y capaces de mayor fuerza en casi todos los movimientos. *Eucholoeops* y *Prepotherium* presentarían una postura menos flexionada a nivel del codo: en *Prepotherium* podría estar en relación a su mayor tamaño corporal.

Miembro posterior y cintura pélvica. El miembro posterior muestra un perfil más difícil de definir. Aunque el esquema general parece indicar capacidades trepadoras, estas habilidades no son coherentes con el patrón descrito para otros mamíferos, especialmente en lo atinente a la movilidad cruro-astragalar. Una alta movilidad de esta articulación es considerado un rasgo de importancia en formas arborícolas (Szalay y Sargis, 2001; Argot, 2002; Sargis, 2002b), por lo que la movilidad cruro-astragalar restringida al plano parasagital en los perezosos santacruceses sugiere en primera instancia capacidades trepadoras escasamente desarrolladas. Esto puede no ser así, como se verá después. El índice crural (CI, fig. 6.61) muestra valores más bien bajos en *Hapalops*, *Analcimorphus* y *Prepotherium*, es decir, tibias proporcionalmente más cortas que los fémures. *Analcimorphus* presenta el valor más bajo, mientras que *Hapalops* y *Prepotherium* muestran valores algo más elevados y muy similares entre sí. De acuerdo a trabajos en otros grupos de mamíferos (e.g. Elissamburu y Vizcaíno, 2004) estos valores indicarían desplazamiento en posturas flexionadas de las formas de tamaño pequeño, más que preferencia de sustrato, debido a que los cambios en la longitud y velocidad de la zancada están más relacionados con los movimientos de los

segmentos proximales del miembro. Al igual que se detalló para el BI, otros factores pueden estar jugando un rol importante, por ejemplo el acortamiento del zeugopodio en relación a la optimización de la fuerza muscular por sobre la velocidad. Por otra parte, la reducción de la longitud del zeugopodio, haciéndolo proporcionalmente más ancho, puede involucrar un incremento de los márgenes de resistencia mecánica del mismo en relación al tamaño corporal (véase más adelante discusión de los valores de TRI). Nótese que estas propiedades no indican en sí mismas mayor o menor preferencia por un sustrato en particular.

La articulación acetábulo-femoral poseía una amplia movilidad y evidenciaba una elevada transmisión de cargas mecánicas entre el miembro y la cintura. Además, en los perezosos santacruceses en general, la amplia y potente capacidad de abducción del fémur, indica buenas capacidades trepadoras, permitiendo la acomodación del miembro posterior de modo de oponer ambos pies sobre el soporte al moverse sobre sustratos arbóreos (véase White, 1993; Szalay y Sargis, 2001; Sargis, 2002b). Pujos *et al.* (2007) interpretan de forma similar la movilidad de la articulación acetábulo-femoral en el Megalonychidae Pleistoceno *Diabolotherium*. *Analcimorphus*, *Prepotherium* y *Eucholoeops* presentarían menores capacidades de abducción y por lo tanto menor habilidad trepadora, mientras que *Hapalops* y *Schismotherium* presentarían mayor capacidad de abducción y movilidad de la articulación acetábulo-femoral, indicando mayores capacidades de moverse sobre sustratos arbóreos. Estos resultados son, en cierta forma, coherentes con los de White (1993). Esta autora encuentra que *Hapalops longiceps*, la especie de mayor talla del género, junto con *Prepotherium*, poseen cuellos femorales con un ángulo similar al de *Tamandua*, mientras que *Eucholoeops*, *Hapalops indifferens* y *H. platycephalus* muestran ángulos menos acusados, más similares a *Cyclopes*, indicando mayor capacidad de abducción femoral. La gran capacidad de rotación lateral del fémur estaría relacionada con la acomodación del miembro durante la locomoción arborícola (Szalay y Sargis, 2001; Sargis, 2002; Argot, 2002; Candela y Picasso, 2008), circunstancia en la cual se produce la abducción de ambas rodillas. La rotación lateral del fémur también colaboraría con la aducción del zeugopodio y el pie contra el soporte, aunque también está relacionada con la rotación de la cadera durante el cambio de paso de un miembro a otro.

La aducción del fémur era muy fuerte, una función que tiene el rol biológico de colaborar en forzar el autopodio contra el sustrato, por ejemplo en el caso de escalar

soportes más delgados que el cuerpo del animal (Argot, 2002). No obstante, debe aclararse que, en el caso de posturas con los miembros ligeramente en abducción, la aducción del miembro también tendría importancia colaborando con el sostén del peso corporal durante la locomoción en el medio terrestre (de Toledo, 1998).

La extensión del fémur también era poderosa, aunque no rápida. Esta propiedad mecánica puede vincularse, sin invocar contextos ecológicos especiales, con el rol biológico de impulsar el cuerpo en la fase de potencia del paso, tanto en la locomoción terrestre como en los árboles, especialmente en formas de gran talla como muchos de los perezosos santacruceses (especialmente *Prepootherium*). Los valores del índice de longitud relativa del isquion (ISI, fig. 6.62) son elevados en *Eucholoeops* y *Hapalops* y similares a los de algunos animales terrestres como *Myrmecophaga*, *Priodontes*, e *Hystrix*. *Analcimorphus* presenta el valor más alto de todo el grupo muestral. Si se toma en cuenta el patrón descrito para otros grupos de mamíferos, debería concluirse que esta característica indica mayor afinidad con la locomoción en un sustrato terrestre (véase Candela y Picasso, 2008 y Sargis, 2002b), aunque existen excepciones que hacen dudar de una correlación unívoca con el tipo de sustrato.

La diáfisis femoral de los perezosos santacruceses estaba preparada para resistir fuertes exigencias mecánicas, como indica el índice de robustez del fémur (FRI, fig. 6.63). *Analcimorphus* posee el fémur más grácil entre los perezosos santacruceses, *Eucholoeops* y *Hapalops* presentan valores intermedios y *Prepootherium* presenta el fémur de diáfisis más ancha entre todos los taxones analizados. Este patrón refleja la presencia de un tercer trocánter muy desarrollado en todas las formas mencionadas. Elissamburu y Vizcaíno (2004) encontraron que el FRI no está correlacionado con una secuencia funcional cursorial-cavador ni con la masa corporal en los roedores *Caviomorpha*, sino con el alargamiento proporcional del fémur. Este podría ser también el caso para *Analcimorphus*, mientras que para *Prepootherium* podría estar en relación con su mayor tamaño corporal.

La articulación femoro-tibial era muy estable, estando preparada para posturas flexionadas usuales. La transmisión de cargas mecánicas se daría principalmente a través del cóndilo medial, especialmente en *Eucholoeops* y *Prepootherium*. Esta propiedad está en relación con la locomoción sobre sustratos arbóreos más que sobre terrestres (Sargis, 2002; Candela y Picasso, 2008), pero también está vinculada con la agilidad en el movimiento (Argot, 2002). Sin embargo, de Toledo (1998) relaciona

muchos de los rasgos de la epífisis distal del fémur y de la meseta tibial de los perezosos pleistocenos con una postura flexionada de la articulación femoro-tibial, en concurrencia con una postura abducida del fémur. Esto también se aplica a los perezosos santacruceses analizados aquí, como indican los valores obtenidos para el índice MCDI2 (fig. 6.66). Este índice es equivalente al índice *Distal Femur Shape* utilizado por White (1993), quién encontró valores bajos para *Hapalops longiceps* y *Peleciodon*, similarmente a *Cyclopes*, y valores más altos para *Prepothierium* y *Hapalops indifferens*, más cercanos a *Tamandua*. Otro índice vinculado a la estabilización de la articulación es el TPEI (fig. 6.67), que arroja valores más bien bajos en los perezosos santacruceses, especialmente *Prepothierium* y el Mylodontidae indet. MPM-PV 3406. *Hapalops* y *Eucholoeops* poseen valores algo más altos, sugiriendo posturas menos flexionadas y/o menor exigencia mecánica. Este patrón posiblemente refleje las diferencias en tamaño corporal y sólo de forma indirecta la preferencia por un sustrato en particular, aunque el contexto general de la articulación sugiere que estos dos últimos géneros eran formas arborícolas.

La diáfisis tibial robusta de los perezosos santacruceses, preparada para resistir fuertes demandas mecánicas, estaría en relación con el soporte del peso del cuerpo durante la locomoción -como evidenciaron en armadillos Vizcaíno y Milne (2002)- más que a la preferencia de sustrato (Elissamburu y Vizcaíno, 2004), como sugieren los valores obtenidos para el índice de robustez de la tibia TRI (fig. 6.64, véase la discusión precedente para HRI, URI y FRI).

La movilidad tibio-fibular era restringida o prácticamente nula, un rasgo que se vincula con fuertes demandas mecánicas sobre la articulación entre zeugopodio y autopodio. Esta restricción de la movilidad, que indirectamente sugiere una articulación tibio-astragalar limitada a la rotación parasagital, con poca o ninguna capacidad de abducción o aducción (inversión-eversión), no es coherente con las anteriores evidencias afines al contexto funcional de la locomoción en un medio arbóreo, al menos en comparación a otros grupos de mamíferos (Argot, 2001 y 2002).

En concomitancia con el punto anterior, la movilidad cruro-astragalar estaba restringida a flexión-extensión. La interpretación de esta propiedad funcional es problemática ya que tradicionalmente se asume que la asimetría de las trócleas astragales (especialmente marcada en los milodóntidos, en *Analcimorphus* y *Peleciodon*) refleja alta movilidad cruro-astragalar (véase Pujos *et al.*, 2007), un rasgo

considerado indicador de capacidades trepadoras (Argot, 2002; Candela y Picasso, 2008; Croft y Anderson, 2008). En su análisis comparativo del megatérido del Pleistoceno de Perú *Diabolotherium*, Pujos *et al.* (2007) interpretan que los rasgos del astrágalo indican una elevada movilidad a la articulación cruro-astragalar. Sin embargo, esta caracterización funcional se debe básicamente a la similitud con *Hapalops* (considerado como semiarbóricola en base al trabajo de White, 1993) y a las marcadas diferencias con los perezosos gigantes pleistocenos, indudablemente terrestres. La evidencia aportada por la articulación tibio-fibular distal y la articulación fibulo-astragalar es terminante para los perezosos santacruceses analizados aquí. La estabilización de la articulación cruro-astragalar está vinculada a la función de evitar desplazamientos del pie, restringiendo los movimientos de abducción-aducción durante la locomoción terrestre (véase Argot, 2002; Candela y Picasso, 2008). Por el contrario, una movilidad cruro-astragalar incrementada (al igual que la pronación-supinación), permitiría al autopodio el posicionamiento necesario para aferrarse a sustratos arbóreos. Este patrón, tal como se ha observado en otros grupos de mamíferos, no se aplicaría de forma estricta a los perezosos santacruceses. Al igual que con la articulación tibio-fibular distal, esta propiedad funcional del tobillo de los perezosos santacruceses parece contradecir la evidencia de capacidades trepadoras aportada por el resto del esqueleto apendicular. Por añadidura, la articulación astrágalo-calcaneal, muy estable y con movilidad sumamente restringida, también iría en detrimento de las evidencias de capacidades trepadoras, sugiriendo un contexto funcional más afín a la locomoción sobre sustratos terrestres.

La extensión poderosa del pie en todos los grupos de perezosos santacruceses, optimizando fuerza en detrimento de la velocidad, tendría importancia tanto en la locomoción en un medio arbóricola como terrestre, impulsando el cuerpo en la dirección de avance (véase Smith y Savage, 1956; Carrano, 1997). En el escalado de soportes verticales colabora además en sostener el peso del cuerpo. Esta propiedad funcional, aunque sin dudas vinculada con el tamaño corporal (*e.g.* perezosos pleistocenos, de Toledo, 1998), se sumaría a las evidencias de capacidades trepadoras para los perezosos santacruceses analizados aquí.

La elevada movilidad entre los elementos de la serie proximal del basipodio y la serie central, particularmente entre astrágalo y navicular, sería un rasgo novedoso, que podría estar indicando un contexto mecánico de elevada movilidad y fuerza muscular

para los dedos II y III del pie, coherente con el escalado de soportes (Argot, 2002; Candela y Picasso, 2008). En concomitancia, la poderosa flexión tarsal y digital, relacionada con la expansión del túber calcáneo y el desarrollo de las trócleas maleolares para los tendones de los músculos flexores, tendría una gran importancia mecánica durante el escalado de sustratos arbóreos, asociado al rol biológico de aferrarse al soporte.

En general, la morfología y configuración del pie de los perezosos santacruceses es conservadora cuando se la compara con la de los perezosos actuales. A diferencia de estos, no se verifica reducción del número de dígitos, ni fusión de elementos, ni evidencias de una configuración que permita al pie funcionar como una estructura similar a un gancho (Mendel, 1981). La estructura conservadora del astrágalo, muy similar a la de otros mamíferos, indica movimientos restringidos a plantar-flexión y dorsi-flexión.

La morfología del túber calcáneo, con su expansión medio-ventral (volar), podría indicar su funcionamiento en la constitución de un órgano prensil de agarre “en pinza”, en forma similar a la descrita para *Cyclopes* (Meldrum *et al.*, 1997). En este pequeño *Vermilingua* los dedos del pie se oponen con fuerza contra una almohadilla plantar muy desarrollada sustentada por una expansión volar del túber calcáneo y un osículo tibial accesorio. Si bien no hay evidencias de un osículo similar en los perezosos santacruceses, la morfología del navicular en general sugiere que éste podía rotar sobre la cabeza astragalar, haciendo rotar a los dedos I y II (capítulo 6, sección 6.3, fig. 6.44). Esta rotación de los dedos más internos del pie podía facilitar su acomodación para la oposición y flexión sobre una hipotética almohadilla plantar ubicada sobre la expansión medial del túber calcáneo. Evidencia adicional surge de la importancia mecánica de la musculatura flexora del pie, evidenciada por las trócleas para los tendones de estos músculos desarrolladas en el maléolo tibial.

La postura, tampoco sería muy diferente a la de otros mamíferos plantígrados, aunque exhiben algunos de los rasgos reconocidos por Hirschfeld (1985) y de Toledo (1998) en relación a la adquisición de una postura pedolateral: incremento en tamaño y robustez de los dedos externos, rotación dorso-lateral del arco del pie, extensión caudal del calcáneo. Algunos de estos rasgos pueden ser reconocidos igualmente en el ser humano (arco tarsal inclinado lateralmente, elongación del túber calcáneo) sin que hayan sido relacionados con una postura pedolateral.

Si se utiliza el grado de movilidad de la articulación cruro-astragalar como criterio de decisión principal o exclusivo, debería concluirse que los perezosos santacrucenses no eran formas arborícolas o, al menos, que no poseían habilidades trepadoras marcadas. Sin embargo, los demás rasgos parecen indicar fuertes capacidades trepadoras. De acuerdo a la evidencia global y considerando que los *Xenarthra* son formas que se apartan de los patrones esperables para otros mamíferos (Vizcaino *et al.*, 2008), es probable que esta combinación de potencialidades trepadoras con un tobillo con movilidad restringida sea un patrón de locomoción arborícola propio de los perezosos santacrucenses, diferente al de otros grupos de mamíferos.

Resumiendo, el miembro posterior de los perezosos santacrucenses, se caracteriza por una mezcla de propiedades funcionales. Muchas de ellas pueden relacionarse al contexto mecánico del trepado de soportes, especialmente aquellas que involucran capacidades elevadas de abducción y aducción a nivel de la articulación acetábulo-femoral, articulación estilo-zeugopodial preparada para una postura del miembro con la rodilla generalmente flexionada y extensión (plantar-flexión) del pie poderosa. Respecto a otras propiedades, como la articulación femoro-tibial preparada para rotación lateral de la tibia durante la flexión, resulta menos claro su rol biológico. La evidencia indica que el movimiento de la rodilla en una postura frecuentemente flexionada era un evento mecánicamente crítico, un contexto que parece ser afín con la locomoción en un medio arborícola. Finalmente, la configuración particular del pie, sugiriendo su función como órgano prensil (aunque mecánicamente distinto al de otros mamíferos arborícolas) también es compatible con la locomoción en un sustrato arbóreo.

Todas estas características en conjunto, más allá de ciertas diferencias entre los géneros, permiten proponer a los perezosos santacrucenses como formas arborícolas -en el caso de *Hapalops*, *Peleciodon*, *Analcimorphus* y *Eucholoeops*- y semiarborícolas (o al menos terrestres con buena capacidad de trepar) en el caso de *Prepothierium* y los milodóntidos *Analcitherium* y *Nematherium*.

7.2. Tamaño corporal

Las ecuaciones de estimación de tamaño corporal generadas por el procedimiento descrito en el Capítulo 5 presentan ventajas en comparación con las

ecuaciones utilizadas previamente (véase White, 1993 y 1997; Croft, 1999 y 2001). Serían más fiables por involucrar más de una variable y más de un elemento óseo postcranial y estar generadas por una muestra de mamíferos más amplia en diversidad taxonómica. Los mejores estimadores (con valores de PE% más bajos) resultaron ser el húmero y el fémur (tabla 6.5), mientras que aquellos con mayor distorsión son el radio y el calcáneo, por lo que no se recomienda utilizarlos para estimaciones de tamaño corporal.

Por otra parte, si bien metodológicamente no son tan robustas como ecuaciones que utilizan combinaciones de variables de todos los elementos de los miembros (de Esteban-Trivigno *et al.*, 2008), presentan la ventaja de no exigir ejemplares excepcionalmente preservados para ser aplicadas.

En lo referente al tamaño de los perezosos santacrucenses (tabla 6.7), las estimaciones de masa corporal obtenidas se disponen en un rango desde los 40 a los 80 kg para la mayoría de los géneros exceptuando el megatérico *Prepotherium* y los milodóntidos *Analcitherium* y *Nematherium*, que muestran valores superiores a los 80 kg, llegando inclusive a los 170 kg.

Dentro del género *Eucholoeops*, las estimaciones de masa corporal varían entre 60 y 70 kg. Los resultados difieren bastante de las estimaciones obtenidas por Croft (1999) utilizando regresiones con el ancho bicondilar del fémur (aproximadamente 40 kg para *Eucholoeops fronto*) y se aproximan a las realizadas por Bargo *et al.* (2009) alrededor de 80 kg, estimadas mediante ecuaciones alométricas del largo del húmero.

Entre los Megatherioidea basales, el género *Hapalops* muestra un promedio de alrededor de 45 kg, con valores que van desde los 30 kg hasta los 80 kg. El rango de tamaño obtenido es consistente con el calculado por Bargo *et al.* (2009; 40 a 80 kg otra vez con ecuaciones del largo del húmero), pero difieren bastante de los obtenidos previamente por otros autores. Así, la estimación obtenida en este trabajo para *H. longiceps* (~ 84 kg) es notablemente mayor a las presentadas por White (1997; 25 y 40 kg utilizando el ancho bicondilar del fémur) y bastante menor a las aportadas por Croft (2001, 156 kg, utilizando también el ancho bicondilar del fémur). Dado que el espécimen tipo de *H. longiceps* presenta varios elementos preservados, se considera que las estimaciones obtenidas en esta Tesis son más ajustadas y confiables al basarse en un mayor número de estimadores. Lo mismo sucede con *H. indifferens*, cuya estimación (56 kg) es bastante mayor que los 20,1 kg presentados por Croft (1999).

Uno de los géneros de Megatherioidea más gráciles es *Schismotherium*, cuya estimación arrojó un promedio de 37,8 kg (del cual no se conocen estimaciones publicadas previamente). Desafortunadamente, ninguna de las ecuaciones de estimación pudo aplicarse a *Pelecycodon*, debido a su incompleta preservación, por lo que debería aceptarse en primera instancia la estimación ofrecida por Croft (1999) de 18,8 kg.

Los perezosos de mayor masa corporal se encuentran entre los milodóntidos (*Analcitherium* y *Nematherium*, alrededor de 90 kg) y los megatéridos (*Prepothorium*, alrededor de 120 kg). Cabe destacar que no se han publicado estimaciones previas para este género.

En suma, la mayoría de los perezosos santacrucenses pueden ser considerados mamíferos de tamaño corporal grande, *i.e.* de más de 44 kg. de acuerdo a Martin y Steadman (1999; véase también Vizcaíno *et al.* 2010 y Vizcaíno *et al.* en prensa). Las formas de mayor tamaño, *i.e.* los Megatheriidae *s. stricto* y los Mylodontidae, son los clados que durante el Pleistoceno alcanzan formas de tamaño corporal gigante, *e.g.* más de una tonelada (Vizcaíno *et al.*, 2008).

7.2.1 Tamaño corporal y arborealidad

Los resultados obtenidos en conjunto por los análisis morfofuncionales, e integrando el tamaño corporal, permiten caracterizar a los perezosos santacrucenses como formas arborícolas (*Hapalops*, *Pelecycodon*, *Analcimorphus* y *Eucholoeops*) y semiarborícolas, o al menos terrestres facultativamente arborícolas (*Prepothorium* y los milodóntidos *Analcitherium* y *Nematherium*), de tamaño corporal moderadamente grande (entre 50 y 150 kg) -especialmente cuando se los compara con la generalidad de los mamíferos actuales arborícolas.

Estos resultados son consistentes con algunos de los obtenidos previamente por White (1993, 1997). *Eucholoeops*, *Pelecycodon* y *Analcimorphus* eran formas arborícolas ligeramente más ágiles y gráciles que los demás. Poco puede decirse de *Schismotherium*, excepto que era una forma de tamaño relativamente pequeño dentro de los perezosos santacrucenses (aprox. 44 kg) y posiblemente arborícola. Todos ellos eran formas de gran fuerza muscular y movimientos lentos y medidos. Probablemente todos los géneros eran al menos buenos cavadores facultativos, especialmente *Hapalops* y los milodóntidos. De acuerdo a Hildebrand (1988), el acceso a sustratos arbóreos ofrece

varias ventajas, como la obtención de fuentes alimentarias no disponibles a nivel del suelo, la posibilidad de encontrar sitios protegidos para las horas de inactividad, la disminución del riesgo de depredación (propio y de las crías) y la posibilidad de desplazarse con mayor eficiencia cuando el sustrato terrestre es complejo o accidentado. Sin embargo, la locomoción sobre sustratos arborícolas tiene sus propias dificultades, vinculadas a dos cuestiones mecánicas importantes: desplazarse por un sustrato discontinuo y tridimensional y evitar las caídas, tanto durante la locomoción como en los momentos de reposo.

El tamaño corporal impone tanto ventajas como restricciones en la mayoría de los aspectos de la biología de los organismos, influyendo en su metabolismo y en su comportamiento locomotor (Vizcaíno *et al.*, 2008). Entre las primeras, un tamaño corporal grande permite restringir o evitar el riesgo de depredación y hacer una utilización de los recursos energéticos más sostenida a largo plazo, un punto en el que los xenartros ya están especialmente preparados gracias a su bajo metabolismo basal (McNab, 1985 y 2000; Vizcaíno *et al.*, 2006). Entre las segundas, el tamaño corporal grande impone fuertes restricciones a otros aspectos biológicos (como la reproducción), a la preferencia de sustrato y el estilo locomotor. A la hora de evaluar hipótesis acerca de preferencia de sustrato y estilo locomotor en los perezosos santacrucenses debe considerarse que los mamíferos arborícolas actuales son casi siempre formas de pequeño tamaño (ver Tabla 7.1). A excepción de *Gorilla* (150 kg) y en algunos casos *Acynonix jubatus* y *Panthera Tigris* (50 y 200 kg, respectivamente), en la muestra de comparación utilizada no hay formas capaces de trepar de tamaño corporal tan elevado como muchos de los perezosos santacrucenses. Sin embargo, cabe aclarar que *Gorilla* es un género que pasa la mayor parte del tiempo en el suelo y que *Acynonix* y *Panthera tigris* trepan a los árboles ocasionalmente (Nowak, 1999). Dentro del grupo hermano de Folivora, los Vermilingua, existe una gradación de tamaño corporal correlacionada fuertemente con las preferencias de sustrato: el pequeño *Cyclopes* es estrictamente arborícola, *Tamandua* es un semiarborícola mediano y el oso hormiguero gigante *Myrmecophaga* es terrestre y solo trepa ocasionalmente (Taylor, 1978; Rodrigues *et al.*, 2008). Es decir, desde un punto de vista puramente comparativo se hace evidente que existe una fuerte restricción impuesta por el tamaño corporal grande a las capacidades de los animales de acceder a un sustrato arbóreo. *Prepothierium* y algunos milodóntidos, taxones que exceden los 80 kg, son casi demasiado grandes como para que las hipótesis

de arborealidad sean aceptables, independientemente de lo que sus capacidades funcionales parecen indicar a este respecto. Sin embargo, no se descarta que apelaran a conductas trepadoras ante la amenaza de depredadores.

| Taxón | Orden | Familia | promedio | preferencia de sustrato |
|---------------------------|----------------|-----------------|----------|-------------------------|
| <i>Choloepus</i> | Folivora | Megalonychidae | 6,25 | arborícola |
| <i>Bradypus</i> | Folivora | Bradypodidae | 4,23 | arborícola |
| <i>Tamandua</i> | Vermilingua | Myrmecophagidae | 4,50 | semiarborícola |
| <i>Myrmecophaga</i> | Vermilingua | Myrmecophagidae | 28,50 | terrestre |
| <i>Cyclopes</i> | Vermilingua | Cyclopidae | 0,28 | arborícola |
| <i>Priodontes</i> | Cingulata | Dasypodidae | 25,50 | terrestre |
| <i>Ailurus</i> | Carnivora | Ailuridae | 4,50 | arborícola |
| <i>Acynonyx</i> | Carnivora | Felidae | 46,50 | terrestre |
| <i>Panthera tigris</i> | Carnivora | Felidae | 190,77 | terrestre |
| <i>Gulo</i> | Carnivora | Mustelidae | 19,50 | terrestre |
| <i>Ailuropoda</i> | Carnivora | Ursidae | 117,50 | terrestre |
| <i>Arctictis</i> | Carnivora | Viverridae | 11,50 | arborícola |
| <i>Sarcophilus</i> | Dasyuromorphia | Dasyuridae | 7,12 | terrestre |
| <i>Thylacinus</i> | Dasyuromorphia | Thylacinidae | 22,50 | terrestre |
| <i>Phascolarctos</i> | Diprotodontia | Phascolarctidae | 10,22 | arborícola |
| <i>Vombatus</i> | Diprotodontia | Vombatidae | 25,00 | terrestre |
| <i>Manis gigantea</i> | Pholidota | Manidae | 33,00 | terrestre |
| <i>Manis pentadactyla</i> | Pholidota | Manidae | 17,75 | arborícola |
| <i>Papio</i> | Primates | Cercopithecidae | 25,60 | terrestre |
| <i>Gorilla</i> | Primates | Hominidae | 155,00 | semiarborícola |
| <i>Hylobates</i> | Primates | Hylobatidae | 10,50 | arborícola |
| <i>Lemur</i> | Primates | Lemuridae | 3,00 | arborícola |
| <i>Coendou</i> | Rodentia | Erethizontidae | 2,95 | arborícola |
| <i>Hystrix</i> | Rodentia | Histricidae | 20,00 | terrestre |
| <i>Marmota</i> | Rodentia | Sciuridae | 5,25 | terrestre |
| <i>Orycteropus</i> | Tubulidentata | Orycteropodidae | 60,00 | terrestre |

Tabla 7.1. Mamíferos actuales analizados en este estudio, masa corporal promedio (kg) y preferencia de sustrato.

