

Herramientas conceptuales y metodológicas para el estudio de la morfología y paleobiología de vertebrados

Sergio F. Vizcaíno^{1 5}, M. Susana Bargo^{1 2}, Néstor Toledo^{1 5}
y Guillermo H. Cassini^{3 4 5}

Resumen

La paleobiología reconstruye la historia de vida de taxones extintos. Una forma de estudiar la paleobiología de vertebrados es asumir que existe una estrecha relación entre forma y función, de manera que la última puede inferirse a partir de la primera (principio de correlación forma-función). Este enfoque integrador combina la biología de vertebrados actuales (morfología, filogenia, desarrollo e historia de vida, comportamiento, metabolismo y fisiología, etc.), la física e ingeniería (biomecánica, física de materiales), la química (análisis isotópicos de tejidos animales) y las matemáticas y estadísticas (modelado, métodos probabilísticos o permutacionales, etc.), entre otros aspectos y disciplinas. Un protocolo básico para estudios paleobiológicos basado en la correlación forma-función identifica tres atributos biológicos esenciales para cada taxón: tamaño corporal, preferencia y uso de sustrato y alimentación. Las herramientas metodológicas más generalizadas son la morfología funcional, la biomecánica y la ecomorfología. Nuestro grupo ha estudiado mayormente las implicaciones funcionales del esqueleto y la morfología dental y sus consecuencias sobre el rol biológico que los vertebrados extintos de América del Sur desempeñaron en sus paleoecosistemas. El estudio de otros rasgos, como la audición y la visión, mejorará la discriminación de nichos en ecosistemas pasados.

Palabras clave: biomecánica; morfología funcional; ecomorfología; paleoecología

Abstract

Conceptual and methodological tools for the study of the morphology and paleobiology of vertebrates. Paleobiology reconstructs the life history of extinct taxa. One way to study vertebrate paleobiology is to assume that there is a close relationship between form and function, so that the latter can be inferred from the first (form-function principle). This integrated approach combines biology of extant vertebrates (morphology, phylogeny, development and life history, behavior, metabolism and physiology, etc.), physics and engineering (biomechanics, physics of materials), chemistry (isotopic analysis animals) and mathematics and statistics (modeling, probabilistic or permutational methods, etc.),

¹ División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Unidades de Investigación Anexo Museo, FCNyM-UNLP, 60 y 122, 1900 La Plata, Argentina. vizcaino@fcnym.unlp.edu.ar

² CIC. Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires.

³ División Mastozoología, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

⁴ Departamento de Ciencias Básicas, Universidad Nacional de Luján, Luján, Buenos Aires, Argentina.

⁵ CONICET. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

among other issues and disciplines. A basic protocol for paleobiological studies based on the correlation between form and function identifies three essential biological attributes for each taxon: body size, preference and substrate use, and feeding. The most widespread methodological tools are functional morphology, biomechanics and ecomorphology. Our group has studied mostly the functional implications of skeletal and dental morphology and its impact on the biological role that extinct South American vertebrates played in their paleoecosystems. The study of other features, such as hearing and vision, will improve the discrimination of niches in past ecosystems.

Key Words: Biomechanics; functional morphology; ecomorphology; paleoecology

Introducción

En paleontología de vertebrados el mayor aporte de información sobre paleobiología, la forma de vida de los organismos del pasado (Abel, 1911), surge de los huesos y dientes fosilizados, especialmente de su morfología (aunque existen otras fuentes importantes como su biogeoquímica). Así, una forma de abordar la paleobiología es aplicando un principio de correlación forma-función; es decir, que existe una estrecha relación entre una y otra, de manera que la última puede inferirse a partir de la primera (Radinsky, 1987). En el marco de la División Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata, en los últimos 20 años se ha conformado un grupo de investigación basado en este principio, dedicado mayormente a la paleobiología de mamíferos extintos. El primer aporte fue un estudio de morfología funcional del aparato masticatorio de un peculiar armadillo del Mioceno temprano de Patagonia (Vizcaíno, 1994). En los años siguientes, en colaboración con el Dr. Richard Fariña (Universidad de la República, Uruguay) se inició una serie de investigaciones paleobiológicas sobre megamamíferos del Pleistoceno, que incluía estimación de tamaño corporal y análisis biomecánicos de los aparatos locomotores y masticatorios, alternada con algunas incursiones preliminares en aspectos específicos de otros vertebrados de otros tiempos geológicos, como dinosaurios (Mazzetta *et al.*, 2000; Otero y Vizcaíno, 2008), aetosaurios (Desojo y Vizcaíno, 2009) y aves (Vizcaíno y Fariña, 1999; Palmqvist y Vizcaíno, 2003). El desarrollo de estos estudios incluyó la concreción de la primera tesis dedicada específicamente a la paleobiología de vertebrados en la Argentina, la que trató el aparato masticatorio de los perezosos pleistocenos (Bargo, 2001a). Los resultados sobre megafauna pleistocena publicados en revistas científicas junto con otras consideraciones inéditas fueron sintetizados en un libro de texto de difusión internacional (Fariña *et al.*, 2013).