Un factor importante implicado es la resistencia a una posible caída. Aunque no resultan claras las variables involucradas (véase Biewener, 1982), los animales más pequeños son menos vulnerables al daño producido por una caída que los animales más grandes, por lo que la mayoría de los animales más ágiles y acrobáticos en un medio arbóreo son de pequeño tamaño (Cartmill, 1985). El único primate de tamaño mayor a 44 kg que es estrictamente arborícola es el orangután (*Pongo pygmaeus*, 90 kg) y su estilo de locomoción es suspenderse de las ramas por sus largos miembros, un modo que se considera muy similar al de los perezosos actuales. El orangután está considerado también como un animal cercano al peso máximo que resulta operativo para alimentarse en un medio arbóreo (Cartmill, 1985). Entre los Carnivora, muchos Ursidae superan estos pesos y son buenos trepadores (e.g. el oso de anteojos *Tremarctos ornatus*, el oso

negro americano *Ursus americanus*, ambos con 120 kg en promedio, Nowak, 1999), pero en general estas formas son las de menor tamaño corporal dentro de la familia y no se consideran animales trepadores tan especializados como los primates.

Las limitaciones impuestas por la masa corporal a la locomoción en un sustrato arbóreo incluyen dos problemáticas. La primera está en relación con la resistencia máxima del soporte. El animal se ve limitado a desplazarse solamente sobre aquellas ramas que puedan soportarlo. Según Jensen y Chenoweth (1967), la flexión que un soporte cilíndrico puede resistir está en relación cúbica con su diámetro. El aumento del tamaño corporal trae aparejado entonces un aumento del diámetro mínimo del soporte, por lo que los mamíferos trepadores más pesados ven limitado su acceso a las ramas más finas. A este respecto, resulta claro que los perezosos santacruceses estaban forzados a evitar este tipo de soporte delgado, especialmente *Prepotherium* y los milodóntidos. El largo y capacidad de extensión de los miembros puede jugar aquí un factor compensatorio: los primates más pesados, que no pueden arriesgarse sobre ramas finas, utilizan sus largos miembros anteriores para alcanzar estas ramas durante la alimentación (Nowak, 1999). *Eucholoeops* y *Prepotherium* posiblemente fueran capaces de extender el zeugopodio casi completamente para alcanzar ramas alejadas, mientras que en *Hapalops* y los milodóntidos la extensión estaba bastante limitada, por lo que se asume que la extensión del miembro anterior no era una estrategia posible para estas últimas formas. Algunos animales arborícolas llegan a una solución de compromiso equilibrando dos factores: la resistencia elástica del soporte y el tiempo durante el cual ésta sostiene el peso del animal. En general éstos animales son formas que se desplazan rápidamente, minimizando el tiempo de contacto con el soporte. Este no parece ser el caso de los perezosos santacruceses: todas las evidencias morfológicas parecen indicar que eran animales de movimientos relativamente lentos que privilegiaban la fuerza muscular por encima de la velocidad, lo cual resulta razonable también dentro del contexto de los Pilosa como grupo. Una estrategia alternativa es distribuir el peso corporal entre varios soportes y acceder así a ramas más delgadas, para lo cual se necesitan miembros largos (fig. 7.2), como es el caso de los perezosos actuales (Mendel, 1979).



Fig. 7.2. El perezoso de tres dedos *Bradypus* utilizando el largo de sus miembros para desplazarse y alimentarse. Foto: cortesía de ARKive.org.

Sin embargo, no se registraron evidencias que permitan llegar a una conclusión respecto a los perezosos santacrucenses. En *Eucholoeops*, la combinación de un tamaño corporal no excesivamente grande (por debajo de 80 kg) con una buena capacidad de extensión del miembro anterior y una poderosa prensión de la mano quizás permitirían que el animal se aferrara a más de un soporte al mismo tiempo. En *Hapalops*, aunque de tamaño similar corporal, las limitaciones a la extensión del zeugopodio posiblemente impedían que el animal se aferrara a varios soportes a excepción que estuvieran muy cercanos entre sí. De todos modos, la mano de los perezosos santacrucenses en general no exhibe ningún rasgo que permita proponer dedos oponibles como en algunos grupos de mamíferos arborícolas (*e.g.* algunos Primates, varios Metatheria, Hildebrand, 1988; Oxnard, 1984, Argot, 2001) ni la morfología “en gancho” presente en los perezosos actuales (Mendel, 1981). No obstante, las falanges ungueales podían flexionarse con gran fuerza sobre la palma de la mano, ayudando al animal a aferrarse a soportes delgados, como lo hace *Tamandua* (Taylor, 1978). Una problemática adicional está vinculada al cambio de soporte: la transferencia del peso de un soporte a otro es un momento mecánicamente problemático. Existen varias soluciones posibles: algunos animales saltan, planean o vuelan entre soportes, mientras que otros se aferran con sus miembros al soporte nuevo para efectuar la transferencia del peso corporal (“bridging” *sensu* Hildebrand, 1988). La resistencia del soporte al peso del animal es un factor crítico: la ruptura o colapso del soporte en el momento de la transferencia del peso

acarrearía la caída del animal. Los perezosos actuales no saltan, por lo que confían en estrategias de “bridging” para alcanzar nuevos soportes (Mendel, 1979; Hildebrand, 1988) y tampoco se han citado comportamientos saltadores entre los osos hormigueros. Por su pequeño tamaño, *Cyclopes* puede aventurarse sobre ramas terminales finas en busca de nuevos soportes. *Tamandua* está algo más limitado a este respecto, aunque su tamaño corporal no lo inhabilita en absoluto para desplazarse por una variedad de soportes (Taylor, 1978). Ambos perezosos actuales confían en el largo de sus miembros para acceder a nuevos soportes (Hildebrand, 1988). Sin embargo, ninguna de estas dos estrategias es aplicable en los perezosos santacrucenses. Todos los géneros son animales al menos un orden de magnitud más pesados que el más pesado de los *Xenarthra* arborícolas actuales y las capacidades de extensión de los miembros y las proporciones de los mismos no favorecen hipótesis de desplazamiento mediante “reaching and bridging” (Hildebrand, 1988) similares a las de los perezosos actuales. Posiblemente los perezosos santacrucenses de tamaño menor se desplazaran entre las ramas más gruesas, mientras que los de tamaño mayor tuvieran que descender al suelo para cambiar de soporte.

El segundo problema está relacionado con la dificultad de mantener el cuerpo por encima del soporte: dado que el centro de masa corporal se dispone por encima del soporte, existe un torque o momento rotacional alrededor del soporte (fig. 7.3) que impulsa al animal a adoptar una posición de equilibrio dinámico, en la que el centro de masas se dispone por debajo del soporte. Este momento rotacional depende de dos factores: el peso corporal y la distancia al soporte, la cual depende a su vez de la longitud y postura de los miembros. Existen cuatro estrategias principales para enfrentar esta problemática (Cartmill, 1985). La primera, adoptada por los perezosos actuales, es directamente desplazarse suspendido por debajo del soporte (fig. 7.4). Una segunda posibilidad implica generar un momento rotacional que contrarreste el ejercido por el peso corporal: este torque estaría producido por la aplicación activa de fuerza muscular generada por las extremidades, más específicamente por los autopodios prensiles. Las últimas dos estrategias implican modificar una o ambas de las variables que inciden en el momento rotacional: disminuir la distancia al soporte (disminuyendo la longitud de las extremidades y/o flexionando las mismas) y/o disminuir el tamaño corporal.

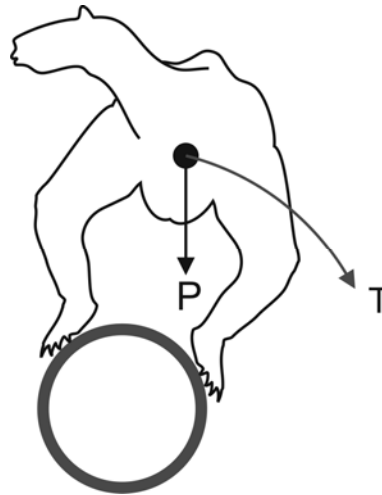


Fig. 7.3. Momento rotacional o torque (T) producido por el peso (P) de un animal arborícola en torno del soporte.

Los perezosos santacrucenses no muestran rasgos que sustenten hipótesis de aplicación de estas dos estrategias. No hay prácticamente ninguna evidencia que permita sugerir un hábito suspendido en los perezosos santacrucenses, ni tampoco la existencia de hallux y/o pollex capaces de oposición contra la superficie palmar o plantar. Una estrategia alternativa parece posible: la existencia de una almohadilla plantar muy desarrollada ubicada en la cara medial de la tuberosidad del calcáneo, contra la cual podrían oponerse los dedos del pie para formar un órgano “en pinza”, de forma similar a *Cyclopes* (Meldrum *et al.*, 1997; ver Capítulo 6, sección 6.3 y figura 6.44). Ciertamente la disminución del tamaño corporal no parece ser una estrategia disponible tampoco. La única estrategia que parece haber estado al alcance de la morfología apendicular de los perezosos santacrucenses es la disminución de la distancia al soporte por medio de una postura con los miembros flexionados. Las evidencias aportadas por la anatomía del miembro posterior, especialmente de la rodilla, son fuertes en este sentido, como se discutió en las páginas precedentes.



Fig. 7.4. Solución del momento rotacional en *Bradypus*. Foto: cortesía de ARKive.org.

Por último, las fuerzas de fricción juegan un rol importante durante la locomoción arborícola. Dado que la fuerza de fricción depende del coeficiente de fricción estática de las superficies en contacto y del componente de la fuerza peso orthogonal a éstas (Hildebrand, 1988; Cartmill, 1985), a medida que la inclinación del soporte aumenta, el componente de la fuerza peso orthogonal a la superficie de contacto disminuye (fig. 7.5). Esto implica que, tanto durante la locomoción como en el reposo, además de aplicar fuerzas destinadas a mantener el cuerpo elevado del sustrato, es necesario siempre maximizar el componente orthogonal a la superficie.

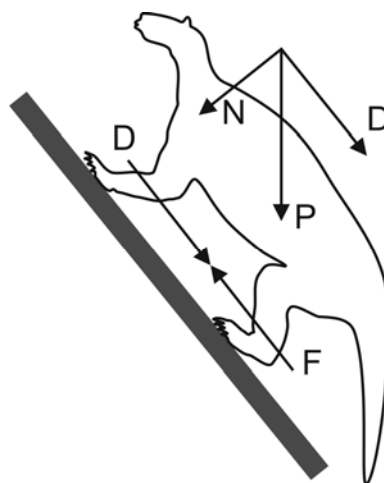


Fig. 7.5. Componentes de la fuerza peso (P) en un sustrato inclinado. N corresponde al componente normal a la superficie de contacto y D al componente paralelo a la misma. F es la fuerza de fricción que se opone al deslizamiento siguiendo el componente D .

Una estrategia posible es elevar el coeficiente de fricción mediante la generación de superficies adhesivas o rugosas como en muchos otros tetrápodos trepadores como algunos anfibios y lacertilios (Hildebrand, 1988; Cartmill, 1985). Otra estrategia para aumentar este componente y evitar el deslizamiento sería aplicar una fuerza adicional (de origen muscular) perpendicular al soporte, lo cual puede lograrse tanto con miembros prensiles como oponiendo los autopodios contralaterales a ambos lados del soporte; y/o utilizar las garras para generar nuevas superficies de contacto perpendiculares a la superficie general del soporte y nuevas fuerzas con componentes ortogonales (Fig. 7.6).

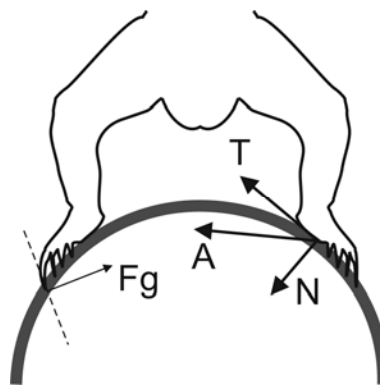


Fig. 7.6. Problemáticas del agarre a un soporte. La resultante A de la fuerza de aducción aplicada por el miembro es aproximadamente tangencial a la superficie del soporte, lo cual disminuye su eficacia en el agarre. Las garras generan una nueva superficie de contacto (línea punteada) donde las fuerzas resultantes aplicadas (Fg) son ortogonales a la nueva superficie. N y T corresponden a los componentes normal y tangencial de la fuerza de aducción, respectivamente.

Es por eso que muchos mamíferos arborícolas poseen garras más recurvadas que sus parientes terrestres (véase Hildebrand, 1988; Cartmill, 1985). Sin embargo, los mamíferos cavadores también poseen garras recurvadas, por lo que en el caso de los *Vermilingua* y de los perezosos santacrucenses su utilidad como indicador de preferencia de sustrato es discutible. De cualquier modo, tanto las garras recurvadas como la gran potencia flexora de los dedos y del autopodio deben haber jugado un papel importantísimo al momento de aumentar el agarre al soporte, como en los osos hormigueros actuales (fig. 7.1).

El marcado rango de abducción a nivel de la articulación de hombro y cadera, combinadas con un aducción poderosa de los segmentos distales de los miembros, permiten afirmar que la oposición con gran fuerza de manos y pies a ambos lados del

soporte era una estrategia locomotora y posicional muy desarrollada en los perezosos santacrucenses.

Resumiendo, los perezosos santacrucenses habrían sido formas arborícolas, pero bastante limitadas en sus estrategias locomotoras por su gran tamaño corporal. En todos los casos se trataba de animales de movimientos lentos y cautelosos durante el escalado de soportes, que se desplazaban con los miembros flexionados y que confiaban en la combinación del agarre mediante garras recurvadas y una poderosa fuerza muscular para asegurar su posición sobre el soporte. Los géneros de menor tamaño como *Analcimorphus*, *Schismotherium*, *Peleciodon*, *Eucholoeops* y las especies menores de *Hapalops* posiblemente manifestaban un comportamiento trepador más usual que *Prepootherium* y los milodóntidos *Analcitherium* y *Nematherium*. Estas últimas formas posiblemente acudían a sustratos arbóreos para actividades particulares, por ej. en busca de refugio o escapando de la depredación. En el sustrato terrestre serían en conjunto formas caminadoras cuadrúpedas y plantígradas generalizadas, pudiendo ser considerados mamíferos “ambulatorios” *sensu* Polly (2007, ver Capítulo 3).

Para finalizar, una caracterización ecológica integradora de los perezosos santacrucenses, de acuerdo al protocolo básico definido por Vizcaíno *et al.* (2008), debe incluir tres atributos biológicos esenciales: tamaño corporal, preferencia y uso de sustrato y dieta, integrando de este modo la información más relevante para interpretar la biología de mamíferos extintos (Bargo, 2003). Como se explicó en las páginas precedentes, la arborealidad permite el acceso a fuentes alimentarias no disponibles o sujetas a mucha demanda a nivel del suelo. En relación a la dieta, Bargo *et al.* (2009) analizaron en detalle la morfología dentaria y los componentes mecánicos de los movimientos masticatorios de *Eucholoeops* y los compararon con otros perezosos megaterioideos santacrucenses. *Eucholoeops*, con movimientos masticatorios predominantemente ortales (verticales) y una morfología dentaria más especializada para cortar y desgarrar, era una forma mayormente folívora. Esta caracterización se extiende también a otros megaterioideos como *Hapalops*, *Peleciodon* y *Prepootherium*, que comparten el mismo patrón de morfología dentaria. Por su parte, los milodóntidos *Nematherium* y *Analcitherium* presentaban un patrón similar al de los milodóntidos más modernos del Pleistoceno, como *Scelidotherium* (Bargo y Vizcaíno, 2008; Bargo *et al.*, enviado), con una componente principalmente lateral en sus movimientos masticatorios

y dientes con una morfología oclusal más adecuada para triturar o moler. Esto indicaría una alimentación más variada, incluyendo, además de hojas, ítems fibrosos y turgentes como frutas o tubérculos. Estos hábitos alimentarios, sumados a los resultados obtenidos en esta Tesis, sugieren que al menos *Eucholoeops* y *Hapalops* empleaban gran parte de su tiempo sobre sustratos arbóreos, posiblemente alimentándose de hojas. Los milodóntidos eran formas más grandes y mucho más terrestres, sólo facultativamente arborícolas, que quizás utilizaran sus mayores capacidades cavadoras para obtener su alimento en el suelo. Por último, *Prepotherium*, una forma también folívora y la de mayor tamaño entre los perezosos santacrucenses, sería un animal mayormente terrestre y posiblemente sólo un cavador ocasional. Esta caracterización ecológica sugiere que los perezosos santacrucenses en conjunto eran habitantes de zonas forestadas, o al menos con la presencia de plantas de porte arbóreo que ofrecieran soportes con el diámetro necesario para permitir su uso como sustrato.

7.3. CONSIDERACIONES PALEOSINECOLÓGICAS

La abundancia, diversidad taxonómica y calidad de preservación de los mamíferos de la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano tardío) permiten desarrollar un protocolo básico de estudios paleobiológicos, fundado en esqueletos bastante completos y articulados. Estos estudios, sumados a un marco bioestratigráfico adecuado ya existente (Tauber 1997a), ofrecen una oportunidad única para reconstruir la paleoecología de una comunidad de mamíferos anterior al Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA) en la parte austral de América del Sur (Vizcaíno *et al.*, 2010). Tauber (1997a y b) desarrolló un marco estratigráfico y bioestratigráfico para algunas localidades costeras de la provincia de Santa Cruz en las que aflora esta formación y ofreció algunas hipótesis paleoambientales sobre estas localidades. Posteriormente, el único estudio paleoambiental y paleoecológico referido de esta fauna fue publicado por Croft (2001). Este autor utilizó cenogramas para inferir las condiciones paleoambientales para algunos de los ensambles más conocidos de mamíferos fósiles del Cenozoico de América del Sur. Croft (2001) incluyó dos faunas santacrucenses descritas por Tauber (1997a) para el miembro inferior de la Formación Santa Cruz: la biozona de *Protypotherium attenuatum* (inferior) y la biozona de *Protypotherium australe* (superior) encontrando, contrariamente a lo propuesto por Tauber, que eran

muy similares en su composición faunística y sugiriendo que no presentaban características ambientales muy diferentes. Como se mencionó en el Capítulo 1, la comunidad de mamíferos santacrucenses incluye algunas formas arborícolas y otras formas supuestamente adaptadas a la sabana, por lo que se interpretaba como un hábitat de mezcla (*e.g.* Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1990). Los resultados obtenidos por Croft (2001) sugieren que el área era más húmeda y menos abierta que lo indicado por Tauber (1997b, 1999) quien propuso un cambio a climas más secos y ambientes menos arbolados en la zona *P. australe*. Adicionalmente, Croft remarca la "naturaleza empobrecida del paleogremio carnívoro en América del Sur" antes del GIBA (Croft, 2001: 283).

Vizcaíno *et al.* (2010) utilizaron una aproximación basada en el análisis del tamaño corporal, la dieta y el metabolismo basal para generar una reconstrucción preliminar de la estructura de la comunidad de mamíferos santacrucenses y evaluar la hipotética depauperación del paleogremio de carnívoros. A partir de una intensa tarea de campo con control estratigráfico preciso estos autores elaboraron una base de datos de casi 400 especímenes de dos localidades, Campo Barranca (CB) y Puesto Estancia La Costa (PLC), clasificados taxonómicamente y biológicamente en base a dieta y masa corporal estimada. Se calcularon varios parámetros de interés ecológico, como densidad poblacional, biomasa en pie, tasa metabólica y productividad primaria y secundaria. Los resultados apoyan la hipótesis de un desequilibrio en ambas comunidades ya que la productividad secundaria del ecosistema supera en varias veces los requerimientos energéticos de los carnívoros. Sin embargo, como señalan Prevosti y Vizcaíno (2006) en su análisis sobre paleogremios de carnívoros del Plioceno, múltiples factores pueden estar afectando la densidad de estos animales a escala local: el clima, densidad poblacional y disponibilidad de presas, presencia de competidores (*e.g.* aves Phorusrhacidae), epidemias y diversidad genética, entre otros.

En los últimos años se generó un interesante cuerpo de estudios sobre la flora y el clima miocenos (Palazzesi y Barreda, 2007; Barreda y Palazzesi, 2007), culminando en una contribución específica para la Formación Santa Cruz en el volumen "Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation" (Brea *et al.*, enviado). Los estudios paleopalinológicos y paleobotánicos de secuencias miocenas de Patagonia de Palazzesi y Barreda (2007) y Barreda y Palazzesi (2007) señalaron el incremento de taxones xerofíticos y megatermales (*e.g.* elementos

arbustivos, palmeras) durante el Mioceno temprano, indicando una importancia progresiva de los elementos herbáceos y arbustivos. Las evidencias aportadas recientemente por Brea *et al.* (enviado) indican que la flora de la Formación Santa Cruz estaba formada por elementos herbáceos (como gramíneas) y elementos arbóreos, formando un ambiente heterogéneo integrado por bosques templados semiáridos y bosques templado-cálidos húmedos. Estos resultados sugieren climas secos, templado a templado-cálidos, aunque la presencia de áreas de vegetación densa indica al menos condiciones localizadas de mayor humedad. Posiblemente la fisonomía de la cubierta vegetal cambiara a lo largo y ancho de la planicie fluvial, con áreas abiertas separando bosques mixtos y selvas densas. Floras similares en composición y características anatómicas se encuentran actualmente en el centro de Chile, sureste de Australia y en Nueva Zelanda (Brea *et al.*, enviado). Esta caracterización ambiental es diferente a la propuesta en las hipótesis (Capítulo 3), ya que la vegetación sería menos xeromórfica y propia de zonas más húmedas.

Esta caracterización fisonómica es compatible con las hipótesis de arborealidad y semiarborealidad propuestas en esta Tesis para los perezosos santacrucenses. En relación con la preferencia de sustrato, los perezosos santacrucenses se pueden clasificar en 2 grupos funcionales:

- 1- Formas arborícolas y semiarborícolas de entre 40 y 80 kg (*Hapalops*, *Eucholoeops*, *Peleciodon*, *Analcimorphus* y *Schismotherium*).
- 2- Formas terrestres, facultativamente semiarborícolas, de entre 70 y 200 kg (*Prepothierium*, *Analcitherium* y *Nematherium*).

Esta primera categorización funcional permite encuadrar al primer grupo dentro de la diversidad de mamíferos arborícolas santacrucenses que incluye al oso hormiguero *Protamandua* (Myrmecophagidae), el primate *Homunculus* (Ceboidea), el puercoespín *Steiromys* (Rodentia, Eretizontidae) y varios géneros de marsupiales Sparassodonta carnívoros. Es interesante notar que los perezosos serían los mamíferos arborícolas de mayor tamaño corporal, dominando completamente el segmento entre 40 y 80 kg. Únicamente el marsupial *Prothylacinus* (37 kg) se acerca en masa corporal a los más pequeños *Hapalops*.

Como señalan Vizcaíno *et al.* (en prensa), la fauna de mamíferos herbívoros de la Formación Santa Cruz está dominada por taxones menores a los 500 kg, con sólo una forma cerca de la tonelada (*Astrapotherium*, Cassini, 2011). Estas formas herbívoras,

incluyendo a los perezosos, comprenden una diversidad de gliptodontes, notoungulados, litopternos y roedores (Vizcaíno *et al.*, 2010). Si incorporamos el hábito trófico, los perezosos santacrucenses se pueden dividir en tres grupos trófico-funcionales de formas herbívoras:

En referencia al primer grupo trófico-funcional, como formas herbívoras arborícolas y semiarborícolas los perezosos compartirían el uso del recurso trófico únicamente con el puercoespín *Steiromys*, roedor semiarborícola de entre 10 y 15 kg (Candela y Picasso, 2008; Candela *et al.* enviado), es decir, la mitad del peso del menor de los perezosos y cuya dieta inferida se compondría de hojas de coníferas, semillas y corteza. Posiblemente este animal se alimentaba en las ramas más finas, por lo que se puede proponer que no competiría con los perezosos del primer grupo, folívoros y trepadores restringidos a ramas más gruesas.

Es interesante discutir además la diversidad interna de este grupo funcional particular: al menos tres géneros (*Eucholoeops*, *Hapalops* y *Analcimorphus*) se registran en la misma localidad (PLC) y niveles fosilíferos, indicando que fueron probablemente coetáneos y planteando interrogantes acerca de la posible competencia por el recurso trófico. Algunas diferencias funcionales entre los géneros podrían indicar estilos locomotores levemente diferentes y acceso a diferentes niveles de la cubierta vegetal: *Hapalops* era una forma más fornida y de postura de los miembros más flexionada, que posiblemente se aventurara por soportes verticales o muy inclinados, mientras que *Analcimorphus* y *Eucholoeops* eran formas más estilizadas con miembros más extendidos, más semiarborícolas.

Los géneros de los otros dos grupos trófico-funcionales (2 y 3) compartirían las preferencias dietarias con una diversidad bastante más acentuada de mamíferos terrestres herbívoros, desde armadillos de pocos kg de peso (*Peltephilus*, 11 kg y *Proeutatus*, 15 kg, gliptodontes de alrededor de 80 a 100 kg (Vizcaíno *et al.* 2006, Vizcaíno *et al.*, 2011a y b; Vizcaíno *et al.*, enviado) hasta litopternos de más de 130 kg (*Theosodon*, Cassini, 2011). Si bien no puede descartarse que ninguno de los perezosos se aventurara en áreas abiertas, no parece probable que fuera un comportamiento usual. En la utilización de los recursos tróficos es probable que los milodóntidos compitieran hasta cierto punto con los litopternos más grandes de hábitat cerrado, *Diadiaphorus* y *Theosodon* (Cassini, 2011) y con los gliptodontes *Propalaeohoplophorus* y *Cochlops*, herbívoros de alimentación selectiva en ambientes moderadamente abiertos (Vizcaíno *et*

al. 2011b; Vizcaíno *et al.* enviado). Sin embargo, sus habilidades cavadoras posiblemente les permitieron a los milodóntidos el acceso a recursos alimenticios no disputados por otras formas herbívoras de similar tamaño, como los gliptodontes por ejemplo. Respecto al tercer grupo, el folívoro terrestre de gran tamaño *Prepothorium* posiblemente utilizaba el miembro anterior para acceder las hojas de ramas bajas, sin necesidad de compartir recursos tróficos con los gliptodontes, aunque quizás compitió fuertemente con los litopternos antes mencionados. En el caso de aventurarse en áreas abiertas, debería compartir el recurso con notoungulados de entre 100 kg (*Adinotherium*) y 630 kg (*Nesodon*) y un homalodotérico de más de 400 kg (Cassini, 2011).

En referencia a la utilización de los perezosos santacrucenses como recurso alimenticio por parte de los animales carnívoros coetáneos, es probable que sus principales depredadores hayan sido los marsupiales Sparassodonta de mayor tamaño, como *Prothylacynus*, una forma semiarbóricola de alrededor de 32 kg y *Borhyaena* y *Arctodictis*, formas terrestres de 36 y 50 kg, respectivamente (Prevosti *et al.*, enviado). Sin embargo, teniendo en cuenta la enorme fuerza muscular de estos perezosos y el gran desarrollo de sus garras recurvadas, es plausible que hayan sido presas difíciles de abatir o inclusive que su caza haya implicado para el depredador riesgos de sufrir heridas graves ya que pudieron haber desarrollado conductas defensivas como las registradas en los osos hormigueros actuales (Taylor, 1978; Nowak, 1999). A este respecto, es más probable que los marsupiales carnívoros de mayor tamaño cazaran esporádicamente adultos de los perezosos de menor tamaño, como *Peleciodon* y *Schismotherium* y quizás también individuos juveniles, seniles o debilitados de los demás perezosos de mayor tamaño, mientras que algunas formas de marsupiales arborícolas hayan cazado y consumido individuos juveniles.

Por último, entre las formas carnívoras santacrucenses se destacan las aves Phorusrhacidae, con un género (*Phorusrhacos*) de más de 150 kg y 2,5 m de estatura (Degrange *et al.*, enviado). Esta forma era un depredador ágil y fuerte que pudo haber cazado y consumido ocasionalmente perezosos santacrucenses, valiéndose de su estatura y su velocidad para eludir conductas defensivas.

Finalmente, es necesario remarcar que no existe actualmente ninguna comunidad de mamíferos que incluya un gremio arborícola con una diversidad tan elevada de formas de tamaño corporal grande. Si bien actualmente en África existen primates

arborícolas y semiarborícolas de tamaño comparable, en general no cohabitan (Nowak, 1999). En otras regiones existen osos y felinos con excelentes capacidades trepadoras y de gran tamaño, pero tampoco con una diversidad comparable. Adicionalmente y como ha sido señalado por Vizcaíno *et al.* (2010), las comunidades de mamíferos de la Formación Santa Cruz incluyen una diversidad de formas de metabolismo basal bajo (xenartros, marsupiales y posiblemente astrapoterios y notoungulados), lo cual hace dificultosa la comparación, desde un enfoque actualista, con la mayoría de las comunidades de mamíferos actuales. La única comunidad actual constituida en su mayoría (e históricamente) por mamíferos de metabolismo basal bajo es la fauna de marsupiales australianos y la única que puede proponerse como un análogo con fines comparativos (Vizcaíno *et al.*, 2010). Los marsupiales arborícolas de Australia incluyen una gran diversidad de formas en un amplio rango de tamaño corporal, desde animales de tamaño minúsculo como los *possums* (frugívoros y nectarívoros) hasta formas alrededor de 10 kg. (Nowak, 1999), como el canguro arborícola *Dendrolagus* (frugívoro y folívoro, Smith y Ganzhorn, 1996) y el koala *Phascolarctos cinereus* (folívoro, Smith y Garzhorn, 1996). El koala, particularmente, es un animal robusto que presenta semejanzas superficiales en las proporciones de sus elementos del esqueleto apendicular con los perezosos santacrucenses y se desplaza por el sustrato arbóreo exhibiendo estrategias de locomoción similares a las explicadas en la sección anterior para los perezosos santacrucenses (*e.g.* utilización de garras para incrementar el agarre, disposición de manos y pies a ambos lados del soporte durante el trepado, movimientos relativamente lentos; véase Smith y Garzhorn, 1996; Nowak, 1999; Toon y Toon, 2004).

7.4. CONSIDERACIONES EVOLUTIVAS

Aunque no es el objetivo primario de esta Tesis realizar inferencias evolutivas, se comentará la importancia de algunos rasgos particulares del esqueleto apendicular de los perezosos santacrucenses.

Con respecto al tamaño corporal, las dos familias de mayor tamaño son aquellas que a su vez estarán representadas a finales del Pleistoceno por una diversidad de formas gigantes: Megatheriidae y Mylodontidae.

La morfología conservadora de la mano y el pie sugiere que la estructura reducida del autopodio de los perezosos actuales sería una convergencia relacionada al hábito suspendido. Más aún, la reducción en el número de dedos de la mano y del pie se produciría de manera independiente en todos los clados de Folivora, aunque posiblemente en relación a presiones ambientales diferentes. La ausencia de otras evidencias de un hábito suspendido en los perezosos santacrucenses otorga sustento adicional a la hipótesis de desarrollo convergente de este hábito locomotor entre ambos perezosos actuales (Nyakatura, 2010).

Con respecto a la morfología del olecranon y las capacidades funcionales relativas a la extensión del antebrazo, puede concluirse que el patrón descrito previamente por Fariña y Blanco (1996) para *Megatherium* y por Bargo *et al.* (2000) para los milodóntidos pleistocenos ya estaba presente en las formas santacrucenses, presentando los primeros una optimización de la fuerza en detrimento de la velocidad, mientras que *Prepootherium* presentaba un patrón opuesto, prefigurando el de los megatéridos pleistocenos.

La potencia muscular general, combinada con la presencia de garras recurvadas, pudo permitir conductas defensivas similares a las observadas en los osos hormigueros actuales (Nowak, 1999). En este sentido, la ventaja mecánica en extensión del antebrazo en el megatérido *Prepootherium* habría posibilitado movimientos defensivos del brazo y la mano, similarmente a los propuestos para *Megatherium americanum* (Fariña y Blanco, 1996; Tito y De Iuliis, 2003). Sin embargo, en esta Tesis no se han encontrado evidencias de posturas bípedas para ningún género, por lo que, de haber ocurrido, estos movimientos defensivos debieron efectuarse con el animal sentado sobre sus cuartos traseros, como en los osos hormigueros (Taylor, 1978).

Bargo *et al.* (2000) analizaron las proporciones de los miembros y la resistencia a las cargas de flexión en los milodóntidos pleistocenos *Scelidotherium*, *Glossotherium* y *Lestodon* con el objetivo de inferir estilos locomotores, concluyendo que el miembro anterior de estas formas, donde se verifica una optimización de la fuerza o potencia muscular por sobre la velocidad, estaba bien diseñada para cavar. Inclusive estas formas han sido propuestas como constructoras de algunas de las galerías subterráneas de mayor tamaño que se registran en el Pleistoceno pampeano (véase Vizcaíno *et al.*, 2001). Los milodóntidos santacrucenses *Analcitherium* y *Nematherium* presentan consistentemente las mayores capacidades cavadoras entre los perezosos

santacrucenses, indicando una larga historia evolutiva de la capacidad cavadora del clado hasta el Pleistoceno

Con respecto a las propiedades funcionales de la rodilla, la transmisión de cargas mecánicas se daba principalmente a través del cóndilo medial, especialmente en *Eucholoeops* y *Preprotherium*, como fue descrito por de Toledo (1998 y trabajos citados allí) para los perezosos Pleistocenos. De Toledo (1998) discute la aplicabilidad de los patrones observados en primates a los perezosos (White, 1993), indicando que en el caso de los perezosos Pleistocenos el tamaño corporal jugaría un papel importante en la morfología y función de la rodilla. Según este autor, estas formas adoptaban posturas flexionadas durante una locomoción bípeda.

Por último, la estructura conservadora del astrágalo, muy similar al de otros mamíferos, indica movimientos restringidos a plantar-flexión y dorsi-flexión, un rasgo reconocido por de Toledo (1998) para los Megalonychidae pleistocenos de las Antillas (*Megalocnus* y *Acratocnus*) y de América del Norte (*Megalonyx*). Al parecer, este grupo conservaría hasta el Pleistoceno la estructura básica del pie presente en las formas santacrucenses, aunque el túber calcáneo no muestra una expansión medio-lateral tan marcada. En los Megatheriidae y Mylodontidae, en cambio, el pie experimentaría una progresiva pedolateralización y una modificación concomitante de la morfología de las trócleas astragalares (McDonald y De Iuliis, 2008). En particular los milodóntidos ya presentarían desde el Oligoceno formas que prefiguran la aparición de una faceta astragalar odontoide (*Octodontotherium*, Gaudin, 2004). De Toledo (1998) describe un desarrollo e importancia de los músculos flexores del pie en los perezosos pleistocenos similar al inferido aquí para los perezosos santacrucenses, pero lo relaciona con la postura pedolateral del pie y el uso ocasional para cavar. Sin embargo, aquí no puede dejarse de lado su importancia mecánica en el escalado de sustratos arbóreos.

CAPÍTULO 8

CONCLUSIONES

CAPÍTULO 8. CONCLUSIONES

El objetivo de esta Tesis, tal como fue definido en el Capítulo 1, fue realizar un estudio morfofuncional orientado a la detección de diferencias morfológicas que permitieran generar hipótesis sobre la preferencia y uso del sustrato, características posturales y de locomoción de los perezosos santacruceses, y de su inserción en el contexto paleoecológico de las faunas de la Formación Santa Cruz. Con este fin se procedió a contrastar las siguientes hipótesis de trabajo, tal como fueran explicitadas en el capítulo 3, sección 3.5:

1. La mayoría de los perezosos santacruceses serían semiarborícolas, siendo las formas pequeñas más trepadoras y las mayores más terrestres, independientemente del origen filogenético.

Esta primera hipótesis fue corroborada con dificultades, encontrándose que las formas con menor tamaño corporal (Megalonychidae y Megatherioidea basales) evidenciaban ligeras ventajas funcionales, en relación al desplazamiento sobre sustratos arbóreos, con respecto a las formas de mayor tamaño corporal (Megatheriidae y Mylodontidae). No obstante, considerando las propiedades funcionales de los miembros independientemente del tamaño corporal, pocas diferencias separan a los géneros de mayor tamaño corporal de los de menor tamaño: estas propiedades están vinculadas mayormente al rango de movilidad de las articulaciones entre cintura y estilopodio (hombro y cadera) y a la capacidad de extensión del antebrazo. El género que consistentemente evidencia mayores restricciones a las habilidades trepadoras es *Prepotherium*, justamente la forma de mayor tamaño corporal.

2. La estructura apendicular de los perezosos santacruceses y sus características funcionales sería más parecida a la de los osos hormigueros que a la de los perezosos actuales.

Esta segunda hipótesis y sus predicciones fueron ampliamente corroboradas. La morfología y capacidades funcionales de los perezosos santacruceses en general son más similares a las de los osos hormigueros de mayor tamaño corporal (*Tamandua* y *Myrmecophaga*) que a las de los perezosos actuales. Con respecto a la musculatura, la reconstrucción indica un patrón mamaliano conservador y generalizado, ciertamente más afín

a la condición vista en los osos hormigueros que a la de los perezosos actuales. Por otra parte, los perezosos santacrucenses muestran características propias que los diferencian de cualquier *Pilosa* viviente, especialmente en la morfología y función del tarso. Más allá de estos aspectos, la caracterización ecológica predicha fue corroborada por completo: los perezosos santacrucenses fueron formas arborícolas a semiarborícolas, plantígradas y cuadrúpedas y al menos facultativamente cavadoras.

3. La diversidad de perezosos santacrucenses, sumada a la presencia de osos hormigueros, roedores y primates indicaría presencia de ambientes arbolados comparables a los de determinadas zonas de la región chaqueña (Vizcaíno et al., 2006) y una fuerte competencia por el uso del sustrato con una acabada partición del nicho arborícola.

En lo referente a esta última hipótesis y sus predicciones, la presencia de un fuerte gremio de mamíferos arborícolas de gran tamaño, representado casi exclusivamente por los perezosos santacrucenses, es coherente con las evidencias de ambientes fuertemente arbolados aportadas por otras disciplinas. Cabe destacar que el ambiente sería diferente al hipotetizado, por lo que esta parte de la hipótesis no fue corroborada. Si bien la coetaneidad sugiere cierta competencia entre los diferentes géneros de perezosos santacrucenses, deben realizarse estudios más detallados de las asociaciones de mamíferos arborícolas de la Formación Santa Cruz.

Las conclusiones más relevantes de este trabajo son:

- La morfología del esqueleto apendicular de los perezosos santacrucenses es marcadamente diferente a la de los perezosos actuales. Las proporciones de los elementos óseos de los miembros y el grado de desarrollo de accidentes para origen e inserción de músculos y ligamentos son más similares a los de los osos hormigueros y a las de otros mamíferos actuales capaces de cavar.
- La musculatura del aparato locomotor de los perezosos santacrucenses estaba muy desarrollada, lo que les permitía ejercer gran fuerza muscular durante la aducción de los miembros, en la extensión y flexión del antebrazo y pantorrilla, en la flexión y prensión de la mano y en la extensión y prensión del pie.

- El esqueleto apendicular estaba preparado para una amplia abducción en la articulación de la cadera y hombro y posturas flexionadas de codo y rodilla. La capacidad de supinación era limitada y el tobillo estaba restringido a la flexión-extensión. Quizás existió cierta capacidad de inversión de los dedos internos del pie, posiblemente para aumentar la capacidad prensora del pie. Existen sutiles diferencias entre los géneros.
- El análisis de estos rasgos funcionales indica que entre los perezosos santacrucenses había formas arborícolas (*Hapalops*, *Eucholoeops*, *Pelecycodon*, *Schismotherium* y *Analcimorphus*), semiarborícolas (*Analcitherium* y *Nematherium*) y terrestres facultativamente arborícolas (*Prepotherium*).
- Otros rasgos funcionales indican que los perezosos santacrucenses eran formas cavadoras o al menos con buenas capacidades de cavar, especialmente los milodóntidos (*Analcitherium* y *Nematherium*) y *Hapalops* entre los megaterioideos
- Los perezosos santacrucenses eran mamíferos de tamaño corporal grande en comparación con los perezosos actuales (*Bradypus* y *Choloepus*, menores de 10 kg), con masas corporales entre 40 y 80 kg (*Hapalops*, *Eucholoeops*, *Pelecycodon*, *Schismotherium* y *Analcimorphus*) y de entre 80 y 150 hasta casi 200 kg (*Analcitherium*, *Nematherium* y *Prepotherium*).
- La integración de estas evidencias permiten proponer a *Hapalops*, *Eucholoeops*, *Pelecycodon*, *Schismotherium* y *Analcimorphus* como un gremio de mamíferos folívoros y arborícolas que no competirían por los recursos con otros mamíferos santacrucenses herbívoros arborícolas. *Analcitherium* y *Nematherium* serían semiarborícolas de ambiente cerrado, consumidores de hojas pero también de tubérculos, frutos o raíces gracias a sus capacidades cavadoras. Por último, *Prepotherium*, el más terrestre y folívoro, probablemente compitió con litopternos de ambiente cerrado y gran tamaño.
- Con respecto a sus posibles depredadores, el tamaño corporal, fuerza muscular y grandes garras hicieron a los perezosos santacrucenses presas difíciles de abatir. Solamente las aves fororracoideas y marsupiales carnívoros de mayor tamaño quizás consumieron adultos de los perezosos de menor tamaño, aunque individuos juveniles o debilitados seguramente eran presas comunes.

- Los estudios anatómicos cualitativos y detallados resultan esenciales para la comprensión y evaluación de rasgos de interés funcional y para, finalmente, formular hipótesis paleobiológicas consistentes. Esta aproximación permite gran detalle en el análisis con una relativa sencillez metodológica. Estas ventajas no siempre son equiparadas por métodos cuantitativos, como los aplicados en este estudio. No obstante, los análisis ecomorfológicos exploratorios resultan de suma utilidad. Los índices biomecánicos y funcionales también permiten la comparación cuantitativa y rápida de rasgos de interés funcional, con una metodología sencilla.

CAPÍTULO 9

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO 9. BIBLIOGRAFÍA

- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo La Plata. *Boletín del Museo La Plata* 1: 1-26.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 1-1027
- Ameghino, F. 1891. Observaciones críticas sobre los mamíferos eocenos de la Patagonia austral. *Revista Argentina de Historia Natural*, 1: 328-382
- Ameghino, F. 1893. Nouvelles découvertes paléontologiques dans la Patagonie australe. *Revue Scientifique* 51, 731 pp.
- Ameghino, F. 1894. Énumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia de Ciencias de Córdoba* 13: 259-452.
- Argot, C. 2001. Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the Didelphidae, and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 247: 51-79.
- Argot, C. 2002. Functional-adaptive anatomy of the hindlimb of the Didelphidae, and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 253: 76-108.
- Asher, R.J. y Helgen, K.M. 2010. Nomenclature and placental mammal phylogeny. *BMC Evolutionary Biology* 10:102.
- Bargo, M.S. 2003. Biomechanics and palaeobiology of the Xenarthra: the state of the art. *Senckenbergiana biologica* 83: 53-61.
- Bargo, M.S. y Vizcaíno, S.F. 2008. Paleobiology of Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana* 45: 175-196.
- Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F. y Kay, R.F. 2009. Predominance of orthal masticatory movements in the early Miocene *Eucholaeops* (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada, Megalonychidae) and other megatherioid sloths. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 870-880.

- Bargo, M.S., Toledo, N. y Vizcaíno, S.F. Enviado. Paleobiology of the Santacrucian sloths and anteaters (*Xenarthra*, *Pilosa*). En: Vizcaíno, S.F., Kay, R.F. y Bargo, M.S. (Eds.) *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press.
- Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F., Archuby, F.M. y Blanco, R.E. 2000. Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene) mylodontid ground sloths (Mammalia, *Xenarthra*). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 601-610.
- Barreda, V. y Palazzesi, L. 2007. Patagonian vegetation turnovers during the Paleogene-Early Neogene: Origin of arid-adapted floras. *The Botanical Review*: 73: 31-50.
- Biewener, A.A. 1982. Bone strength in small mammals and bipedal birds: do safety factors change with body size? *Journal Experimental Biology* 98: 289-301.
- Blomberg, S.P., Garland, T.J. y Ives, A.R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57(4): 717-745.
- Bock, W.J. y Von Wahlert. G. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19: 269-299.
- Bown, T.M. y Fleagle, J.G. 1993. Systematics, biostratigraphy, and dental evolution of the Palaeothentidae, later Oligocene to early-middle Miocene (Deseadan-Santacrucian) caenolestoid marsupials of South America. *Journal of Paleontology* 67: 1-76.
- Brea, M., Zucol. A. y Iglesias, A. Enviado. Fossil plants studies from late Early Miocene of the Santa Cruz Formation: paleoecology and paleoclimatology at the passive margin of Patagonia, Argentina. En: Vizcaíno, S.F., Kay, R.F. y Bargo, M.S. (Eds.) *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press.
- Brinkman, P. 2003. Bartholomew James Sullivan's discovery of fossil vertebrates in the Tertiary beds of Patagonia. *Archives of Natural History* 30: 56-74.
- Candela, A.M. y Picasso, M.B.J. 2008. Functional anatomy of the limbs of Erethizontidae (Rodentia, Caviomorpha): indicators of locomotor behaviour in Miocene porcupines. *Journal of Morphology* 269: 552-593.
- Candela, A.M., Rasia, L.L. y Pérez, M.E. Enviado. Paleobiology of Santacrucian Caviomorph rodents: a morpho-functional approach. En: Vizcaíno, S.F., Kay, R.F. y Bargo, M.S. (Eds.) *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-*

- latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press.
- Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. 2004. The oldest Megalonychidae (Xenarthra: Tardigrada); phylogenetic relationships and an emended diagnosis of the family. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 233:423-443.
- Carrano, M.T. 1997. Morphological indicators of foot posture in mammals: a statistical and biomechanical analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 121: 77-104.
- Cartmill, M. 1985. Climbing. En: Hildebrand, M., Bramble, D.M., Liem, K.F., Wake, D.B. (Eds.) *Functional Vertebrate Morphology*. Chicago, University of Chicago Press. Pp. 73-88.
- Cassini, G.H. 2011. *Paleobiología de ungulados de la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano-medio), Patagonia, Argentina. Una aproximación morfométrica y morfofuncional al estudio del aparato masticatorio*. Tesis Doctoral Inédita, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina, 320 págs.
- Chiarello, A.G. 2008. Sloth ecology: an overview of field studies. En: Vizcaíno, S.F., Loughry, W.J. (Eds.) *The biology of the Xenarthra*, University Press of Florida, Gainesville. Pp. 269-280.
- Croft, D.A. 1999. Placentals: endemic South American ungulates. En: Singer, R. (ed.), *The encyclopedia of paleontology*, Fitzroy-Dearborn Publishers, Chicago. Pp. 890-906.
- Croft, D.A. 2000. *Archaeohyracidae (Mammalia: Notoungulata) from the Tinguiririca Fauna, central Chile, and the evolution and paleoecology of South American mammalian herbivores*. PhD Dissertation, University of Chicago, USA.
- Croft, D.A. 2001. Cenozoic environmental change in South America as indicated by mammalian body size distributions (cenograms). *Diversity and Distributions* 7: 271-287.
- Croft, D.A. y Anderson, L.C. 2008. Locomotion in the extinct notoungulate *Protyotherium*. *Paleontologia Electronica* 11: 1-20.
- Damuth, J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature* 290:699-700.
- Damuth, J. 1987. Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy use. *Biological Journal of the Linnean Society* 31:193-246

- Damuth, J. 1991. Of size and abundance. *Nature* 351: 268–269.
- De Esteban-Trivigno, S., Mendoza, M. y De Renzi, M. 2008. Body mass estimation in Xenarthra: A predictive equation suitable for all quadrupedal terrestrial placentals? *Journal of Morphology* 269: 1276-1293.
- De Iuliis, G. 1994. Relationships of the Megatheriinae, Nothrotheriinae, and Planopsinae: some skeletal characteristics and their importance for phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 577-591.
- De Iuliis, G. 2003. Toward a morphofunctional understanding of the humerus of Megatheriinae: the identity and homology of some diaphyseal humeral features (Mammalia, Xenarthra, Megatheriidae). En: Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F., y Storch, G. (Eds). *Morphological Studies in Fossil and Extant Xenarthra. Senckenbergiana biologica* 83: 69-78.
- De Iuliis, G. y Pujos, F. 2006. On the systematics of *Hapalops* (Xenarthra: Megatherioidea). *Journal of Vertebrate Paleontology* 26(3): 55A.
- [De Iuliis, G.](#) y [Pulera, D.](#) 2010. *The Dissection of Vertebrates: A Laboratory Manual*. Academic Press, 2da ed. 352 págs.
- De Iuliis, G. 2006. On the taxonomic status of *Megatherium sundti* Philippi, 1893 (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae). *Ameghiniana* 43 (1): 161-169.
- De Toledo, P.M. 1998. *Locomotor patterns within Pleistocene sloths*. Unpublished Ph.D Dissertation., University of Colorado, Boulder.
- Degrange, F., Noriega, J.I. y Areta, J.I. Enviado. Diversity and Paleobiology of the Santacrucian birds. En: Vizcaíno, S.F., Kay, R.F. y Bargo, M.S. (Eds.) *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press.
- Del Río, C.J. 2004. Tertiary marine molluscan assemblages of eastern Patagonia (Argentina): a biostratigraphic analysis. *Journal of Paleontology* 78:1097-1122.
- Delsuc, F., Scally, M., Madsen, O., Stanhope, M.J., de Jong, W.W., Catzeflis, F.M., Springer, M.S. y Douzery, E.J.P. 2002. Molecular phylogeny of living xenarthrans and the impact of character and taxon sampling on the placental tree rooting. *Molecular Biology and Evolution* 19: 1656-1671.
- Duan, N. 1983. Smearing Estimate: A nonparametric retransformation method. *Journal of the American Statistical Association* 78 (383): 605-610.

- Elissamburu, A. y Vizcaíno, S.F. 2004. Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Zoology* 262: 145-159.
- Engelmann, G. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. En: Montgomery, G.G. (Ed.), *The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC: 51-64.
- Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F. y Bargo, M.S. 1998. Body size estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical* 5(2): 87-108.
- Fariña, R.A. y Blanco, R.E. 1996. *Megatherium*, the stabber. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 263:1725–1729
- Fariña, R.A. 1996. Trophic relationships among Lujanian mammals. *Evolutionary Theory* 11: 125-134.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Nature* 125: 1-15.
- Ferguson, R.L. 1986. River loads underestimated by rating curves. *Water Resources Research* 22(1): 74-76.
- Fleagle, J.G., Bown, T.M., Swisher III, C.C. y Buckley, G.A. 1995. Age of the Pinturas and Santa Cruz formations. *VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Trelew*, Actas: 129-135.
- Flower W.H. 1885. An introduction to the osteology of the mammalia (1885). Macmillan London (Londres). 382 pp.
- Gaudin, T. y McDonald, H.G. 2008. Morphology-based investigations of the phylogenetic relationships among extant and fossil xenarthrans. En: Vizcaíno, S.F. y Loughry, W.J. (Eds.), *The Biology of the Xenarthra*, University Press of Florida, Florida, pp. 24-36.
- Gaudin, T.J. 1995. The ear region of edentates and the phylogeny of the Tardigrada (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 672-705.
- Gaudin, T.J. 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 255-305.
- Gray, H. 1918. *Anatomy of the Human Body*. Philadelphia: Lea & Febiger; Bartebyly, 2000.
- Hildebrand, M. 1988. *Analysis of vertebrate structure*. 3ra ed. Wiley and Sons. 701 pp.

- Hildebrand, M. 1989. *The quadrupedal gaits of vertebrates*. *Bioscience* 39(11):766-776
- Hirschfeld, S.E. 1985. Ground sloths from the Friasian La Venta fauna, with additions to the the Pre-Friasian Coyaima fauna of Colombia, South America. *University of California Publications in Geological Sciences* 128: 1-91.
- Hoffstetter, R. 1982. Les édentés xenarthres, un groupe singulier de la faune neotropical (origines, affinités, radiation adaptative, migrations et extinctions). En: Montanaro Gallitelli, E. (ed.), *Proceedings of the First International Meeting on "Paleontology, Essential of Historical Geology"*, Modena, pp. 385-443
- Humphry, G.M. 1869-1870. The myology of the limbs of the unau, the ai, the two-toed ant-eater and the pangolin. *Journal of Anatomy and Physiology* 4: 17-78.
- Jenkins, F.A.J. 1973. The functional anatomy and evolution of the mammalian humero-ulnar articulation. *American Journal of Anatomy* 137: 281-298.
- Jenkins, F.A.J. y Camazine, S.M. 1977. Hip structure and locomotion in ambulatory and cursorial carnivores. *Journal of Zoology London* 181: 351-370.
- Jensen, A. y Chenoweth, H.H. 1967. *Statics and strength of materials*. McGraw-Hill (New York). 2da Ed. 168 pp.
- Jouffroy, F.K. 1971. Musculature des membres. En: Grassé, P.P. (Ed.), *Traité de Zoologie*, Tome XVI, 3ème Fasc, Masson, Paris, pp. 1-476.
- Kay, R.F., Vizcaino, S.F., Bargo, M.S., Perry, J.M.G, Prevosti, F. y Fernicola, J.C. 2008. Two new fossil vertebrate localities in the Santa Cruz Formation (late Early Miocene, Argentina), ~ 51 degrees South latitude. *Journal of South American Earth Sciences* 25: 187-195.
- Krapovickas, J.M., Tauber, A.A. y Rodriguez, P.E. 2008. Nuevo registro de *Protyotherium australe* Ameghino, 1887: implicancias bioestratigráficas en la Formación Santa Cruz. *Actas XVII Congreso Geológico Argentino* III:1020-1021.
- Lessertisseur, J. y Saban, R. 1971. Squelette appendiculaire. En: Grassé, P.P. (Ed.), *Traité de Zoologie*, Tome XVI, Fasc. 3: 709 - 1078.
- Macalister, A. 1869. On the myology of *Bradypus tridactylus*; with remarks on the general anatomy of the Edentata. *Annals and Magazine of Natural History* 4: 51-67.
- Macalister, A. 1875. Report on the anatomy of insectivorous edentates. *Transactions of the Royal Irish Academy* 15: 491-510.

- Malumián, N. 1999. La sedimentación y el volcanismo Terciarios en La Patagonia extraandina. En: Caminos, R. (Ed.), *Geología Argentina*. Buenos Aires: Instituto de Geología y Recursos Minerales, pp. 557-612.
- Mariotti, V., Facchini, F. y Belcastro, M.G. 2007. The Study of Entheses: Proposal of a Standardised Scoring Method for Twenty-Three Entheses of the Postcranial Skeleton. *Collegium Antropologicum* 31(1): 291-313.
- Marshall, L.G. 1975. The Handel T. Martin Paleontological expedition to Patagonia in 1903. *Ameghiniana* 12 (1): 109-111.
- Marshall, L.G. 1976. Fossil localities for Santacrucian (early Miocene) mammals, Santa Cruz Province, southern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 50:1129-1142.
- Martin, P.S. y Steadman, D.W. 1999. Prehistoric extinctions on islands and continents. En: MacPhee, R.D.E. (Ed.) *Extinctions in near time: Causes, contexts and consequences*. Kluwer/Plenum, New York. Pp. 17-56.
- McDonald, H.G. 2003. Xenarthran skeletal anatomy: primitive or derived? (Mammalia, Xenarthra). *Seckenbergiana biologica* 83: 5-17.
- McDonald, H.G. y De Iuliis, G. 2008. Fossil history of sloths. En: Vizcaíno, S.F. y Loughry, W.J. (Eds.), *The Biology of the Xenarthra*, University Press of Florida, Florida, pp. 24-36.
- McDonald, H.G. y Muizon, C. de 2002. The cranial anatomy of *Thalassocnus* (Xenarthra, Mammalia), a derived nothrothere from the Neogene of the Pisco Formation (Perú). *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 349-65.
- McDonald, H.G., Vizcaíno, S.F. y Bargo, M.S. 2008. Skeletal anatomy and the fossil history of the Vermilingua. En: Vizcaíno, S.F. y Loughry, W.J. (Eds.), *The Biology of the Xenarthra*, University Press of Florida, Florida, pp. 64-78.
- McEvoy, J.S. 1982. Comparative myology of the pectoral and pelvic appendages of the North American porcupine (*Erethizon dorsatum*) and the prehensile-tailed porcupine (*Coendou prehensilis*). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 173 (4): 338-421.
- McKenna, M.C. y Bell, S.K. 1997. *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press, New York, 640 pp.
- McNab, R.B. 1985. Energetics, population biology, and distribution of xenarthrans, living and extinct. En: Montgomery, G.G. (Ed.), *The evolution and ecology of*

- armadillos, sloths and vermilinguas*. Smithsonian Institution Press, Washington DC., pp. 219-232.
- McNab, R.B. 2000. *Wildlife management plan. Uaxactún Integrated Forestry Concession*. Wildlife Conservation Society, Flore, Petén, Guatemala.
- Meldrum, D.J., Dagosto, M. y White, J. 1997. Hindlimb suspension and hind foot reversal in *Varecia variegata* and other arboreal mammals. *American Journal of Physical Anthropology* 103:85-102.
- Mendel, F.C. 1979. The wrist joint of two-toed sloths: its relevance to brachiating adaptations in the Hominoidea. *Journal of Morphology* 162: 413-424.
- Mendel, F.C. 1981a. The hand of two-toed sloths: its anatomy and potential uses relative to size of support. *Journal of Morphology* 169(1): 1-19.
- Mendel, F.C. 1981b. The foot of two-toed sloths: its anatomy and potential uses relative to size of support. *Journal of Morphology* 170(3): 357-372.
- Mendoza, M., Janis, C.M. y Palmqvist, P. 2006. Estimating the body mass of extinct ungulates: a study on the use of multiple regression. *Journal of Zoology* 270: 90-101.
- Milne, N., Vizcaíno, S.F, Fernicola, J.C. 2009. A 3D geometric morphometric analysis of digging ability in the extant and fossil cingulate humerus. *Journal of Zoology, London* 278: 48-56.
- Monteiro, L.R. y Abe, A.S. 1999. Functional and historical determinants of shape in the scapula of xenarthran mammals: the evolution of a complex morphological structure. *Journal of Morphology* 241: 251-263.
- Nowak, R.M. 1999. *Walker's Mammals of the World*, Sixth Ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Nyakatura, J.A., Petrovitch, A. y Fischer, M.S. 2010. Limb kinematics of the two-toed sloth (*Choloepus didactylus*, Xenarthra) and its implications for the evolution of the sloth locomotor apparatus. *Zoology* 113: 221-234.
- Ollier, S., Couteron, P., y Chessell, D. 2006. Orthonormal transform to decompose the variance of a life-history trait across a phylogenetic tree. *Biometrics* 62 (2): 471-477.
- Owen, R. 1842. Description of the skeleton of an extinct gigantic sloth, *Myiodon robustus* Owen, with observations on the osteology, natural affinities, and

- probable habits of the megatherioid quadrupeds in general. R. y J. Taylor, London, 176 pp.
- Oxnard, C. 1963. Locomotor adaptations in the primate forelimb. *Symposium of the Zoological Society of London* 10: 165-82.
- Oxnard, C. 1984. *The Order of Man*. Hong Kong University Press, 366 pp.
- Pagel, M.D. 1991. Constructing "everyanimal." En: Damuth, J. y MacFadden, B. (Eds) *Review of body size in mammalian paleobiology*. Cambridge University Press. *Nature* 351: 532-533.
- Palazzesi, L. y Barreda, V. 2007. Major vegetation trends in the Tertiary of Patagonia (Argentina): A qualitative paleoclimatic approach based on palynological evidence. *Flora* 202: 328-337.
- Pascual, R. y Ortiz-Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23-60.
- Perea, D. 1992. Aproximación a la sistemática filogenética de Mylodontidae (Xenarthra). *Boletín Sociedad Zoología Uruguay* 7: 33-34.
- Pérez, L.M., Toledo, N., De Iuliis, G., Bargo, M.S. y Vizcaíno, S.F. 2010. Morphology and function of the hyoid apparatus of fossil xenarthrans (mammalia). *Journal of Morphology* 271(9): 1119-1133.
- Plotnick, R.E. y Baumiller, T.K. 2000. Invention by evolution: functional analysis in paleobiology. En: Erwin, D.H. y Wing, S.L. (Eds.), *Deep Time. Paleobiology's perspective*. Supplement to *Paleobiology* 26: 305-321.
- Polly, P.D. 2007. Limbs in mammalian evolution. En: Hall, B.K.(ed.). *Fins into Limbs: Evolution, Development, and Transformation*. University of Chicago Press: Chicago Pp. 245-268.
- Prevosti, F.J. y Vizcaíno, S.F. 2006. Paleoecology of the large carnivore guild from the Late Pleistocene of Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 51:407-422.
- Prevosti, F.J., Forasiepi, A.M., Ercoli, M.D. y Turazzini, G.F. Enviado. Paleoecology of the mammalian carnivores (Metatheria, Sparassodonta) of the Santa Cruz Formation (late Early Miocene). En: Vizcaíno, S.F., Kay, R.F. y Bargo, M.S. (Eds.) *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press.

- Pujos, F. 2006. *Megatherium celendinense* sp. nov. from the Pleistocene of the Peruvian Andes and the phylogenetic relationships of megatheriines. *Paleontology* 49: 285-306.
- Pujos, F., De Iuliis, G., Argot, C. y Werdelin, L. 2007. A peculiar climbing Megalonychidae from the Pleistocene of Peru and its implication for sloth history. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149: 179-235.
- R Development Core Team 2011. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>
- Radinsky, L.B. 1987. *The evolution of vertebrate design*. University of Chicago Press, Chicago.
- Reig, O.A. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae* (Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata) 11:1-162.
- Roberts, D. 1974. Structure and function in the primate scapula. En: Jenkins, F.A. (ed.) *Primate locomotion*. New York, Academic Press. Pp. 171-200.
- Rodrigues, F.H.G., Medri, I.M., de Miranda, G.H.B., Camilo-Alves, C. y Mourao, G. 2008. Anteater behavior and ecology. En: Vizcaíno, S.F. y Loughry, W.J. (Eds.), *The Biology of the Xenarthra*, University Press of Florida, Gainesville. Pp. 257-268.
- Sargis, E.J. 2002a. Functional morphology of the forelimbs of tupaiids (Mammalia, Scandentia) and its phylogenetic implications. *Journal of Morphology* 253: 10-42.
- Sargis, E.J. 2002b. Functional morphology of the hindlimbs of tupaiids (Mammalia, Scandentia) and its phylogenetic implications. *Journal of Morphology* 254: 149-185.
- Scott, W.B. 1903-04. Mammalia of the Santa Cruz beds. I. Edentata. En: Scott, W.B. (Ed.) *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896-1899*, Princeton University Press, Princeton. Pp. 1-364.
- Simpson, G.G. 1980. *Splendid isolation: the curious history of South American mammals*. Yale University Press, New Haven.
- Simpson, G.G. 1984. *Discoverers of the lost world: an account of some of those who brought back to life South American mammals long buried in the abyss of time*. Yale University Press, New Haven.

- Sinclair, W. J. 1909. Mammalia of the Santa Cruz beds. (E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung y E. Nägele, eds.). Princeton University, Stuttgart.
- Smith, A.P. y Ganzhorn, J.U. 1996. Convergence in community structure and dietary adaptation in Australian possums and gliders and Malagasy lemurs. *Australian Journal of Ecology* 21: 31-46.
- Smith, M.J. y Savage, R.J.G. 1956. Some locomotory adaptations in mammals. *Journal of the Linnean Society (Zoology)* 42: 603-622.
- Snowdon, P. 1991. A ratio estimator for bias correction in logarithmic regressions. *Canadian Journal of Forest Research* 21 (5): 720-724
- Szalay, F.S. y Sargis, E.J. 2001. Model-based analysis of postcranial osteology of marsupials from the Palaeocene of Itaboraí (Brazil) and the phylogenetics and biogeography of Metatheria. *Geodiversitas* 23:139-302.
- Tauber, A.A. 1991. *Homunculus patagonicus* Ameghino, 1891 (Primates, Ceboidea). Mioceno temprano, de la costa atlántica austral, Provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, Miscelánea* 82: 1-32.
- Tauber, A.A. 1994. *Estratigrafía y vertebrados fósiles de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior) en la costa atlántica entre las rías del Coyle y Río Gallegos, Provincia de Santa Cruz, República Argentina*. Tesis Doctoral Inédita, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, República Argentina, 565 pp.
- Tauber, A.A. 1997a. Bioestratigrafía de la formación Santa Cruz (Mioceno inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana* 34(4): 413-426.
- Tauber, A.A. 1997b. Paleoecología de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana* 34(4): 517-529.
- Tauber, A.A. 1999. Los vertebrados de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior-medio) en el extremo sureste de la Patagonia y su significado paleoecológico. *Revista Española de Paleontología* 14(2): 173-182.
- Tauber, A.A., Kay, R.F. y Luna, C. 2004. Killik Aike Norte, una localidad clásica de la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano-medio), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 41(4): 63-64R.
- Taylor, M. E., 1974. The functional anatomy of the forelimb of some African Viverridae (Carnivora). *Journal of Morphology* 143: 307-336.

- Taylor, B.K. 1978. The anatomy of the forelimb in the anteater (*Tamandua*) and its functional implications. *Journal of Morphology* 157: 347-368.
- Taylor, B.K. 1985. Functional anatomy of the forelimb in vermilinguas (anteaters). En: Montgomery, G.G. (Ed.), *The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas*. Smithsonian Inst. Press, Washington and London. Pp 151-171.
- Taylor, C.R. y Weibel, E.R. 1981. Design of the mammalian respiratory system. I. Problem and strategy. *Respiratory Physiology & Neurobiology* 44: 1-10.
- Tito, G. y De Iuliis, G. 2003. Morphofunctional aspects and palaeobiology of the manus in the giant sloth *Eremotherium* Spillmann, 1948 (Mammalia, Xenarthra, Megatheriidae). *Seckenbergiana Biologica* 83 (1): 69-78.
- Toon, S. y Toon, A. 2004. Koalas (Phascolarctidae). En: Grzimek Animals Life Encyclopedia, Thomson Gale Group.
- Vizcaíno, S.F., Fernicola, J.C. y Bargo, M.S. Enviado. Paleobiology of Santacrucian glyptodonts and armadillos (Xenarthra, Cingulata). En: Vizcaíno, S.F., Kay, R.F. y Bargo, M.S. (Eds.) *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press.
- Vizcaíno, S.F. 2009. The teeth of the “toothless”: novelties and key innovations in the evolution of xenarthrans (Mammalia, Xenarthra). *Paleobiology* 35(3): 343-366.
- Vizcaíno, S.F. y De Iuliis, G. 2003. Evidence for advanced carnivory in fossil armadillos. *Paleobiology* 29: 123-138.
- Vizcaíno, S.F. y Loughry, W.J. 2008. Xenarthran biology, past present and future. En: Vizcaíno, S.F. y Loughry, W..J (Eds), *The biology of the Xenarthra*, University Press of Florida, Gainesville. Pp. 1-7.
- Vizcaíno, S.F. y Milne, N. 2002. Structure and function in armadillo limbs (Mammalia, Xenarthra: Dasypodidae). *Journal of Zoology, London* 257: 117-127.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S. y Fariña, R.A. 2008. Form, function, and paleobiology in xenarthrans. En: Vizcaíno, S.F. y Loughry, W..J (Eds), *The biology of the Xenarthra*, University Press of Florida, Gainesville. Pp. 86-99.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., y Kay, R.F. 2004. Functional remarks on the humerus of anteaters (Mammalia, Vermilingua) from Santa Cruz Formation (Early-Middle Miocene). *Ameghiniana* 41(4): Supl. 22R.
- Vizcaíno, S.F., Fariña, R.A. y Mazzetta, G. 1999. Ulnar dimensions and fossoriality in armadillos and other South American mammals. *Acta Theriologica* 44: 309-320.

- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Kay, R.F. y Milne, N. 2006. The armadillos (Mammalia, Xenarthra) of the Santa Cruz Formation (Early-Middle Miocene). An approach to their paleobiology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 237: 255-269.
- Vizcaíno, S.F., Blanco, R.E., Bender, J.B. y Milne, N. 2011(a). Proportions and function of the limbs of glyptodonts (Mammalia, Xenarthra). *Lethaia* 44: 93-101.
- Vizcaíno, S.F., Cassini, G.H., Fernicola, J.C. y Bargo, M.S. 2011(b). Evaluating habitats and feeding habits through ecomorphological features in glyptodonts (Mammalia, Xenarthra). *Ameghiniana* 48(3): 305-319.
- Vizcaíno, S.F., Cassini, G.H., Toledo, N. y Bargo, M.S. En prensa. On the evolution of large size in mammalian herbivores of Cenozoic faunas of South America. En: Patterson, B. y Costa, L. (Eds.), *Bones, clones and biomes: an 80-million year history of Recent Neotropical mammals*, University of Chicago Press.
- Vizcaíno, S.F., Zárate, M., Bargo, M.S. y Dondas, A. 2001. Pleistocene large burrows in the Mar del Plata area (Buenos Aires Province, Argentina) and their probable builders. En: Vizcaíno, S.F., Fariña, R.A. y Janis, C. (Eds.) *Biomechanics and Paleobiology of Vertebrates. Acta Paleontol Polonica* 46: 157-169.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Kay, R.F., Fariña, R.A., Di Giacomo, M., Perry, M.G., Prevosti, F.J., Toledo, N., Cassini, G.H. and Fernicola, J.C. 2010. A baseline paleoecological study for the Santa Cruz Formation (late-Early Miocene) at the Atlantic coast of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292: 507-519.
- Webb, S.D. 1985. The interrelationships of tree sloths and ground sloths. En: Montgomery, G.G. (Ed.), *The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas*, Smithsonian Institution Press, Washington D.C. Pp. 105-112.
- Wetzel, R.M 1985. The identification and distribution of recent Xenarthra (=Edentata). En: Montgomery, G.G. (Ed.), *The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. Pp. 5-21.
- White, J.L. 1993. Indicators of locomotor habits in Xenarthrans: evidence for locomotor heterogeneity among fossil sloths. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 230-242.
- White, J.L. 1997. Locomotor adaptations in Miocene Xenarthrans. En: Kay, R.F., Madden, R. H., Cifelli, R.L. y Flynn, J.J. (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the*

- Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia.* Smithsonian Institution Press, Washington D.C. Pp. 246-264.
- White, J.L. y MacPhee, R.D. 2001. The sloths of the West Indies: a systematic and phylogenetic review. En: Woods, C.A. (Ed.), *Biogeography of the West Indies: patterns and perspectives*. New York: CRC Press, New York. Pp. 201-235.
- Windle, B.C.A. y Parsons, F.G. 1899. On the myology of Edentata. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1: 314-339.
- Witmer, L.M. 1995. The Extant Phylogenetic Bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. En: Thomason, J. (Ed.), *Functional morphology in vertebrate paleontology*, Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 19-33.
- Yalden, D.W. 1966. The anatomy of mole locomotion. *Journal of Zoology, London* 149: 55-64.

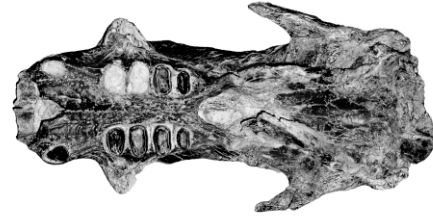
LÁMINAS

LAMINA 1

***Eucholoeops* cf. *E. fronto* MPM-PV 3403: a- cráneo en vista lateral; b- cráneo en vista palatal; c- húmero derecho en vista anterior; d- ulna derecha en vista lateral; e- escápula derecha en vista lateral; f- pelvis en vista ventral; g- fémur derecho en vista anterior; h- tibia izquierda en vista anterior. Escala = 5 cm.**



a



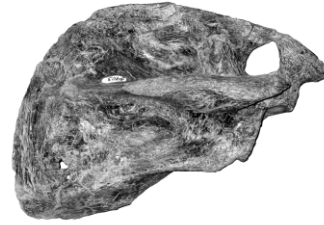
b



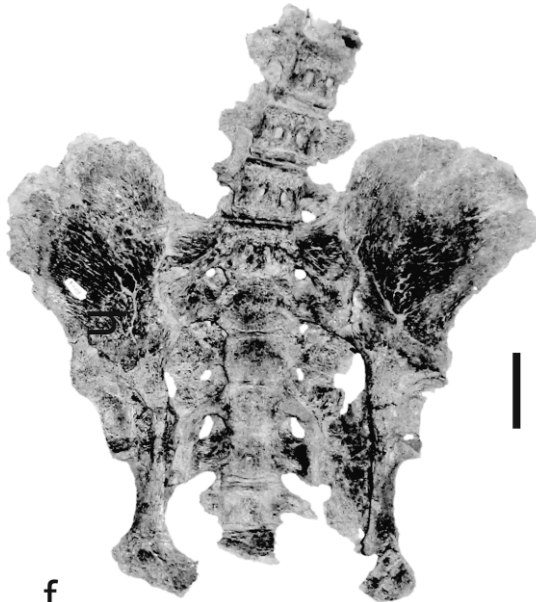
c



d



e



f



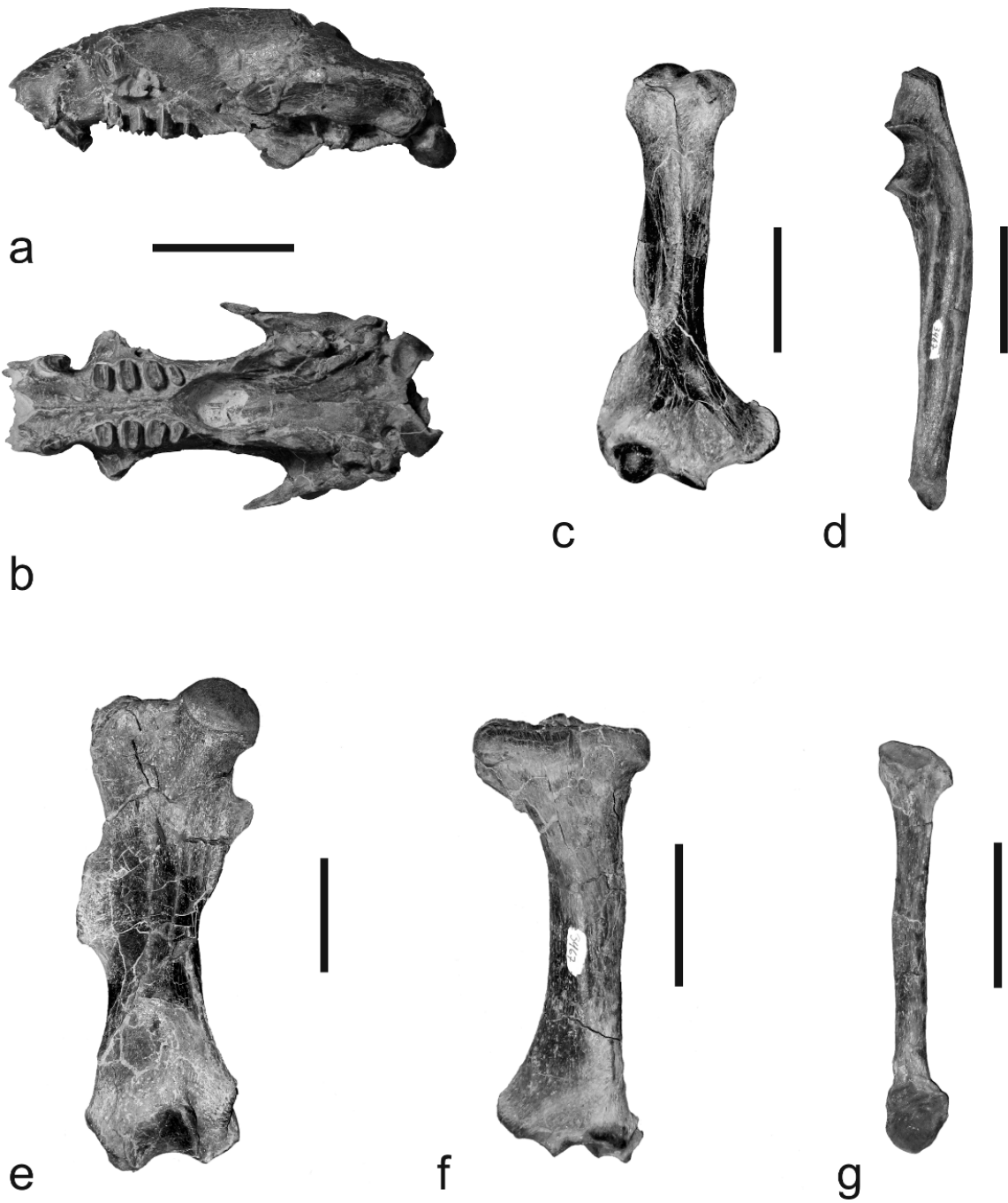
g



h

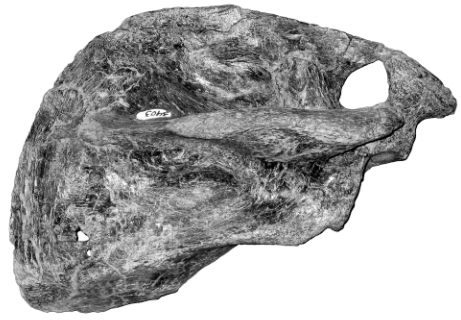
LAMINA 2

***Hapalops* sp. MPM-PV 3467: a- cráneo en vista lateral; b- cráneo en vista palatal; c- húmero derecho en vista anterior; d- ulna izquierda en vista lateral; e- fémur derecho en vista anterior; f- tibia derecha en vista anterior; g- fibula derecha en vista medial. Escala = 5 cm.**

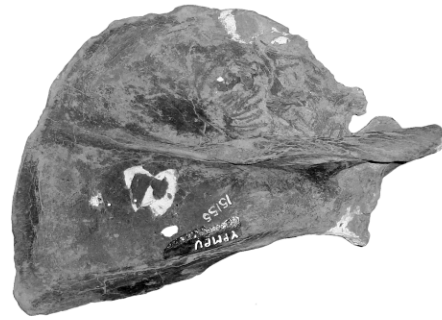


LAMINA 3

Escápulas derechas en vista lateral. a- *Eucholoeops* cf. *E. fronto* MPM-PV 3403; b- *Hapalops elongatus* YPM-VPPU 15155; c- *Hapalops elongatus* FMNH 13133; d- *Hapalops angustipalatus* YPM-VPPU 15562; e- *Hapalops* sp. MPM-PV 3412; f- *Peleciodon arcuatus* AMNH 9240. Escala = 5 cm.



a



b



c



d



e



f

LAMINA 4

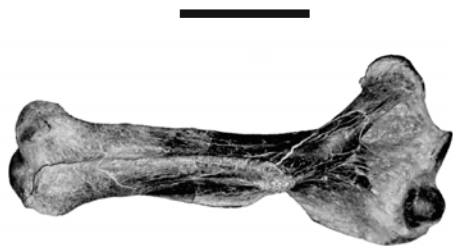
Húmeros en vista anterior. a- *Eucholoeops* cf. *E. fronto* MPM-PV 3403, húmero derecho; b- *Eucholoeops ingens* MPM-PV 3401, húmero derecho; c- *Hapalops* sp. MPM-PV 3467, húmero derecho; d- *Hapalops* sp. MPM-PV 3404, húmero izquierdo; e- *Hapalops ruetimeyeri* FMNH 13130, húmero derecho; f- *Schismotherium fractum* AMNH 9244, húmero izquierdo; g- *Analcitherium* sp. FMNH 13131, húmero derecho; h- *Nematherium* sp. YPM-VPPU 15374, húmero izquierdo. Escala = 5 cm.



d



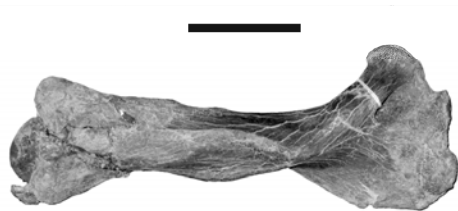
h



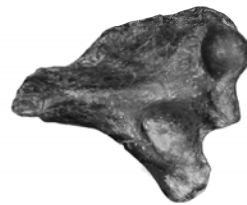
c



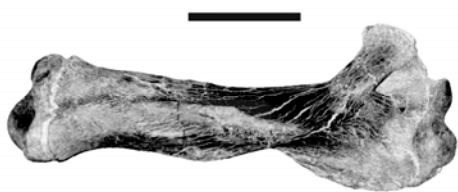
g



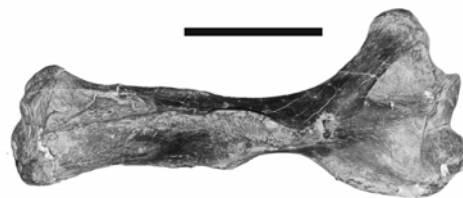
b



f



a



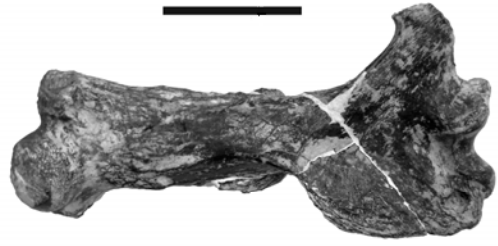
e

LAMINA 5

Húmeros en vista posterior, los ejemplares son los mismos que en la lámina 4. Escala = 5 cm.



d



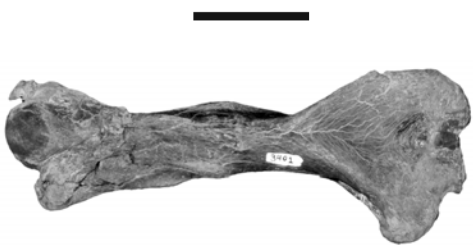
h



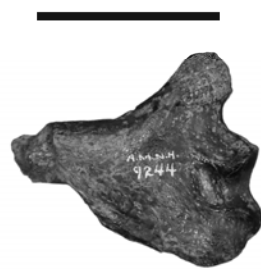
c



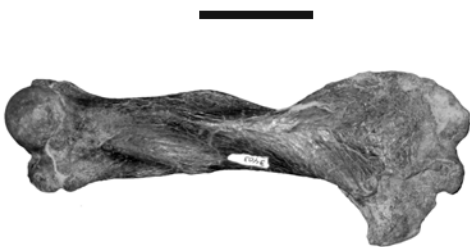
g



b



f



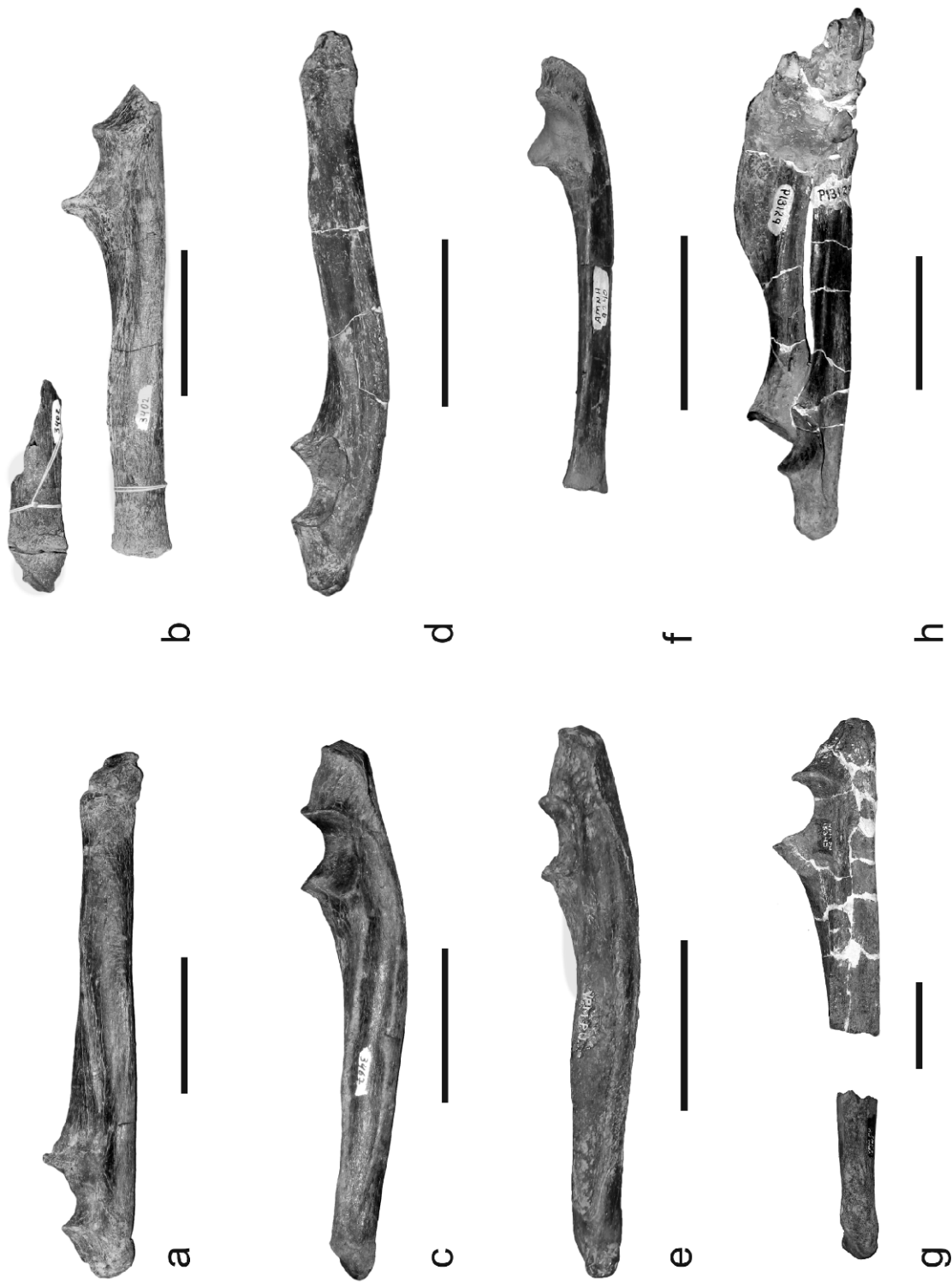
a



e

LAMINA 6

Ulnas en vista lateral (excepto h). a- *Eucholoeops* cf. *E. fronto* MPM-PV 3403, ulna derecha en vista lateral; b- *Eucholoeops* sp. MPM-PV 3402, ulna izquierda (abajo) y epífisis distal de la ulna derecha (arriba); c- *Hapalops* sp. MPM-PV 3467, ulna izquierda; d- *Hapalops ruetimeyeri* FMNH 13130, ulna derecha; e- *Hapalops angustipalatus* YPM-VPPU 15562, ulna izquierda; f- *Peleciodon arcuatus* AMNH 9240, ulna izquierda; g- *Prepothorium potens* YPM-VPPU 15345, ulna izquierda; h- *Nematherium* sp. FMNH 13129, ulna y radio izquierdos en vista medial. Escala = 5 cm.



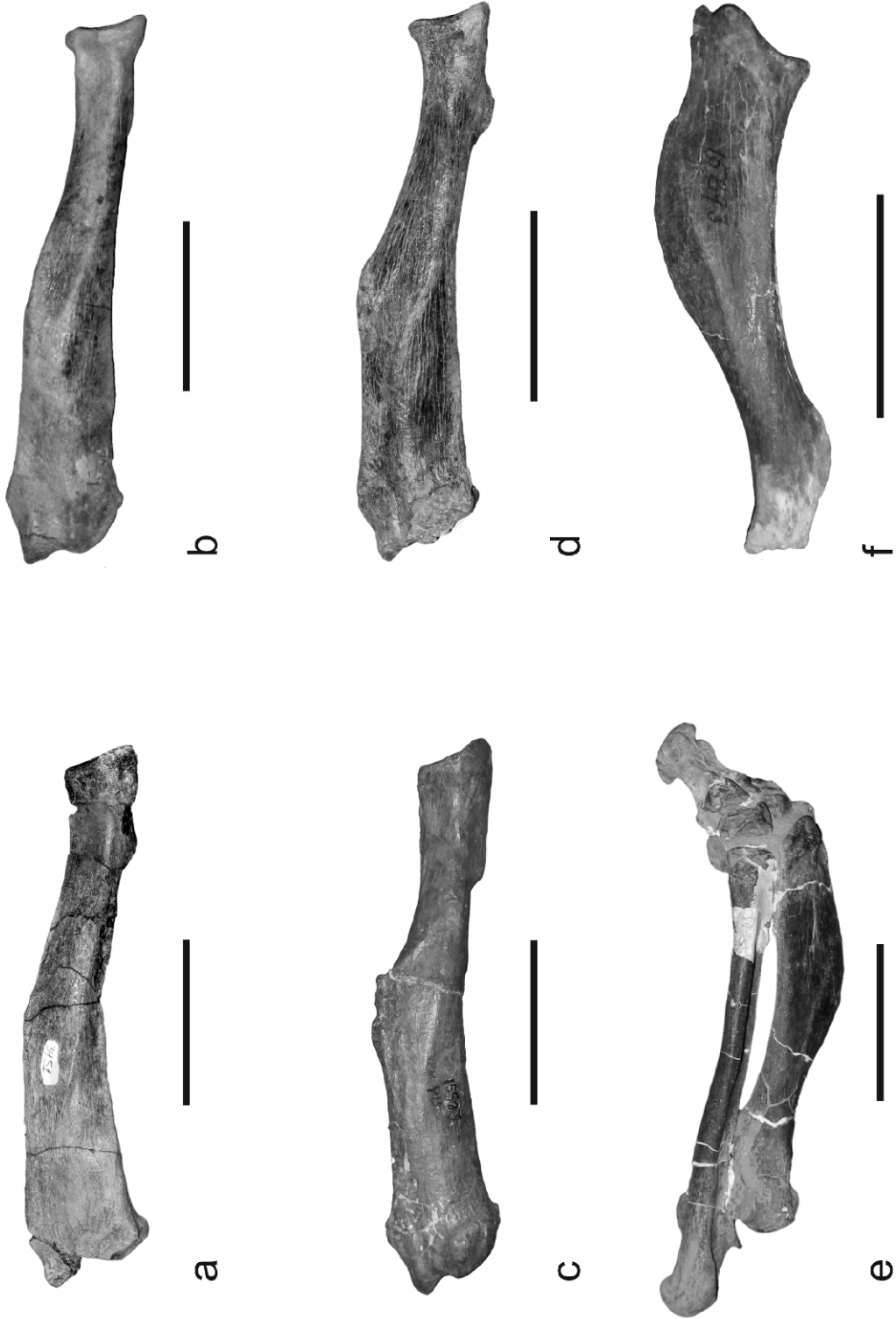
LAMINA 7

Ulnas en vista anterior, los especímenes son los mismos que en la lámina 6. Escala = 5 cm.



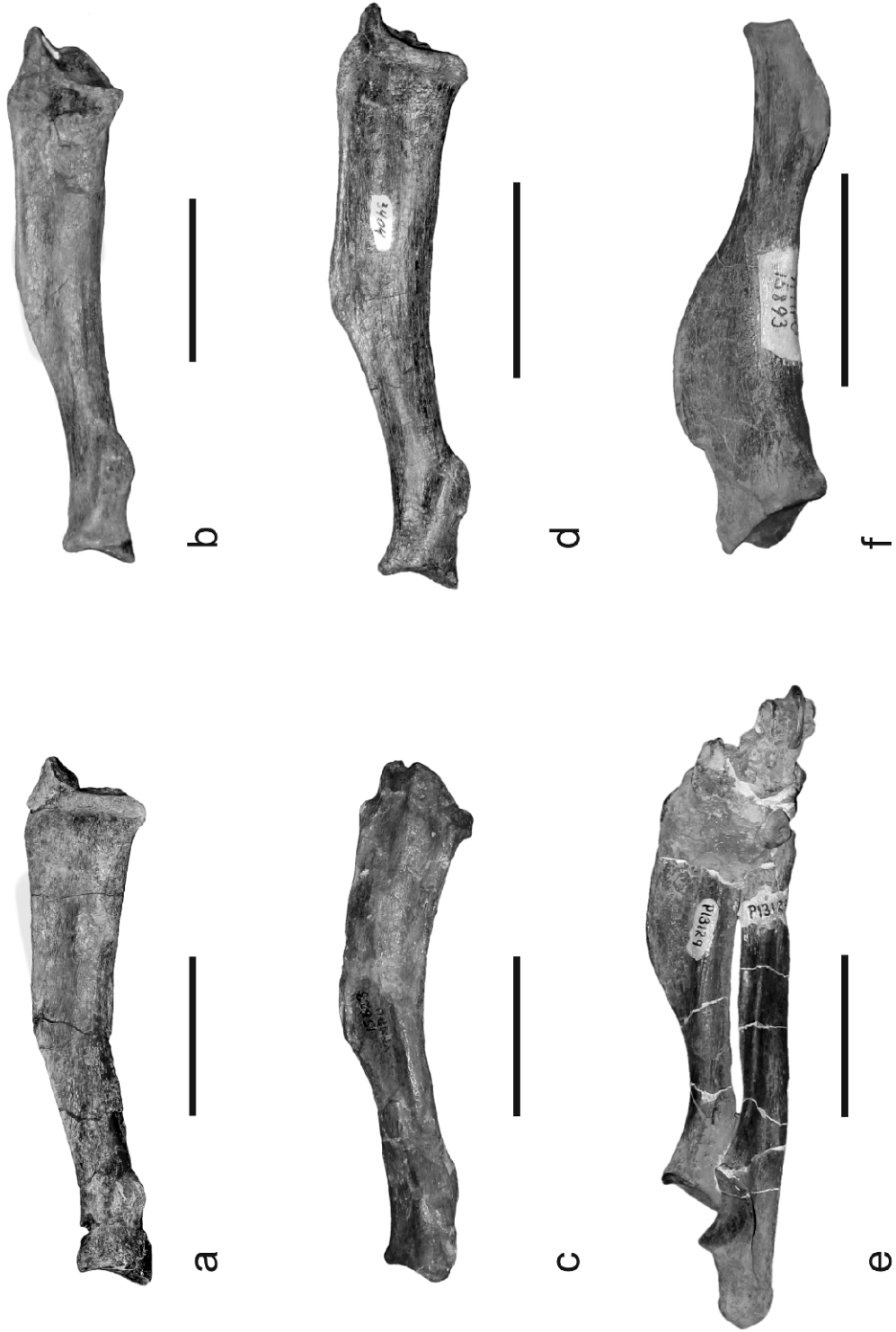
LAMINA 8

Radios en vista lateral. a- *Eucholoeops ingens* MPM-PV 3451, radio derecho; b- *Eucholoeops* sp. MPM-PV 3651, radio derecho; c- *Hapalops longiceps* YPM-VPPU 15523; d-cf. *Hapalops* MPM-PV 3404, radio derecho; e- *Nematherium* sp. FMNH 13129, radio y ulna derechos; f- *Nematherium* sp. YPM-VPPU 15893. Escala = 5 cm.



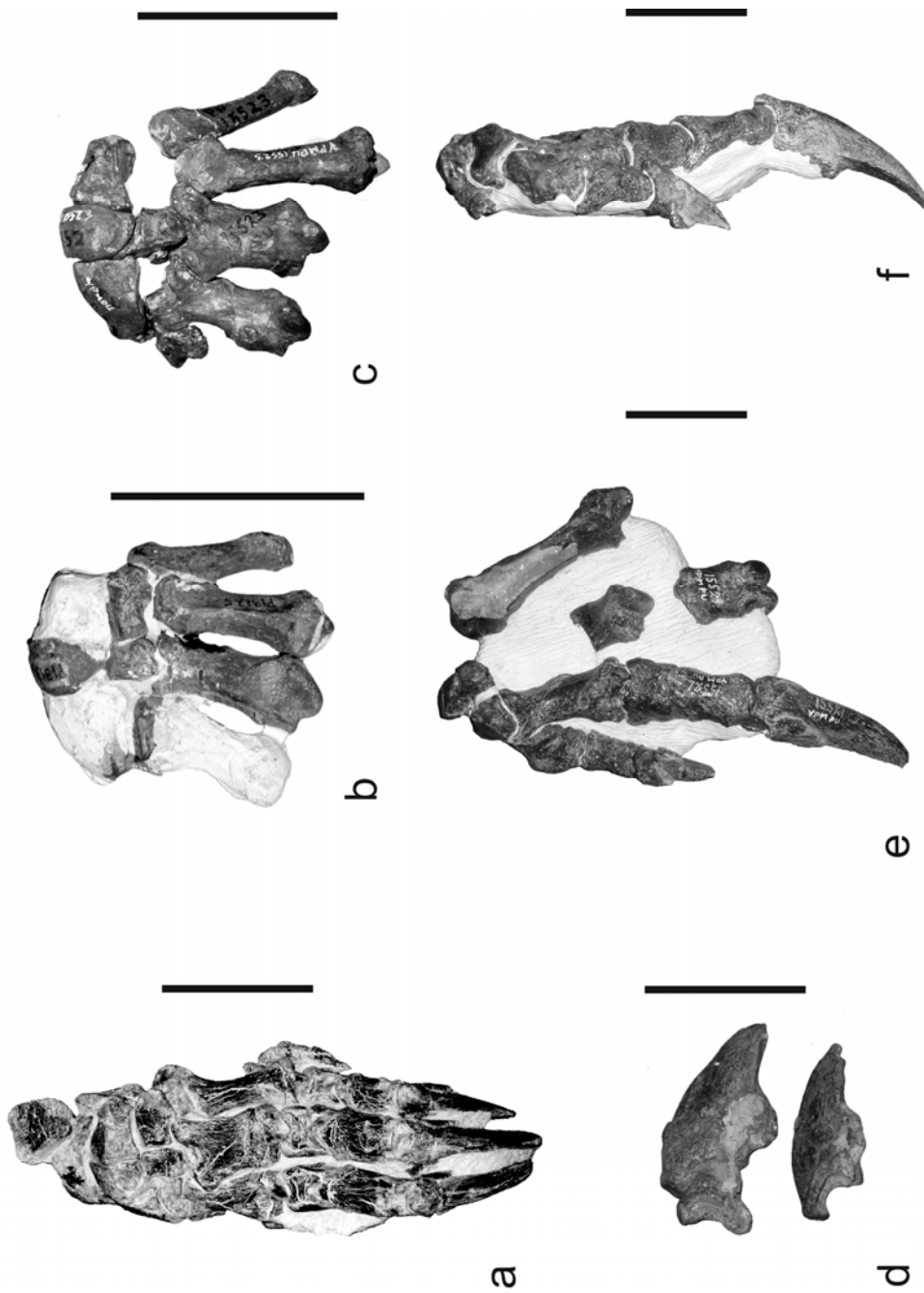
LAMINA 9

Radios en vista medial, los especímenes son los mismos que los de la lámina 8. Escala = 5 cm.



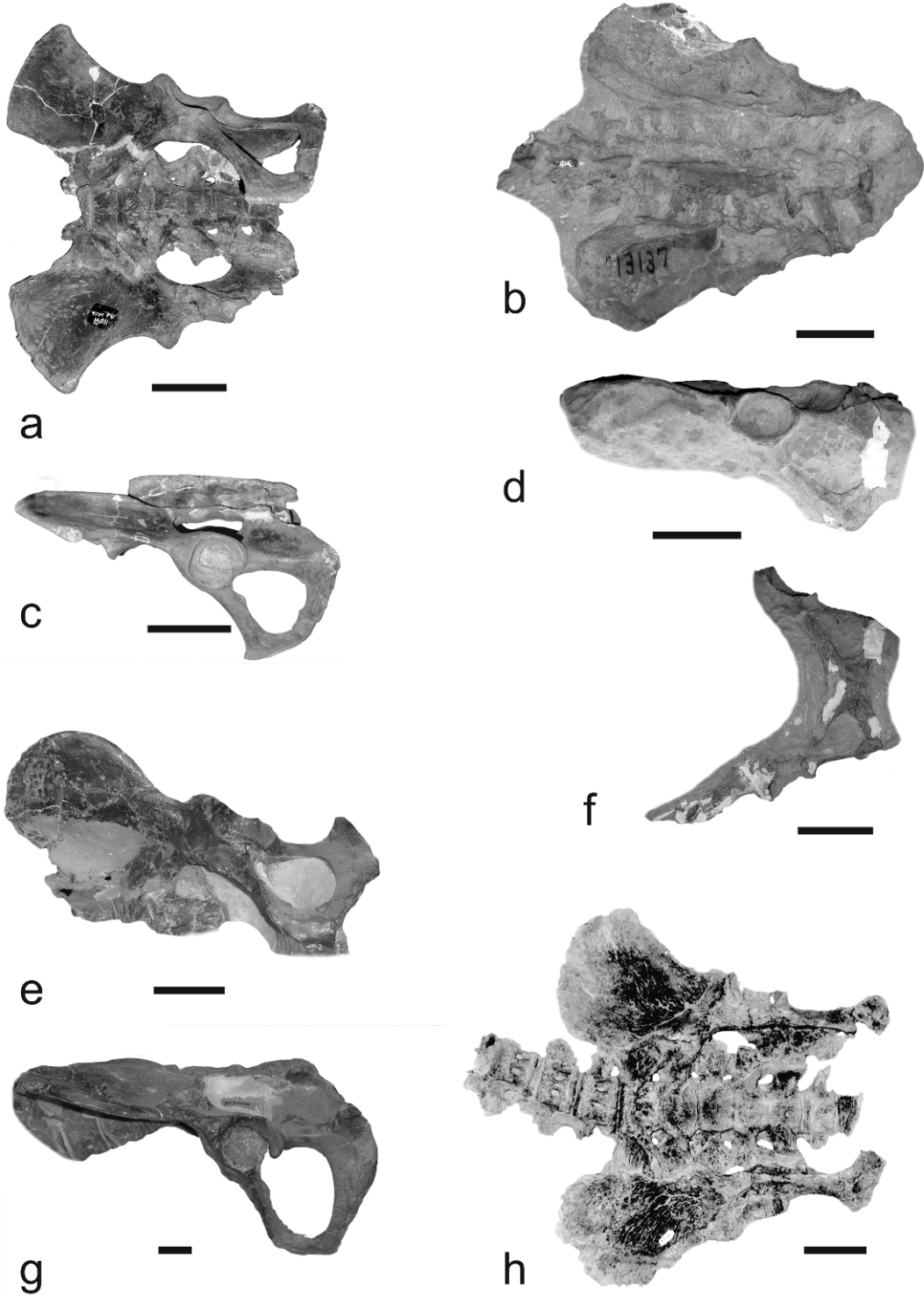
LAMINA 10

Autopodio anterior. a- *Eucholoeops* sp. MPM-PV 3402, autopodio anterior izquierdo en vista dorsal; b- *Eucholoeops* sp. FMNH 13125, autopodio anterior izquierdo en vista dorsal; c- *Hapalops longiceps* YPM-VPPU 15523, autopodio anterior izquierdo; d- el mismo espécimen, falanges ungueales; e- *Prepothorium potens* YPM-VPPU 15568, autopodio anterior izquierdo. Escala = 5 cm.



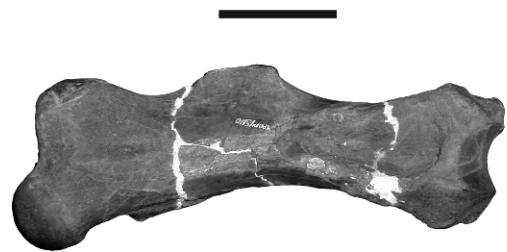
LAMINA 11

Pelvis. a- *Hapalops elongatus* YPM-VPPU 15011, vista ventral; b- *Schismotherium fractum* FMNH 13137, vista dorsal; c- *Hapalops elongatus* YPM-VPPU 15011, vista lateral; d- *Schismotherium fractum* FMNH 13137, vista lateral; e- *Analcimorphus giganteus* YPM-VPPU 15561, vista ventral; f- *Schismotherium fractum* FMNH 13137, vista ventral; g- *Analcimorphus giganteus* YPM-VPPU 15561, vista lateral; h- *Eucholoeops* cf. *E. fronto* MPM-PV 3403, vista ventral. Escala = 5 cm.

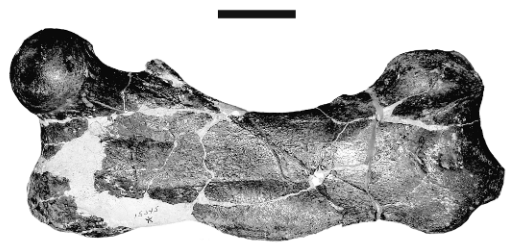


LAMINA 12

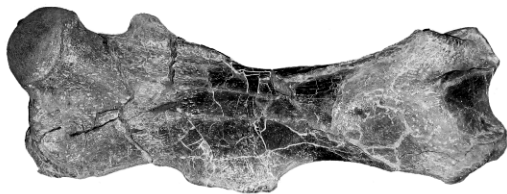
Fémures en vista anterior. a- *Eucholoeops* cf. *E. fronto* MPM-PV 3403, fémur derecho; b- *Eucholoeops* sp. MPM-PV 3651, fémur izquierdo; c- *Hapalops* sp. MPM-PV 3467, fémur derecho; d- *Hapalops indifferens* YPM-VPPU 15110, fémur izquierdo; e- *Schismotherium fractum* YPM-VPPU 15524, fémur izquierdo parcial; f- *Analcimorphus giganteus* YPM-VPPU 15561, fémur izquierdo; *Peleciodon arcuatus*, AMNH 9240, fémur derecho; h- *Prepotherium potens* YPM-VPPU 15345 fémur derecho. Escala = 5 cm.



d



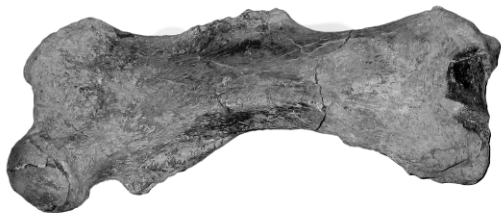
h



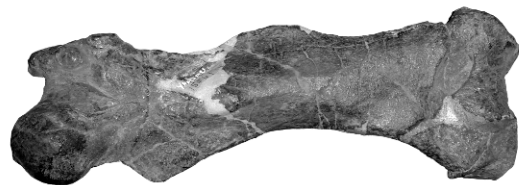
c



g



b



f



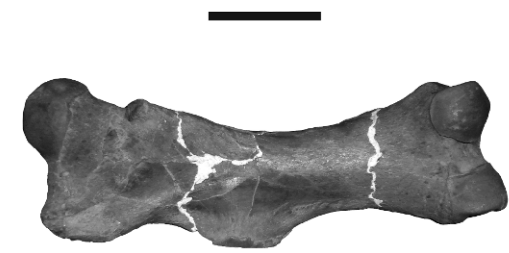
a



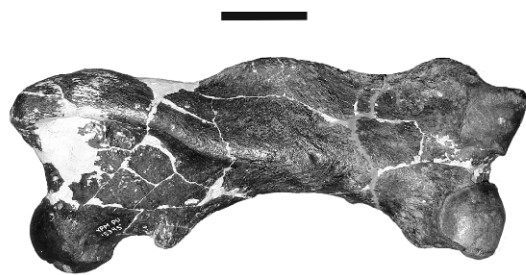
e

LAMINA 13

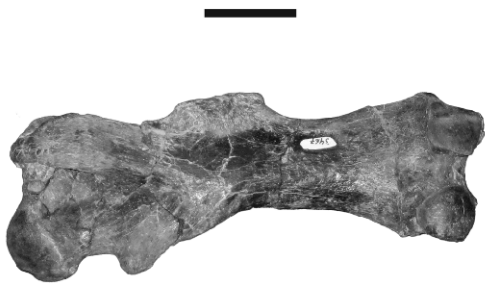
Fémures en vista posterior, los especímenes son los mismos que en la lámina 12. Escala = 5 cm.



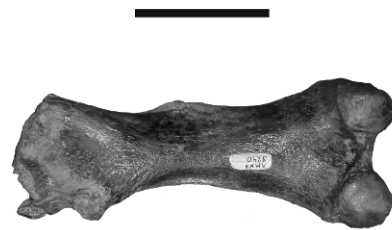
d



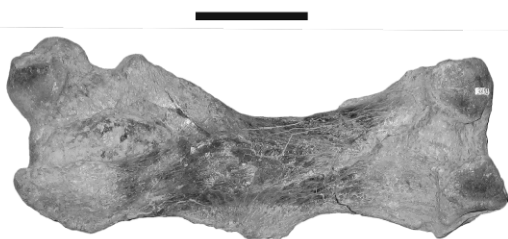
h



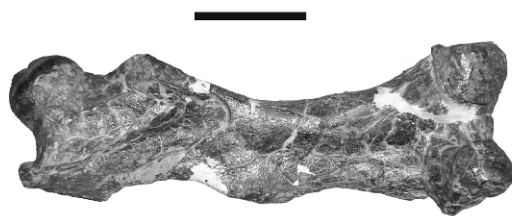
c



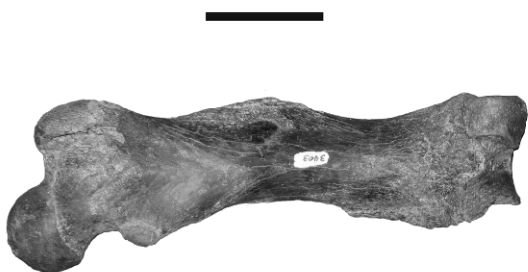
g



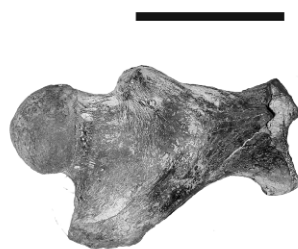
b



f



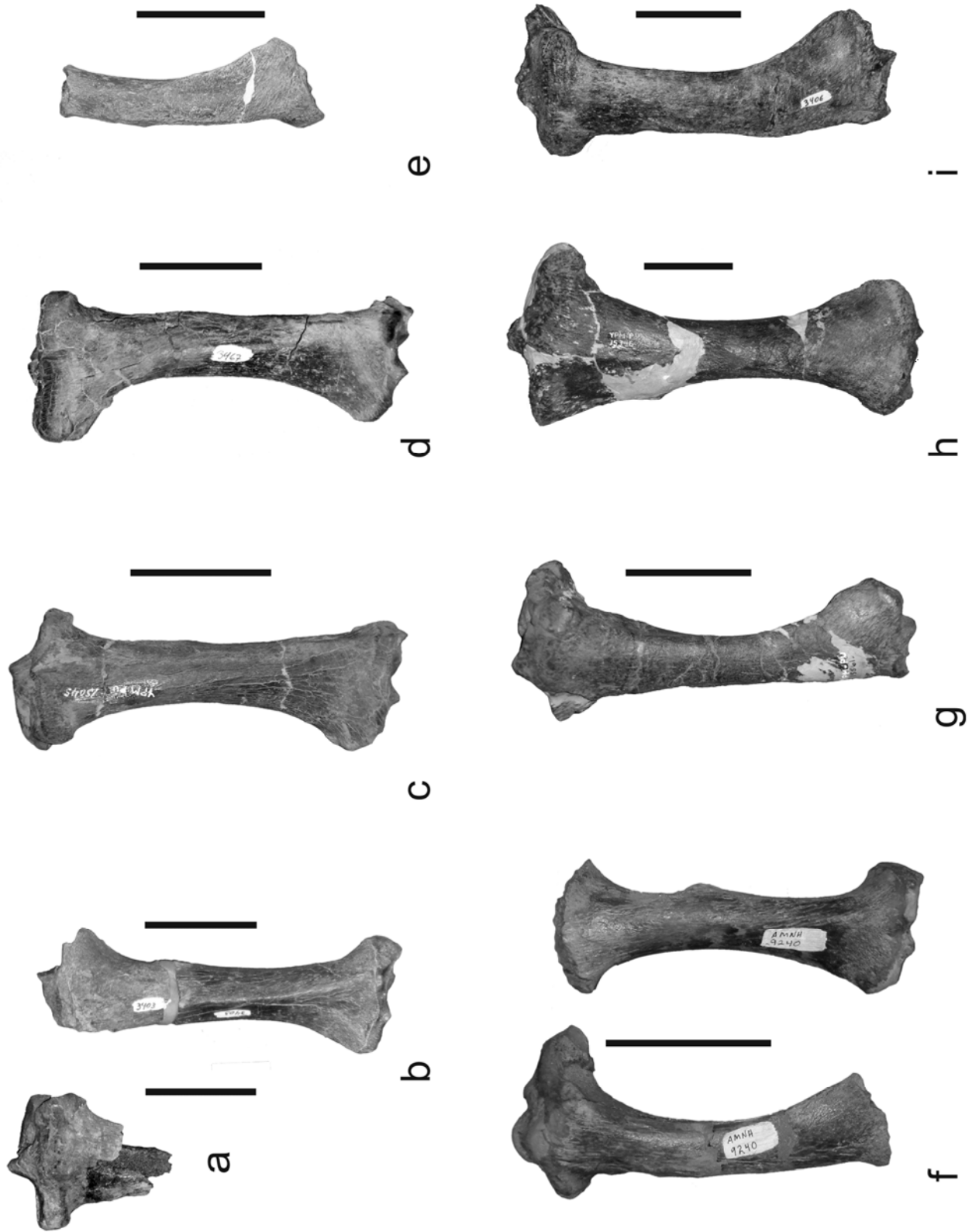
a



e

LAMINA 14

Tibias en vista anterior. a- *Eucholoeops* sp. MPM-PV 3651, tibia izquierda parcial; b- *Eucholoeops* cf. *E. fronto* MPM-PV 3403, tibia derecha parcial; c- *Hapalops* sp. YPM-VPPU 15045, tibia derecha; d- *Hapalops* sp. MPM-PV 3467, tibia derecha; e-*Schismotherium fractum* FMNH 13137; f- *Pelecycodon arcuatus*, AMNH 9240, ambas tibias incompletas; g- *Analcimorphus giganteus* YPM-VPPU 15561, tibia izquierda; h- *Prepotherium potens* YPM-VPPU 15345, tibia derecha; i- Mylodontidae indet. MPM-PV 3406, tibia izquierda. Escala = 5 cm.



LAMINA 15

Tibias en vista anterior, los especímenes son los mismos que en la lámina 14. Escala = 5 cm.

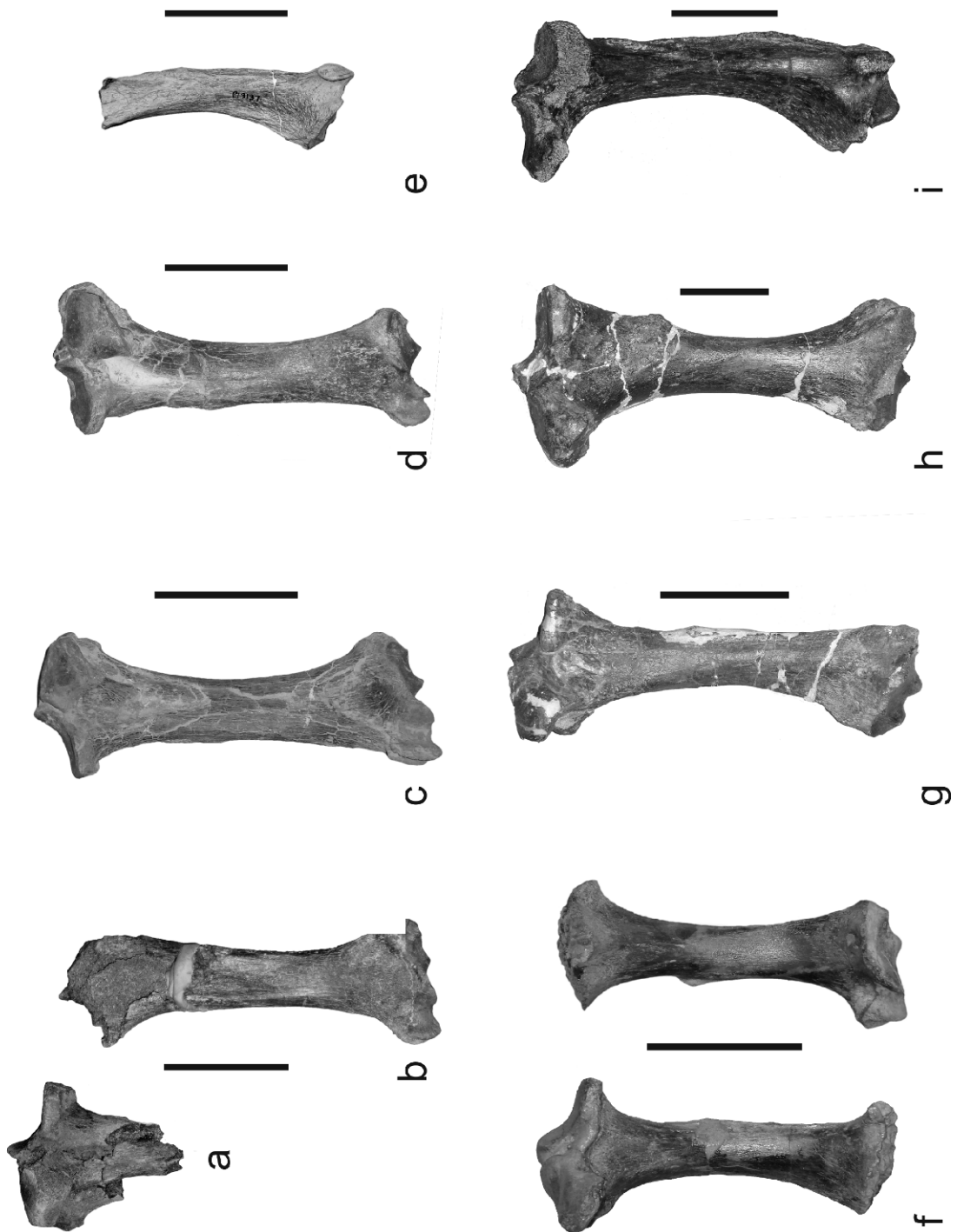


LÁMINA 16

Fíbulas. a- *Hapalops* sp. MPM-PV 3467, fíbula derecha en vistas anterior y medial; b- *Hapalops* sp. YPM-VPPU 15045, fíbula izquierda en vistas anterior y medial; c- *Analcimorphus giganteus* YPM-VPPU 15561, fíbula izquierda en vistas anterior y medial; d- *Schismotherium fractum* FMNH 13137, fíbula izquierda en vistas anterior y medial; e- *Prepotherium potens* YPM-VPPU 15568, fíbula izquierda en vistas medial y anterior; f- Mylodontidae indet. MPM-PV 3406, fíbula izquierda en vistas anterior y medial. Escala = 5 cm.

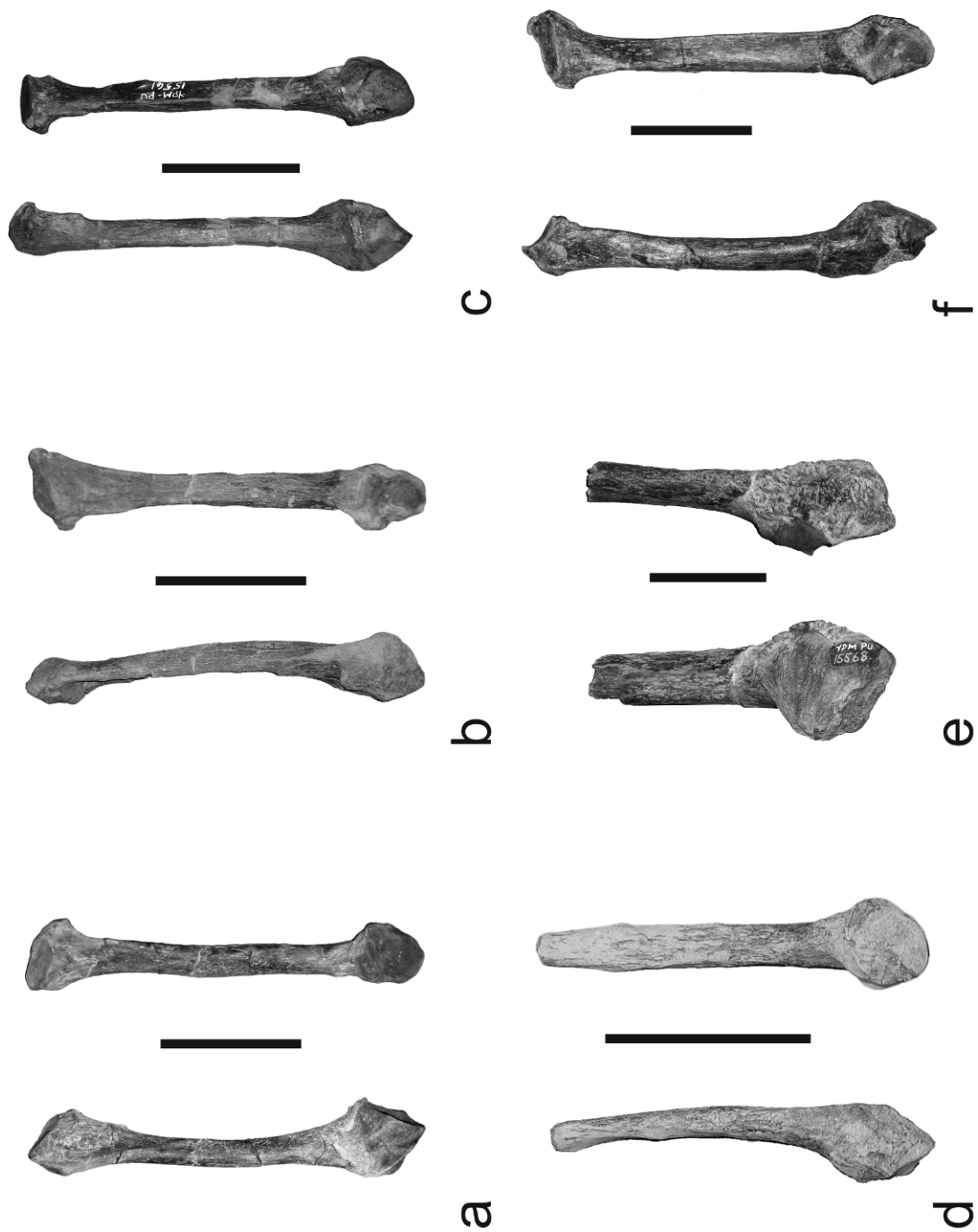


LÁMINA 17

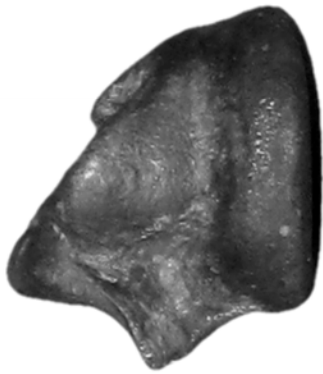
Astrágalos en vista dorsal (proximal). a- *Hapalops longiceps* YPM-VPPU 15523, astrágalo izquierdo; b- *Hapalops elongatus* FMNH 13123, astrágalo derecho; c- *Peleciodon arcuatus* FMNH 12062, astrágalo izquierdo; d- *Schismotherium fractum* FMNH 13137, astrágalo izquierdo; e- *Nematherium* sp. YPM-VPPU 15965, astrágalo izquierdo; f- Mylodontidae indet. MPM-PV 3406, astrágalo izquierdo. Escala = 5 cm.



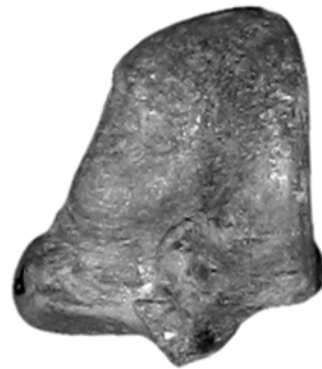
a



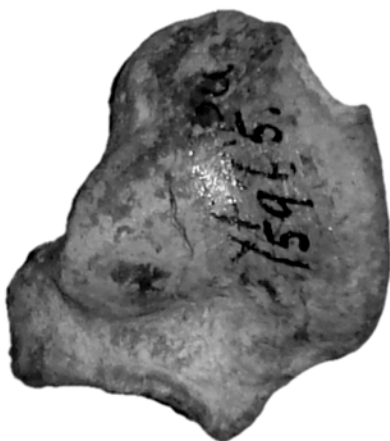
b



c



d



e

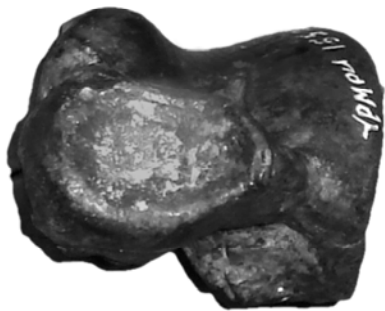


f



LÁMINA 18

Astrágalos en vista anterior, los especímenes son los mismos que en la lámina 18. Escala = 5 cm.



a



b



c



d



e



f



LÁMINA 19

Calcáneos en vistas dorsal (proximal) y lateral. a- *Hapalops longiceps* YPM-VPPU 15523, calcáneo izquierdo; b- *Schismotherium fractum* FMNH 13137, calcáneo izquierdo; c- *Pelecycodon arcuatus* FMNH 12062, calcáneo izquierdo; d- Mylodontidae indet. MPM-PV 3406, calcáneo izquierdo. Escala = 5 cm.

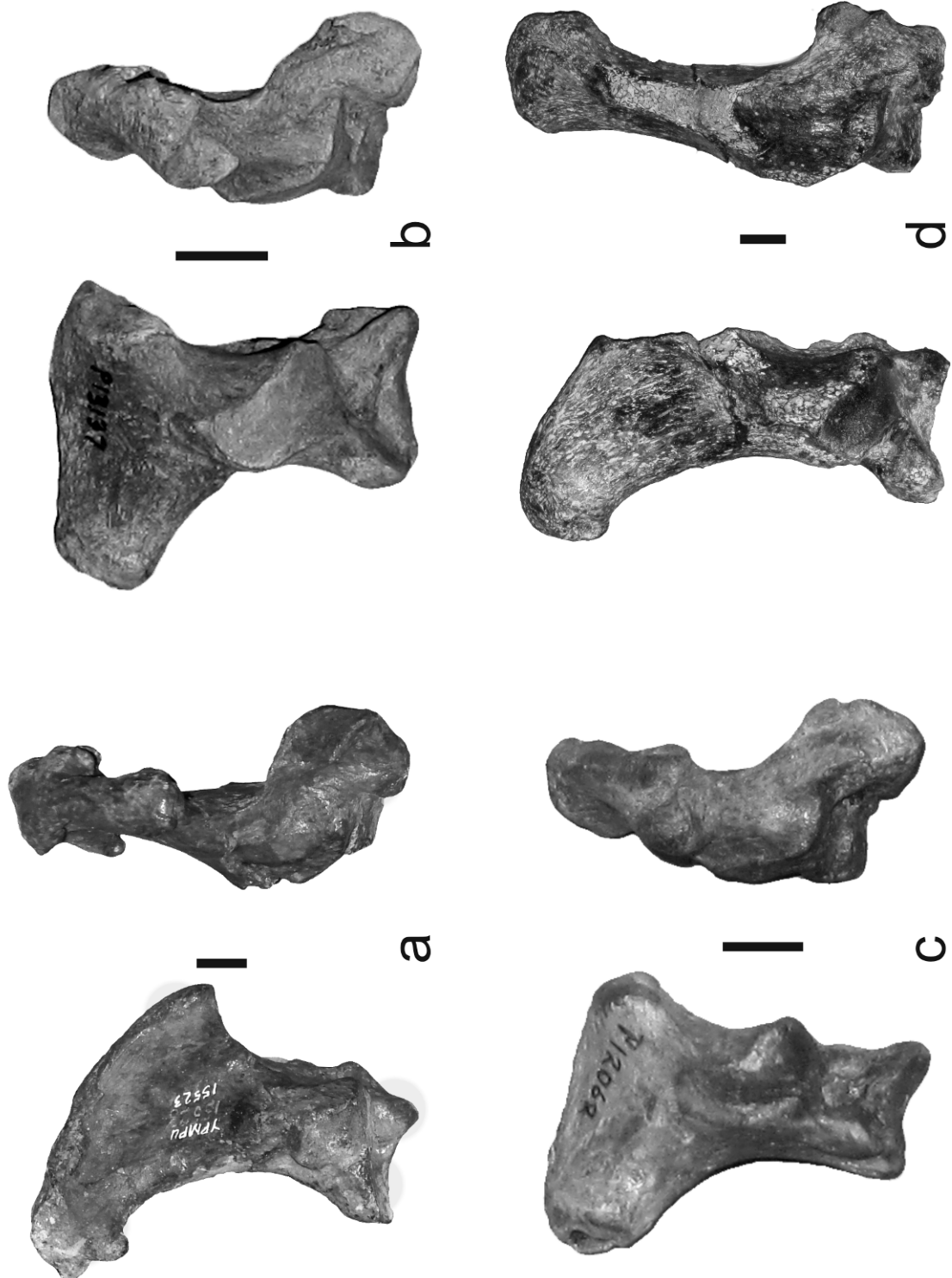
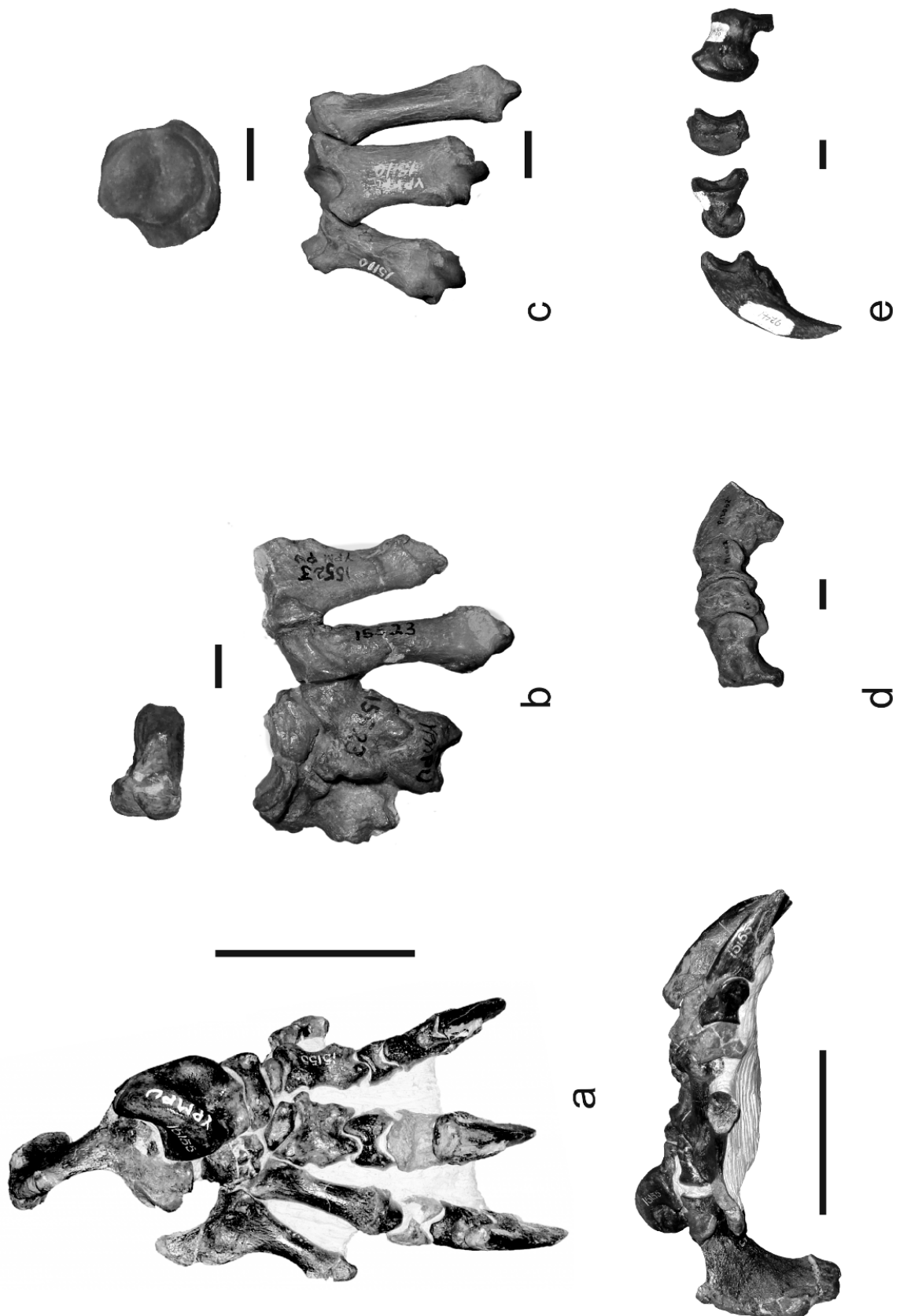


LÁMINA 20

Autopodio posterior. a- *Hapalops elongatus* YPM-VPPU 15155, autopodio posterior derecho articulado en vistas dorsal (arriba) y lateral (abajo); b- *Hapalops longiceps* YPM-VPPU 15523, navicular izquierdo (arriba) y metatarsianos izquierdos II a V (abajo), en vista dorsal; c- *Hapalops indifferens* YPM-VPPU 15110, navicular izquierdo en vista proximal (arriba) y metatarsianos II a IV en vista dorsal (abajo); d- *Pelecypodon arcuatus* AMNH 9240, autopodio distal derecho en vista dorsal; e- *Eucholoeops fronto* AMNH 9241, metatarsiano III derecho y sus falanges en vista medial. Escala = 5 cm.



APÉNDICES

APÉNDICE I. Sinopsis de la musculatura de los Pilosa actuales**MUSCULATURA DEL MIEMBRO ANTERIOR**

M. supraspinatus: este músculo se origina de la fosa supraespinosa de la escápula y se inserta en el túber lateral del húmero (Macalister 1869, 1875; Humphry, 1870; Windle y Parsons, 1899, Jouffroy, 1971). Actúa como elevador y colabora con la estabilidad de la articulación gleno-humeral.

M. infraspinatus: su origen se produce en la fosa infraespinosa de la escápula, insertándose en el túber lateral del húmero, posterior al *m. supraspinatus* (Macalister 1869, 1875; Humphry, 1870; Windle y Parsons, 1899, Jouffroy, 1971). Actúa retractor y rotador externo del húmero, colaborando en la estabilidad de la articulación.

M. subscapularis: éste músculo, de estructura compleja, se origina de la superficie interna de la escápula e insertándose en el túber medial del húmero ((Macalister 1869, 1875; Humphry, 1870; Windle y Parsons, 1899, Jouffroy, 1971). Actúa como rotador interno del húmero, colabora en la retracción del mismo y en la estabilización de la articulación.

M. pectoralis major: este músculo se origina del esternón y la porción más esternal de las clavículas. Muchas veces es un músculo de estructura compleja que presenta varias capas. Se inserta en la cresta pectoral del húmero (Macalister 1869, 1875; Humphry, 1870; Windle y Parsons, 1899, Jouffroy, 1971), actuando como aductor y rotador interno del húmero y colaborando con la retracción si el miembro se encuentra extendido.

M. latissimus dorsi: este músculo se origina de las espinas neurales y costillas posteriores y de la fascia lumbar. En los Vermilingua se inserta en la cara medial del húmero junto con el *m. teres major*, mientras que en los perezosos actuales lo hace en el borde medial del surco bicipital (Macalister 1869, 1875; Humphry, 1870). Actúa como poderoso retractor y rotador interno del húmero.

M. subclavius: su origen se produce sobre la primera costilla, insertándose en la clavícula, el proceso coracoides y el proceso acromion de la escápula (Macalister 1869; Humphry, 1870; Windle y Parsons, 1899). Su función es actuar como depresor de la escápula y de la articulación gleno-humeral.

M. deltoides: se trata de un músculo de estructura compleja y pectinada, que se origina de la espina escapular y el acromion, insertándose en la cresta delto-pectoral sobre su cara

más lateral (Macalister 1869, 1875; Humphry, 1870; Windle y Parsons, 1899). Es un músculo sumamente importante como elevador y extensor del húmero, aunque también como retractor del mismo. También cumple una importante función como principal estabilizador de la articulación gleno-humeral.

M. teres major: este músculo se origina del borde escapular axilar, adyacente al *m. triceps longus*, y se inserta en la cara medial del húmero (Macalister 1869, 1875; Humphry, 1870). Tanto en vermilinguas como en perezosos actuales es un músculo de enorme desarrollo, que actúa como retractor y rotador interno del húmero junto con el *m. latissimus dorsi*.

M. teres minor: se origina del borde de la espina escapular secundaria, lateral y anterior al *teres major*, insertándose en la cara posterior del túber lateral del húmero (Macalister 1869, 1875; Humphry, 1870; Jouffroy, 1971). Actúa como retractor y rotador externo del húmero.

M. coraco-brachialis: se origina del proceso coracoides de la escápula y se inserta en la cara medial del húmero, aunque en *Myrmecophaga* se puede originar también del *m. biceps* cerca de su origen (Macalister, 1875; Windle y Parsons, 1899; Humphry 1870), actuando como aductor del húmero.

M. dorsi-epitrochlearis: se origina sobre una fascia en el *m. latissimus dorsi*, insertándose en la cresta supracondilar en su faz posterior (Macalister, 1875; Windle y Parsons, 1899; Taylor, 1978). Su función es retraer y rotar lateralmente al húmero

M. triceps longus: este músculo está muy desarrollado en los xenartros. Se origina del borde axilar de la escápula en su tercio más ventral y anterior, y se inserta por medio de un fuerte tendón en el extremo del olecranon (Macalister, 1875; Windle y Parsons, 1899; Humphry, 1870; Taylor, 1978), actuando como extensor del zeugopodio.

M. triceps externus: se origina en la cara posterior de la diáfisis humeral, sobre su tercio más proximal, insertándose en la cara lateral del olecranon (Macalister, 1875; Windle y Parsons, 1899; Humphry, 1870; Taylor, 1978). Actúa como extensor del zeugopodio.

M. triceps internus: también se origina de la cara posterior del húmero, pero en su tercio más distal. En los osos hormigueros su tendón de inserción pasa por debajo del entepicóndilo y se inserta en el tendón de origen del *m. flexor digitorum*, colaborando la potente flexión de los dedos ((Macalister, 1875; Taylor, 1978). En los perezosos se inserta en el olecranon en su cara más medial (Windle y Parsons, 1899; Humphry, 1870), colaborando con los otros tríceps en la extensión del zeugopodio.

- M. anconeus externus*: este músculo se origina de la cara posterior del epicóndilo y se inserta en la cara lateral del olecranon junto con el *m. triceps* (Taylor, 1978), colaborando como estabilizador de la articulación humero-ulnar.
- M. anconeus internus*: al igual que con el músculo, actúa como estabilizador de la articulación humero-ulnar. Se origina sobre la cara posterior del entepicóndilo y se inserta en la faz medial del olecranon. En los osos hormigueros estos dos músculos están bastante fusionados con los vientres del *m. triceps* (Macalister, 1875; Humphry, 1870; Taylor, 1978).
- M. biceps brachii*: posee dos vientres, uno de los cuales se origina de la tuberosidad supraglenoideal (bíceps glenoidal) y otro de la apófisis coracoidea (bíceps coracoidal). Las descripciones presentes en la literatura de Pilosa actuales son confusas y variables. En general se insertan juntos en la tuberosidad bicipital del radio (Macalister, 1875; Windle y Parsons, 1899; Humphry, 1870; Taylor, 1978), aunque en los perezosos actuales se han descrito inserciones adicionales en la ulna (Windle y Parsons, 1899). Actúa como uno de los principales flexores del zeugopodio cuando este está extendido, y como elevador del miembro si el zeugopodio está fijo o flexionado.
- M. brachialis*: se origina del entepicóndilo y se inserta en el tercio distal del radio, sobre su borde más anterior y medial (Macalister, 1875 y 1869; Windle y Parsons, 1899; Humphry, 1870; Mendel, 1985; Taylor, 1978). Actúa como pronador y como flexor y aductor del zeugopodio.
- M. brachioradialis*: este músculo se origina de la cresta supracondilar en su borde más proximal, insertándose en el radio medialmente a la inserción del *m. brachialis*, siendo un músculo sumamente desarrollado en los osos hormigueros y perezosos actuales (Macalister, 1869 y 1875; Windle y Parsons, 1899; Humphry, 1870; Taylor, 1978). Actúa como supinador y flexor del zeugopodio.
- M. pronator quadratus*: es un músculo corto que se origina en la cara medial del tercio distal de la diáfisis ulnar, insertándose en la cara medial de la diáfisis del radio (Macalister, 1869 y 1875; Windle y Parsons, 1899; Humphry, 1870; Taylor, 1978). Colabora en la pronación, aunque también actúa manteniendo la integridad estructural de la articulación zeugopodio-autopodial ante fuertes demandas mecánicas.
- M. palmaris longus*: se origina del extremo del entepicóndilo y de la cara lateral de la ulna, y se inserta a ambos lado de la falange proximal del dedo III en los osos hormigueros

(Macalister, 1875; Humphry, 1870; Taylor, 1978) y en la fascia palmar en los perezosos (Windle y Parsons, 1899; Humphry, 1870).

M. flexor digitorum sublimis: también se origina del entepicóndilo y se inserta en la falange media del dedo III, aunque las descripciones varían mucho (Macalister, 1875; Windle y Parsons, 1899; Humphry, 1870; Taylor, 1978; Mendel, 1979; Jouffroy, 1971).

M. flexor digitorum profundus: se trata de un músculo muy grande con múltiples orígenes, desde fascias sobre el *m. triceps*, el olecranon en su cara medial y el entepicóndilo. Se inserta por medio de varios tendones fuertes en las falanges de los dedos funcionales (Macalister, 1875; Windle y Parsons, 1899; Humphry, 1870; Taylor, 1978; Mendel, 1981a).

M. flexor carpi ulnaris: este músculo se origina del extremo del entepicóndilo y de la cara medial de la diáfisis ulnar, insertándose por medio de un fuerte tendón en el pisiforme (Macalister, 1875; Windle y Parsons, 1899; Humphry, 1870; Taylor, 1978). Actúa como flexor y rotador ulnar del autopodio

M. flexor carpi radialis: se origina también del extremo del entepicóndilo y se inserta en la base del metacarpiano II (Macalister, 1875; Taylor, 1978), aunque en perezosos actuales ha sido descrito como inserto en la base del rudimentario metacarpiano I (Windle y Parsons, 1899; Humphry, 1870). Actúa como flexor digital y del autopodio.

M. supinator: las descripciones son confusas. Se origina en el epicóndilo humeral y se inserta en la mitad distal del radio, sobre su cara lateral (Macalister, 1869 y 1875; Windle y Parsons, 1899; Humphry, 1870; Taylor, 1978). Su función es rotar el radio durante la supinación, aunque también colabora en la flexión del zeugopodio.

M. extensor carpi radialis: se origina del epicóndilo y se inserta por medio de fuertes tendones en los metacarpianos I y II en perezosos (Windle y Parsons, 1899; Mendel, 1979 y 1981a) y en el metacarpiano III en osos hormigueros (Macalister, 1875; Taylor, 1978), actuando como extensor del dedo III y del autopodio.

M. extensor carpi ulnaris: se origina también del epicóndilo y del borde dorsal y anterior de la ulna, insertándose en el metacarpiano más lateral presente (Macalister, 1869 y 1875; Windle y Parsons, 1899; Humphry, 1870; Taylor, 1978; Mendel, 1981a). Actúa como extensor digital y del autopodio, y como rotador ulnar del segundo.

M. extensor digitorum communis: este músculo también tiene origen en el epicóndilo humeral y se inserta, por medio de tendones separados, en la cara dorsal de los dedos a excepción del dedo I (Macalister, 1869 y 1875; Windle y Parsons, 1899; Humphry,

1870; Taylor, 1978; Mendel, 1981a), aunque las descripciones varían bastante. Actúa como extensor de los dedos y del autopodio.

MUSCULATURA DEL MIEMBRO POSTERIOR

M. iliopsoas: este grupo muscular descrito como tal por Macalister (1869), comprende el *m. psoas major*, el *m. psoas minor (parvus)* y el *m. iliacus* descritos por Humphry (1870) y Jouffroy (1971). Tanto en el ser humano como *Bradypus*, *Choloepus*, *Myrmecophaga* y *Tamandua* este grupo muscular se origina de las últimas vértebras torácicas, de las vértebras lumbares (*psoas*) y de la cara ventral del ala ilíaca (fosa ilíaca), así como del borde ventral de la cresta ilíaca, insertándose los tres juntos en el trocánter menor del fémur y en una corta cresta que se prolonga distalmente a partir del mismo, y actuando como flexor de la articulación acetábulo-femoral y como rotador externo del fémur.

M. pectineus: se origina de la así llamada cresta pectínea, sobre el borde anterior del pubis, e insertándose en *Bradypus* y *Choloepus* extensivamente en la cara medial del fémur (Macalister, 1869; Humphry, 1870 y Windle y Parsons, 1899). Actúa como aductor del fémur.

M. sartorius: este músculo forma parte, junto con el *m. gracilis* y el *m. semitendinosus*, del grupo del tendón *pes anserinus* tal como se lo describe tradicionalmente en la anatomía humana (Gray). Se origina de la espina ilíaca superior en *Bradypus* sp (Macalister, 1869; Windle y Parsons, 1899) y en *Choloepus* sp (Humphry, 1870; Windle y Parsons, 1899), mientras que en *Cyclopes* lo hace del borde interno de la cresta ilíaca (Humphry, 1870). En el humano se inserta superficialmente al ligamento colateral tibial, que une el epicóndilo femoral medial con la superficie medial de la tibia, inmediatamente distal a la faceta medial, mientras que en *Choloepus* se inserta en la superficie medial proximal de la tibia de acuerdo a Macalister (1869) y Windle y Parsons (1899), o también en el cóndilo medial del fémur de acuerdo a Humphry (1870). Actúa como aductor del fémur, y asiste en la extensión del zeugopodio.

M. gracilis: este músculo es otro elemento que se inserta en la cara medial de la tibia mediante el tendón *pes anserinus*. Se origina sobre la rama sinfisial del pubis, ventral a la fenestra obturadora. En *Bradypus* está vinculado al *m. pectineus*, presentando origen e inserción similares a los descritos para otros mamíferos (Macalister, 1869). Humphry (1870) y Windle y Parsons (1899) describen un segundo vientre en

Bradypus y *Choloepus* que se une al *m. gastrocnemius* y al *m. biceps femoris*. De acuerdo a Jouffroy (1971) el *m. gracilis* es simple en *Tamandua*, mientras que presenta un segundo vientre en *Myrmecophaga*, *Bradypus* y *Choloepus*. Actúa como aductor del fémur y flexor del zeugopodio.

M. tensor fasciae latae: este músculo posee una estructura bastante particular, siendo mayoritariamente tendinoso. Se origina del borde más lateral y posterior de la cresta ilíaca, muy cercano al *m. sartorius*, uniéndose muy precozmente con el tracto iliotibial e insertándose en el borde lateral del tercer trocánter junto con el *m. gluteus maximus* (Jouffroy, 1971; *vide supra*). Macalister (1869) y Humphry (1870) lo describen bajo el nombre de *m. tensor vaginae femoris*, sin precisar detalles sobre su inserción. El tracto iliotibial continúa distalmente hasta insertarse en la faz lateral de la tuberosidad tibial (Jouffroy 1971, anatomía humana). Actúa como flexor y abductor del fémur.

M. adductores: este grupo muscular comprende los músculos *adductor magnus*, *minimus*, *brevis* y *longus* (Windle y Parsons, 1899; Jouffroy, 1971). Windle y Parsons (1899) lo describe como un conjunto muscular. Ni Macalister (1869) ni Humphry (1870) los describen, sorprendentemente, aunque Macalister lo hará posteriormente en su trabajo sobre *Chlamyphorus truncatus* (1873). Se origina de la sínfisis pubiana, dorsalmente a la entesis del *m. gracilis* y ventralmente a la ventana obturadora. La inserción se produce todo a lo largo de la cara posterior de la diáfisis femoral, desde el nivel de la base del trocánter menor casi hasta la epífisis distal (Windle y Parsons, 1899; Jouffroy, 1971).

M. quadriceps femoris: este complejo muscular incluye cuatro vientres: el *m. rectus femoris* y los tres *vastus*, *lateralis*, *medialis* e *intermedius*. El primero de ellos, y el más superficial, se origina de la espina ilíaca posterior, craneal al acetábulo, mientras que los *vastus* lo hacen a partir de la diáfisis del fémur, el *lateralis* sobre la base del trocánter mayor, el *medialis* sobre la cara medial del tercio proximal de la diáfisis, anteriormente al trocánter menor, y el *intermedius* sobre la superficie anterior de la diáfisis femoral casi en su totalidad, cubierto por los músculos anteriores. Se insertan por medio de un tendón común en la tuberosidad tibial, presentando este tendón el desarrollo de un hueso sesamoideo, la rótula o *patella*. Sorprendentemente, Macalister (1869) no lo describe, mientras que Humphry (1870) lo cita como “sin particularidades”, similarmente a Windle y Parsons (1899). De acuerdo a Jouffroy (1971), en los *Xenarthra* se funde con el *vastus medialis*, donde conforma las fascias

profundas del mismo. Todo el complejo muscular actúa como extensor del zeugopodio.

M. gluteus maximus: según Windle y Parsons (1899) los xenartros se caracterizan por una deficiente diferenciación de los *m. glutei medius* (*mesogluteus*) y *minimus* (*entogluteus*) y *m. piriformis*. El *m. gluteus maximus* se origina de la superficie medio-dorsal de la cresta ilíaca así como de las espinas neurales de las vértebras sacras y caudales y de las aponeurosis de la musculatura vertebral adyacente e insertándose en los perezosos actuales, junto con el tracto iliotibial, en el tercer trocánter del fémur (Macalister, 1869; Humphry, 1870; "crête du grand fessier" de Jouffroy, 1971), aunque Windle y Parsons (1899), sorprendentemente, no lo describen como insertándose de esta manera, sino en la cara posterior de la diáfisis. Actúa como abductor del fémur. Mendel (1985) comenta las implicancias de la función de este músculo en el peculiar estilo de locomoción de los perezosos actuales.

M. gluteus medius: se origina profundamente al *m. gluteus maximus* y posterior al mismo sobre la cresta ilíaca y la parte anterior de la fosa ilíaca dorsal, las espinas de las vértebras sacras y las aponeurosis adyacentes, insertándose junto con el *m. gluteus minimus* en el trocánter mayor del fémur. Macalister (1869) lo describe como unido o indistinguible del *m. gluteus minimus*, e inclusive del *m. piriformis* (Humphry, 1870). Actúa como abductor del fémur.

M. gluteus minimus: este músculo se origina en la mitad posterior de la fosa ilíaca dorsal y de la porción más caudal de la cresta ilíaca, posteriormente a los otros dos *glutei*, insertándose juntamente con el *m. gluteus medius* en el trocánter mayor del fémur. Ha sido descrito como difícilmente separable de este músculo anterior en *Choloepus* y *Bradypus*, así como en *Cyclopes* y *Myrmecophaga*, aunque no en *Tamandua* (Macalister, 1869; Humphry, 1870; Jouffroy, 1971). Actúa como abductor y rotador lateral del fémur.

M. piriformis: se origina sobre la cara ventral del sacro y discurre dorsalmente al ilion para insertarse en la cara interna del trocánter mayor del fémur, tal como es descrito por Macalister (1869). Humphry añade que no es posible distinguirlo de los *m. glutei medius* y *minimus*. Su función es la abducción del fémur.

M. quadratus femoris: este músculo se origina de la tuberosidad isquiádica en su porción más postero-dorsal, en el borde adyacente a la ventana obturadora, y se inserta en la cara posterior del fémur, entre ambos trocánteres y distal a la fosa intertrocantérica.

Macalister (1869) lo describe como "pequeño" en *Bradypus* y como ausente en los vermilinguas, mientras que Humphry (1870) lo describe como indistinguible de los *m. gemelli* y *m. obturador internus*. Finalmente, Windle y Parsons (1899) lo describe como mostrando las inserciones usuales en *Bradypus*. Actúa como extensor y rotador externo del fémur.

M. biceps femoris: su origen es doble: a partir de la tuberosidad isquiádica, en común con el *M. Semitendinosus*, y a partir de la faz posterior de la diáfisis femoral (Windle y Parsons, 1899). Ambas partes se fusionan precozmente para insertarse en la epífisis proximal de la fibula. Macalister (1869) lo describe para *Bradypus* como originándose también extensivamente del pubis, aunque para Humphry (1870) no presenta particularidades en su origen en ambos perezosos actuales, si bien se expande mucho cerca de la inserción, uniéndose al *gracilis* y también al *M. Semitendinosus* (esto último en *Choloepus*). Actúa como flexor del zeugopodio y abductor del fémur.

M. semitendinosus: se origina de la tuberosidad isquiádica por medio de un tendón conjunto con el *m. biceps femoris*, adyacente y craneal a la entesis del *m. semimembranosus*. Jouffroy (1971) describe un tendón de origen adicional en el sacro, mientras que Windle y Parsons (1899) lo describe con origen únicamente isquiádica. Este músculo es otro de los tres que se insertan en la cara medial de la tibia por medio del tendón *pes anserinus*. Las descripciones aportadas por Macalister (1869) y Humphry (1870) no difieren significativamente, excepto en que el segundo autor lo describe como insertándose en el cóndilo femoral medial en *Bradypus*. Al igual que el *m. biceps femoris*, es un flexor del zeugopodio y abductor del fémur.

M. semimembranosus: este músculo, al igual que los dos anteriores, se origina en *Choloepus* y *Bradypus* (Humphry, 1870) sobre la tuberosidad isquiádica, adyacente al *m. semitendinosus*, aunque Macalister (1869) lo describe originándose por un tendón común con el *m. semitendinosus*. Se inserta en *Bradypus* en el borde postero-medial del cóndilo medial de la tibia, profundo al ligamento tibial colateral (Windle y Parsons, 1899), y en el borde medial del fémur (Macalister, 1869). Humphry (1870) sólo describe una inserción femoral para *Bradypus*. Actúa como flexor del zeugopodio y extensor del fémur.

M. gastrocnemius: su origen, de naturaleza doble, se verifica sobre la cara posterior del fémur, inmediatamente proximal a ambos cóndilos (Humphry, 1870; Windle y Parsons, 1899). Ambos vientres se unen en una aponeurosis común que se prolonga

en un fuerte tendón que se inserta en el tuber calcanei junto con el *m. soleus*. En ambos perezosos actuales presenta la configuración usual vista en otros mamíferos (Windle y Parsons, 1899). Macalister (1869) describe el *m. soleus* como un tercer vientre del *m. gastrocnemius*. Actúa como extensor del autopodio y asiste en la flexión de la articulación femoro-tibial.

M. soleus: se origina del borde posterior de la mitad proximal de la tibia y de una pequeña superficie en la cara posterolateral del tercio proximal de la fibula, pero en los perezosos de la región mesodistal (Windle y Parsons, 1899) o inclusive también de la fabella (Mendel 1981b), insertándose en el tuber calcanei junto con el *m. gastrocnemius* (Macalister, 1870; Humphry, 1870). Windle y Parsons (1899) añaden que al parecer en xenartros en general el soleus se inserta con su propio tendón en el túbulo calcáneo, sin unirse con el *m. gastrocnemius* en el *tendo calcaneus*, pero Mendel (1981b) acota que a veces se une a la cabeza medial del *m. gastrocnemius* justo antes de la inserción. Actúa como extensor del autopodio.

M. popliteus: Este músculo se origina por medio de un tendón en el cóndilo lateral del fémur, pasa por la cara posterior de la articulación femoro-tibial y se inserta en la mitad medial y proximal de la faz posterior de la tibia. Macalister (1869), Humphry (1870) y Windle y Parsons (1899) describen un hueso sesamoideo en el tendón de origen en *Bradypus* y *Choloepus*, que se desliza sobre la cara posterior expandida del cóndilo tibial medial. Su función es flexionar el zeugopodio y rotar la tibia internamente.

M. tibialis anterior: se origina de la cara anterior de tibia y fibula, insertándose en el entocuneiforme y el metatarsal I reducido en *Bradypus*, y en los tendones de los otros músculos flexores digitales en *Choloepus* (Macalister, 1869; Humphry, 1870; Windle y Parsons, 1899). En *Myrmecophaga* (Macalister, 1869) se inserta en el entocuneiforme y la base del metatarsal I, en *Cyclopes* solamente en el entocuneiforme (ver Humphry, 1870), mientras que en *Tamandua* se inserta en un sesamoideo plantar. Actúa como flexor del autopodio.

M. tibialis posterior: se origina de la cara posterior de la mitad distal de la diáfisis tibial y se inserta en la cara ventral del entocuneiforme (Macalister, 1870; Humphry, 1870; Windle y Parsons, 1899) y del navicular, actuando como extensor de la articulación cruro-astragalar, y eventualmente como rotador interno del autopodio.

M. quadratus plantae: se origina de ambos lados del túbulo calcáneo, por delante de ambos procesos, siendo el origen del lado medial mucho más extenso que el otro. Macalister

(1869) y Humphry (1870) no lo describen. Mendel (1981) describe el origen en perezosos actuales como ocupando por completo la cara ventral del túber además de las caras lateral y medial. Según Windle y Parsons (1899), se halla bien desarrollado en perezosos y en vermilinguas. Se inserta en los tendones del *m. flexor digitorum longus* y actúa como flexor de los dedos.

M. extensor digitorum longus y *m. peroneus tertius*: estos músculos se originan del epicóndilo femoral y cabeza de la fibula, y de la superficie lateral de la tibia, respectivamente (Macalister, 1870; Windle y Parsons, 1899). Se insertan mediante cuatro tendones en el borde proximal de la cara dorsal de las falanges de los dedos II a V, aunque las descripciones presentes en la literatura cerca de la condición en los perezosos actuales varían. Actúa como extensor de los dedos citados y también como flexor de la articulación cruro-astragalar.

M. peroneus longus: se origina de la mitad proximal de la fibula, proximalmente al *m. peroneus brevis* (Humphry, 1870), aunque Macalister (1869) y Windle y Parsons (1899) lo describen como originándose también del cóndilo lateral del fémur en *Bradypus*. Estos mismo autores coinciden en describirlo como insertándose en la base del metatarsal V o en su defecto el más externo, mientras que en los vermilinguas cruza el pie ventralmente para insertarse en los otros metatarsales.

M. peroneus brevis: este músculo se origina del borde lateral de la mitad distal de la fibula, medial y anterior al *m. peroneus longus* y se inserta en la base del metatarsal V (Macalister, 1869; Humphry, 1870; Windle y Parsons, 1899); según Mendel (1981), en perezosos está a veces ausente. Actúa como extensor del autopodio.

Muchos de los músculos que se describen a continuación presentan la particularidad de mostrar inserciones altamente modificadas debido a la reducción del número de dígitos evidenciada por ambos perezosos actuales. Dado que todos los géneros del Santacrucense parecen ser pentadáctilos, se asume que la descripción de la estructura muscular observada en los osos hormigueros actuales como *Tamandua* y *Myrmecophaga* será más informativa.

M. flexor digitorum longus: este músculo se origina de la cara posterior de la diáfisis tibial, distalmente al *m. soleus* (Macalister, 1870) y de la cara posterior de la fibula, pasando por un surco en la cara posterior del maléolo tibial, para insertarse en el borde ventral y proximal de las falanges (Humphry, 1870; Windle y Parsons, 1899; Mendel, 1981). Actúa como flexor de los dedos y extensor del autopodio.

M. plantaris: en *Bradypus* y *Choloepus* este músculo se origina en del borde lateral del tercio distal del fémur, proximal y adyacente al epicóndilo lateral y a la entesis de origen del *m. gastrocnemius*, insertándose en el tendón del *m. flexor digitorum longus* (Macalister, 1869). Humphry (1870) lo describe como insertándose en un “hueso supernumerario plano”, que podría corresponder a un sesamoideo como el presente en algunos vermilinguas. Windle y Parsons (1899) lo describen como ausente en *Choloepus* Actúa como extensor del autopodio.

APÉNDICE II. Matriz de correlación de las variables utilizadas (sólo para los especímenes actuales)

| | LE | FGL | AGL | LH | DTH | DAPH | LCH | AFADH | PVTH | PTH | PMEH | AEDH | TMH | TmH | AMTH | LU | ADU | ADUe | LO | LFU | LEU | DMU | AEU | LR | ADR | AFCR | ACR | LCR | DFCR | | |
|-------|------|------|------|------|------|------|------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|--|--|
| LE | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| FGL | 0,93 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| AGL | 0,96 | 0,96 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| LH | 0,79 | 0,83 | 0,84 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| DTH | 0,79 | 0,83 | 0,84 | 0,59 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| DAPH | 0,94 | 0,93 | 0,96 | 0,74 | 0,83 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| LCH | 0,92 | 0,96 | 0,97 | 0,88 | 0,81 | 0,93 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| AFADH | 0,91 | 0,96 | 0,94 | 0,85 | 0,82 | 0,93 | 0,96 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| PVTH | 0,93 | 0,93 | 0,93 | 0,88 | 0,74 | 0,90 | 0,94 | 0,92 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| PTH | 0,94 | 0,92 | 0,95 | 0,82 | 0,79 | 0,91 | 0,94 | 0,91 | 0,94 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| PMEH | 0,67 | 0,78 | 0,74 | 0,51 | 0,89 | 0,77 | 0,75 | 0,77 | 0,66 | 0,70 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| AEDH | 0,83 | 0,92 | 0,89 | 0,73 | 0,92 | 0,89 | 0,91 | 0,94 | 0,84 | 0,86 | 0,92 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| TMH | 0,91 | 0,92 | 0,93 | 0,73 | 0,84 | 0,91 | 0,91 | 0,90 | 0,87 | 0,90 | 0,76 | 0,90 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| TmH | 0,74 | 0,69 | 0,69 | 0,51 | 0,68 | 0,74 | 0,63 | 0,68 | 0,64 | 0,67 | 0,58 | 0,67 | 0,69 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| AMTH | 0,92 | 0,92 | 0,92 | 0,72 | 0,86 | 0,93 | 0,89 | 0,90 | 0,86 | 0,89 | 0,77 | 0,89 | 0,95 | 0,85 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| LU | 0,77 | 0,80 | 0,81 | 0,98 | 0,59 | 0,72 | 0,84 | 0,83 | 0,87 | 0,80 | 0,49 | 0,71 | 0,71 | 0,57 | 0,72 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | |
| ADU | 0,92 | 0,90 | 0,92 | 0,68 | 0,86 | 0,93 | 0,90 | 0,89 | 0,85 | 0,88 | 0,77 | 0,88 | 0,90 | 0,70 | 0,89 | 0,66 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | |
| ADUe | 0,94 | 0,94 | 0,95 | 0,75 | 0,89 | 0,95 | 0,93 | 0,94 | 0,88 | 0,91 | 0,80 | 0,92 | 0,93 | 0,76 | 0,95 | 0,74 | 0,95 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | |
| LO | 0,89 | 0,80 | 0,83 | 0,49 | 0,83 | 0,86 | 0,76 | 0,76 | 0,74 | 0,80 | 0,72 | 0,78 | 0,84 | 0,76 | 0,87 | 0,49 | 0,91 | 0,90 | 1,00 | | | | | | | | | | | | |
| LFU | 0,68 | 0,72 | 0,72 | 0,96 | 0,49 | 0,62 | 0,77 | 0,75 | 0,81 | 0,73 | 0,39 | 0,61 | 0,61 | 0,47 | 0,62 | 0,98 | 0,53 | 0,63 | 0,35 | 1,00 | | | | | | | | | | | |
| LEU | 0,94 | 0,93 | 0,95 | 0,86 | 0,80 | 0,91 | 0,95 | 0,93 | 0,94 | 0,94 | 0,70 | 0,87 | 0,90 | 0,69 | 0,89 | 0,84 | 0,89 | 0,93 | 0,80 | 0,76 | 1,00 | | | | | | | | | | |
| DMU | 0,92 | 0,93 | 0,93 | 0,76 | 0,84 | 0,94 | 0,93 | 0,93 | 0,88 | 0,89 | 0,77 | 0,90 | 0,89 | 0,66 | 0,88 | 0,74 | 0,94 | 0,94 | 0,85 | 0,63 | 0,90 | 1,00 | | | | | | | | | |
| AEU | 0,89 | 0,87 | 0,88 | 0,76 | 0,67 | 0,89 | 0,89 | 0,90 | 0,85 | 0,85 | 0,61 | 0,79 | 0,81 | 0,63 | 0,82 | 0,73 | 0,89 | 0,87 | 0,78 | 0,63 | 0,86 | 0,91 | 1,00 | | | | | | | | |
| LR | 0,67 | 0,71 | 0,71 | 0,96 | 0,48 | 0,61 | 0,76 | 0,74 | 0,80 | 0,72 | 0,38 | 0,61 | 0,61 | 0,46 | 0,61 | 0,98 | 0,53 | 0,62 | 0,34 | 1,00 | 0,75 | 0,63 | 0,62 | 1,00 | | | | | | | |
| ADR | 0,85 | 0,89 | 0,90 | 0,77 | 0,83 | 0,88 | 0,90 | 0,89 | 0,86 | 0,88 | 0,79 | 0,89 | 0,86 | 0,73 | 0,89 | 0,78 | 0,83 | 0,90 | 0,73 | 0,71 | 0,88 | 0,84 | 0,77 | 0,71 | 1,00 | | | | | | |
| AFCR | 0,89 | 0,93 | 0,94 | 0,83 | 0,85 | 0,90 | 0,94 | 0,93 | 0,90 | 0,91 | 0,79 | 0,92 | 0,92 | 0,67 | 0,90 | 0,81 | 0,89 | 0,93 | 0,79 | 0,72 | 0,94 | 0,90 | 0,83 | 0,72 | 0,91 | 1,00 | | | | | |
| ACR | 0,91 | 0,94 | 0,96 | 0,84 | 0,82 | 0,93 | 0,97 | 0,95 | 0,92 | 0,91 | 0,77 | 0,91 | 0,90 | 0,68 | 0,91 | 0,81 | 0,90 | 0,93 | 0,79 | 0,72 | 0,93 | 0,92 | 0,89 | 0,71 | 0,91 | 0,94 | 1,00 | | | | |
| LCR | 0,87 | 0,93 | 0,93 | 0,93 | 0,78 | 0,88 | 0,96 | 0,95 | 0,93 | 0,89 | 0,71 | 0,89 | 0,86 | 0,65 | 0,87 | 0,91 | 0,83 | 0,89 | 0,67 | 0,86 | 0,92 | 0,88 | 0,85 | 0,85 | 0,91 | 0,93 | 0,95 | 1,00 | | | |
| DFCR | 0,89 | 0,92 | 0,95 | 0,80 | 0,85 | 0,92 | 0,94 | 0,93 | 0,89 | 0,90 | 0,79 | 0,91 | 0,91 | 0,69 | 0,91 | 0,78 | 0,88 | 0,93 | 0,79 | 0,69 | 0,92 | 0,90 | 0,84 | 0,69 | 0,91 | 0,95 | 0,95 | 0,92 | 1,00 | | |

Apéndice II

Toledo Néstor - Tesis doctoral

| | DTF | ACF | AITR | LF | ACF2 | AICF | AEDF | AFIF | LCL | LCM | ASP | LT | ATT | LMT | DAPT | LFMT | LMOT | AMOT | ACLT | LFLT | AMT | LFIB | LFEF | LPEL | LIL | LIS | ATAST | LAST | LFECa | LFEnA | LCAST | LCAL | LFCAL | ATCAL | | | |
|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|------|-------|-------|-------|------|-------|-------|--|--|--|
| DTF | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ACF | 0,92 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| AITR | 0,92 | 0,96 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| LF | 0,76 | 0,90 | 0,90 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ACF2 | 0,91 | 0,99 | 0,96 | 0,91 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| AICF | 0,93 | 0,97 | 0,96 | 0,90 | 0,97 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| AEDF | 0,94 | 0,98 | 0,97 | 0,89 | 0,98 | 0,99 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| AFIF | 0,84 | 0,87 | 0,86 | 0,86 | 0,87 | 0,91 | 0,89 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| LCL | 0,88 | 0,92 | 0,95 | 0,92 | 0,92 | 0,97 | 0,96 | 0,89 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| LCM | 0,89 | 0,93 | 0,95 | 0,89 | 0,93 | 0,97 | 0,96 | 0,87 | 0,98 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ASP | 0,90 | 0,94 | 0,92 | 0,86 | 0,94 | 0,94 | 0,95 | 0,85 | 0,90 | 0,90 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| LT | 0,74 | 0,87 | 0,87 | 0,98 | 0,87 | 0,88 | 0,87 | 0,84 | 0,91 | 0,88 | 0,83 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ATT | 0,90 | 0,94 | 0,94 | 0,91 | 0,94 | 0,96 | 0,96 | 0,86 | 0,97 | 0,96 | 0,90 | 0,90 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| LMT | 0,87 | 0,90 | 0,93 | 0,90 | 0,91 | 0,95 | 0,93 | 0,89 | 0,96 | 0,95 | 0,89 | 0,90 | 0,96 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| DAPT | 0,90 | 0,91 | 0,94 | 0,89 | 0,91 | 0,95 | 0,94 | 0,88 | 0,97 | 0,97 | 0,90 | 0,88 | 0,95 | 0,96 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| LFMT | 0,85 | 0,93 | 0,95 | 0,91 | 0,93 | 0,95 | 0,94 | 0,86 | 0,96 | 0,96 | 0,89 | 0,89 | 0,94 | 0,93 | 0,93 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| LMOT | 0,87 | 0,83 | 0,82 | 0,77 | 0,84 | 0,87 | 0,86 | 0,84 | 0,87 | 0,88 | 0,82 | 0,75 | 0,88 | 0,86 | 0,89 | 0,84 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| AMOT | 0,92 | 0,96 | 0,95 | 0,88 | 0,96 | 0,97 | 0,97 | 0,85 | 0,94 | 0,94 | 0,93 | 0,86 | 0,96 | 0,92 | 0,93 | 0,93 | 0,86 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ACLT | 0,89 | 0,94 | 0,94 | 0,90 | 0,94 | 0,96 | 0,96 | 0,87 | 0,94 | 0,94 | 0,92 | 0,89 | 0,97 | 0,94 | 0,93 | 0,93 | 0,86 | 0,97 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| LFLT | 0,90 | 0,93 | 0,90 | 0,88 | 0,93 | 0,94 | 0,94 | 0,88 | 0,91 | 0,91 | 0,89 | 0,88 | 0,94 | 0,91 | 0,89 | 0,89 | 0,85 | 0,93 | 0,94 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| AMT | 0,93 | 0,97 | 0,96 | 0,91 | 0,97 | 0,99 | 0,99 | 0,90 | 0,97 | 0,97 | 0,94 | 0,89 | 0,98 | 0,96 | 0,95 | 0,95 | 0,89 | 0,98 | 0,98 | 0,96 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| LFIB | 0,71 | 0,83 | 0,83 | 0,95 | 0,83 | 0,84 | 0,83 | 0,80 | 0,87 | 0,84 | 0,79 | 0,97 | 0,86 | 0,86 | 0,84 | 0,85 | 0,69 | 0,83 | 0,84 | 0,85 | 0,84 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | |
| LFEF | 0,75 | 0,87 | 0,83 | 0,80 | 0,88 | 0,83 | 0,85 | 0,70 | 0,81 | 0,81 | 0,82 | 0,77 | 0,81 | 0,78 | 0,78 | 0,83 | 0,65 | 0,83 | 0,81 | 0,79 | 0,82 | 0,78 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | |
| LPEL | 0,90 | 0,93 | 0,95 | 0,90 | 0,93 | 0,96 | 0,95 | 0,87 | 0,96 | 0,95 | 0,92 | 0,88 | 0,94 | 0,94 | 0,95 | 0,95 | 0,85 | 0,93 | 0,92 | 0,90 | 0,95 | 0,84 | 0,81 | 1,00 | | | | | | | | | | | | | |
| LIL | 0,85 | 0,92 | 0,94 | 0,92 | 0,92 | 0,93 | 0,93 | 0,87 | 0,93 | 0,92 | 0,90 | 0,89 | 0,91 | 0,91 | 0,92 | 0,93 | 0,80 | 0,90 | 0,90 | 0,88 | 0,92 | 0,85 | 0,81 | 0,98 | 1,00 | | | | | | | | | | | | |
| LIS | 0,88 | 0,85 | 0,90 | 0,79 | 0,85 | 0,91 | 0,90 | 0,80 | 0,93 | 0,94 | 0,85 | 0,78 | 0,91 | 0,93 | 0,93 | 0,91 | 0,86 | 0,89 | 0,88 | 0,84 | 0,91 | 0,75 | 0,74 | 0,95 | 0,88 | 1,00 | | | | | | | | | | | |
| ATAST | 0,92 | 0,88 | 0,87 | 0,78 | 0,89 | 0,91 | 0,91 | 0,84 | 0,88 | 0,89 | 0,88 | 0,75 | 0,90 | 0,88 | 0,90 | 0,86 | 0,95 | 0,90 | 0,89 | 0,87 | 0,92 | 0,70 | 0,73 | 0,87 | 0,82 | 0,87 | 1,00 | | | | | | | | | | |
| LAST | 0,83 | 0,93 | 0,93 | 0,93 | 0,93 | 0,94 | 0,93 | 0,89 | 0,93 | 0,91 | 0,88 | 0,91 | 0,93 | 0,92 | 0,90 | 0,94 | 0,80 | 0,93 | 0,94 | 0,90 | 0,95 | 0,87 | 0,81 | 0,91 | 0,90 | 0,83 | 0,84 | 1,00 | | | | | | | | | |
| LFECa | 0,91 | 0,94 | 0,93 | 0,88 | 0,94 | 0,96 | 0,95 | 0,89 | 0,94 | 0,93 | 0,90 | 0,87 | 0,96 | 0,93 | 0,92 | 0,92 | 0,86 | 0,95 | 0,95 | 0,94 | 0,97 | 0,83 | 0,80 | 0,92 | 0,89 | 0,88 | 0,90 | 0,95 | 1,00 | | | | | | | | |
| LFEnA | 0,81 | 0,89 | 0,89 | 0,89 | 0,89 | 0,89 | 0,89 | 0,85 | 0,89 | 0,86 | 0,84 | 0,87 | 0,89 | 0,89 | 0,84 | 0,90 | 0,73 | 0,88 | 0,88 | 0,88 | 0,90 | 0,84 | 0,80 | 0,89 | 0,89 | 0,81 | 0,79 | 0,94 | 0,93 | 1,00 | | | | | | | |
| LCAST | 0,89 | 0,94 | 0,94 | 0,90 | 0,94 | 0,96 | 0,96 | 0,88 | 0,95 | 0,95 | 0,91 | 0,87 | 0,95 | 0,93 | 0,94 | 0,94 | 0,89 | 0,95 | 0,95 | 0,91 | 0,96 | 0,83 | 0,82 | 0,92 | 0,90 | 0,87 | 0,91 | 0,94 | 0,94 | 0,87 | 1,00 | | | | | | |
| LCAL | 0,85 | 0,89 | 0,90 | 0,85 | 0,89 | 0,92 | 0,91 | 0,81 | 0,92 | 0,90 | 0,86 | 0,85 | 0,94 | 0,92 | 0,90 | 0,90 | 0,82 | 0,93 | 0,93 | 0,88 | 0,93 | 0,81 | 0,80 | 0,88 | 0,84 | 0,88 | 0,87 | 0,92 | 0,94 | 0,89 | 0,92 | 1,00 | | | | | |
| LFCAL | 0,87 | 0,90 | 0,91 | 0,83 | 0,91 | 0,92 | 0,92 | 0,81 | 0,91 | 0,89 | 0,89 | 0,81 | 0,93 | 0,92 | 0,90 | 0,89 | 0,79 | 0,93 | 0,93 | 0,87 | 0,93 | 0,77 | 0,82 | 0,89 | 0,84 | 0,89 | 0,86 | 0,90 | 0,93 | 0,89 | 0,90 | 0,98 | 1,00 | | | | |
| ATCAL | 0,81 | 0,88 | 0,88 | 0,81 | 0,88 | 0,88 | 0,89 | 0,77 | 0,83 | 0,81 | 0,85 | 0,80 | 0,87 | 0,83 | 0,81 | 0,83 | 0,68 | 0,90 | 0,90 | 0,86 | 0,89 | 0,76 | 0,78 | 0,82 | 0,81 | 0,75 | 0,76 | 0,89 | 0,89 | 0,86 | 0,85 | 0,90 | 0,91 | 1,00 | | | |

Apéndice III. Estimaciones de masa corporal de los especímenes fósiles

| Familia | Museo | Taxón | Numero | Escapula | Humero | Ulna | Radio | Fémur | Tibia-fíbula | Pelvis | Astrágalo | Calcáneo |
|----------------------|----------|--------------------------------|--------|----------|---------|--------|--------|---------|--------------|--------|-----------|----------|
| Folivora indet. | MPM-PV | Folivora indet. | 3404 | NA | 69,886 | NA | 44,891 | NA | NA | NA | NA | NA |
| Folivora indet. | MPM-PV | Folivora indet. | 3408 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA | 200,321 | NA |
| Folivora indet. | MPM-PV | Folivora indet. | 3458 | NA | NA | 27,953 | NA | NA | NA | NA | 117,147 | 149,29 |
| Folivora indet. | MPM-PV | Folivora indet. | 3454 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA | 90,383 | NA |
| Folivora indet. | MPM-PV | Folivora indet. | 3462 | 15,823 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA |
| Megalonychidae | FMNH | <i>Eucholoeops ingens</i> | 13280 | NA | 35,728 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA |
| Megalonychidae | MPM-PV | <i>Eucholoeops</i> sp. | 3402 | 62,168 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA |
| Megalonychidae | MPM-PV | <i>Eucholoeops</i> sp. | 3403 | 48,236 | NA | 67,171 | NA | NA | NA | 84,423 | NA | NA |
| Megalonychidae | MPM-PV | <i>Eucholoeops</i> sp. | 3651 | 54,961 | 79,855 | 73,365 | 34,509 | 72,956 | NA | NA | NA | 125,801 |
| Megalonychidae | AMNH | Megalonychidae indet. | 9249 | NA | 29,714 | NA | 26,898 | 38,713 | NA | NA | NA | NA |
| Megalonychidae | AMNH | Megalonychidae indet. | 94754 | NA | 31,423 | 16,423 | 29,715 | NA | NA | NA | NA | NA |
| Megatheriidae | YPM-VPPU | <i>Analcimorphus giganteus</i> | 15561 | NA | NA | NA | NA | 72,62 | 73,279 | 61,326 | 50,355 | NA |
| Megatheriidae | YPM-VPPU | <i>Prepotherium potens</i> | 15345 | NA | NA | NA | NA | 165,168 | 50,417 | NA | NA | NA |
| Megatheriidae | FMNH | <i>Schismotherium fractum</i> | 13137 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA | 50,897 | 25,087 |
| Megatherioidea basal | YPM-VPPU | <i>Hapalops angustipalatus</i> | 15562 | NA | NA | 55,353 | 36,857 | 18,681 | 26,95 | NA | NA | 98,851 |
| Megatherioidea basal | FMNH | <i>Hapalops elongatus</i> | 13123 | NA | NA | NA | NA | NA | 37,79 | NA | 40,313 | 82,675 |
| Megatherioidea basal | FMNH | <i>Hapalops elongatus</i> | 13133 | 24,462 | NA | 28,726 | 56,483 | NA | NA | NA | NA | NA |
| Megatherioidea basal | YPM-VPPU | <i>Hapalops elongatus</i> | 15155 | 27,685 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA |
| Megatherioidea basal | YPM-VPPU | <i>Hapalops indifferens</i> | 15110 | NA | NA | 50,701 | NA | 47,879 | NA | NA | NA | 118,295 |
| Megatherioidea basal | YPM-VPPU | <i>Hapalops longiceps</i> | 15523 | NA | 119,062 | 59,61 | 44,662 | 48,183 | 121,456 | NA | 66,782 | 130,263 |
| Megatherioidea basal | YPM-VPPU | <i>Hapalops platycephalus</i> | 15564 | NA | 78,374 | NA | NA | 24,88 | NA | NA | NA | NA |
| Megatherioidea basal | FMNH | <i>Hapalops rectangularis</i> | 13143 | 38,734 | 34,888 | 20,125 | NA | NA | 26,712 | NA | NA | NA |
| Megatherioidea basal | AMNH | <i>Hapalops rectangularis</i> | 9222 | 17,806 | NA | NA | 18,117 | NA | NA | 48,07 | 53,503 | 64,635 |
| Megatherioidea basal | FMNH | <i>Hapalops ruetimeyeri</i> | 13128 | NA | NA | NA | NA | 10,795 | 36,835 | NA | NA | NA |
| Megatherioidea basal | FMNH | <i>Hapalops ruetimeyeri</i> | 13130 | NA | 45,901 | 20,184 | 53,327 | NA | 28,821 | NA | NA | NA |
| Megatherioidea basal | MPM-PV | <i>Hapalops</i> sp. | 3400 | 50,027 | NA | 55,946 | 65,525 | 72,936 | 21,811 | NA | NA | 141,836 |

| Familia | Museo | Taxón | Numero | Escapula | Humero | Ulna | Radio | Fémur | Tibia- fíbula | Pelvis | Astrágalo | Calcáneo |
|----------------------|----------|------------------------------|------------|----------|--------|--------|--------|--------|------------------|--------|-----------|----------|
| Megatherioidea basal | MPM-PV | <i>Hapalops</i> sp. | 3412 | 48,58 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA |
| Megatherioidea basal | MPM-PV | <i>Hapalops</i> sp. | 3467 | NA | 51,783 | 47,965 | NA | 49,256 | 61,587 | NA | NA | NA |
| Megatherioidea basal | AMNH | <i>Hapalops</i> sp. | 9252 | 7,944 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA |
| Megatherioidea basal | YPM-VPPU | <i>Hapalops</i> sp. | 15005 | 24,991 | NA | NA | 41,117 | 22,135 | NA | NA | NA | NA |
| Megatherioidea basal | YPM-VPPU | <i>Hapalops</i> sp. | 15045 | NA | NA | NA | NA | 23,207 | 27,894 | 45,577 | NA | NA |
| Megatherioidea basal | FMNH | <i>Hapalops</i> sp. | 15103 | NA | NA | 19,154 | 20,549 | NA | NA | NA | NA | NA |
| Megatherioidea basal | YPM-VPPU | <i>Hapalops</i> sp. | 15160 | NA | 28,638 | 31,5 | NA | NA | NA | NA | NA | NA |
| Megatherioidea basal | YPM-VPPU | <i>Hapalops</i> sp. | 15183 | 43,152 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA |
| Megatherioidea basal | YPM-VPPU | <i>Hapalops</i> sp. | 15414 | 16,16 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA |
| Megatherioidea basal | YPM-VPPU | <i>Hapalops</i> sp. | 15520 | NA | 63,75 | NA | NA | 71,153 | NA | NA | NA | 150,621 |
| Megatherioidea basal | YPM-VPPU | <i>Hapalops</i> sp. | 15597 | NA | NA | NA | 22,719 | NA | 16,669 | NA | NA | NA |
| Megatherioidea basal | YPM-VPPU | <i>Hapalops</i> sp. | 15618 | NA | 48,487 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA |
| Megatherioidea basal | YPM-VPPU | <i>Hapalops</i> sp. | 15836 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA | 68,113 | NA |
| Megatherioidea basal | MLP | <i>Hapalops</i> sp. | 34-III-5-1 | NA | NA | 40,581 | NA | NA | NA | NA | NA | NA |
| Mylodontidae | FMNH | <i>Analcitherium</i> sp. | 13131 | NA | 88,226 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA |
| Mylodontidae | MPM-PV | Mylodontidae indet. | 3406 | NA | NA | NA | NA | NA | 159,03 | NA | 158,576 | 225,895 |
| Mylodontidae | FMNH | <i>Nematherium angulatum</i> | 13129 | NA | NA | 89,329 | NA | NA | NA | NA | NA | NA |

SCRIPTS DE R PARA LA ESTIMACIÓN DE MASAS CORPORALES

Se utilizaron los paquetes *MASS* y *car*.

Generación de las ecuaciones de regresión

```
"vector ecuación" <- lm("masa corporal"~"variable 1"+"variable 2"+...,
  weights=pond, data="datos")
vif("vector ecuación")
"ecuación modelo"<-stepAIC("vector ecuación", direction='both',
  criterion='AIC')
```

Cálculo del RE

```
pred<-mean(10^(as.vector(fitted("ecuación modelo"obs<-
  mean(10^(as.vector("datos"$"masa corporal"))))
RE<-obs/pred; print(paste("RE ecuación:",RE, sep=" "))
```

Cálculo del PE%

```
PE<-mean(abs(((as.vector((residuals("ecuación
  modelo"))))))/((as.vector((fitted("ecuación modelo"))))) *100);
print(paste("EP% ecuación:",PE, sep=" "))
```

Cálculo del SE

```
SE<-
  sum(exp(residuals(AICescapula)))/length(residuals(AICescapula));
print(paste("The Smearing Estimator(SE):",SE,sep=" "))
```

Predicción de la masa corporal

```
"vector salida"$"ecuación final"<-(as.vector(10^(predict("ecuación
  modelo",newdata=data.frame("variable 1"="datos
  fosiles"[,c("variable 1")], "variable 2"="datos
  fosiles"[,c("variable 2")]))))) *RE
```