A partir del año 2003 se inició, en colaboración con el Dr. Richard Kay (Duke University, North Carolina, EEUU), un programa de investigaciones paleobiológicas del ensamble de vertebrados del Mioceno temprano (Edad Santacrucense) de Patagonia, otra fauna icónica del Cenozoico de América del Sur. Para este programa se planteó desde un principio un protocolo de investigación que debía aplicarse sistemáticamente a todos los linajes involucrados (véase más abajo). Sergio Vizcaíno y Susana Bargo iniciaron los estudios sobre xenartros y Kay sobre primates; a partir de 2006 y 2007, se incorporaron Guillermo Cassini y Néstor Toledo para estudiar el aparato masticatorio de los ungulados y el esqueleto postcraneano de los perezosos como tema de sus tesis doctorales, las que fueron defendidas en 2011 y 2012, respectivamente. Así se conformó el núcleo de este grupo de trabajo. Los resultados de la aplicación de este protocolo a los diferentes linajes de vertebrados (con la colaboración de otros investigadores) fueron integrados con un cúmulo de información contextual (tefrocronología, sedimentología, trazas fósiles y paleoflora) para reconstruir la paleoecología del extremo austral del continente

durante el momento de un óptimo climático del Cenozoico, en un libro editado por Vizcaíno, Kay y Bargo (2012a).

A lo largo de este recorrido, fue necesario invertir mucho esfuerzo en la búsqueda, discusión y definición del marco conceptual en el que realizar nuestras investigaciones, establecer protocolos de trabajo e identificar o desarrollar metodologías apropiadas. Durante los últimos dos años hemos trabajado en la redacción de un texto que representa la acumulación de la experiencia adquirida y la visión global consensuada (Vizcaíno *et al.*, en prensa).

Los paleobiólogos intentamos dilucidar los modos de vida de los organismos del pasado, determinar la naturaleza de las interacciones de los diferentes organismos entre sí y con sus entornos, cómo estas interacciones han cambiado a través del tiempo y, finalmente, lo que estos patrones y procesos podrían decir acerca del futuro de la vida en la Tierra (Vizcaíno, 2014). Al hacerlo, enfrentamos el problema de interpretar la biodiversidad pasada cuando ésta incluye organismos que tenían morfologías y modos de vida diferentes de los actuales. Como señalamos antes, el enfoque principal de nuestro grupo es la aplicación del principio de correlación forma-función; a partir de la búsqueda de la comprensión del diseño biológico de los vertebrados fósiles de América del Sur, principalmente mamíferos, pretendemos interpretar su papel en los sucesivos ecosistemas del pasado geológico. Esto proporciona información crucial en la comprensión de su evolución y, en consecuencia, de los paleoambientes en que vivieron.

Nuestro enfoque implica la integración de información, conceptos y métodos de múltiples disciplinas. Incluye, entre otros, la combinación de datos provenientes de la biología de vertebrados actuales (morfología, filogenia, desarrollo e historia de vida, comportamiento, metabolismo y fisiología, etc.), de la física e ingeniería (biomecánica, física de materiales), de la química (análisis isotópicos de tejidos animales, por ej.) y la aplicación de herramientas matemáticas y estadísticas (modelado, métodos probabilísticos o permutacionales, etc.). Aunque el estudio de los vertebrados actuales y extintos difiere en las épocas en que vivieron los organismos y en la cantidad de información disponible, lo abordamos con un mismo marco conceptual.

En las secciones siguientes trataremos brevemente el marco conceptual, nuestras aproximaciones metodológicas, las líneas de investigación que llevamos a cabo y los principales resultados alcanzados.

Marco conceptual

Como ya fue mencionado, el eje central de nuestra aproximación a la paleobiología es el principio de correlación forma - función (Radinsky, 1987). Partiendo de la premisa de que el diseño (en este caso la morfología) determina la capacidad de los organismos de explotar los recursos (Wainwright y Reilly, 1994), conociendo el diseño de los animales puede interpretarse cuál fue su rol

en los sucesivos ecosistemas del pasado geológico (Vizcaíno, 2014), aportando información crucial para entender la evolución de los ecosistemas.

Aporte de la investigación al estudio de la evolución de los vertebrados

Nuestra investigación aporta particularmente al entendimiento de la evolución de los vertebrados cenozoicos de América del Sur, no solo desde el punto de vista de los linajes, sino también de las comunidades de las que formaron parte y de los ambientes que habitaron. Ejemplos específicos de la aplicación de nuestros análisis al estudio de los linajes, son las aproximaciones ontogenéticas ya aplicadas a notoungulados y los análisis de la variación del tamaño corporal en el clado Pilosa antes mencionados. En un contexto más general, los estudios de correlación entre forma y función considerando el marco filogenético identifican adaptaciones (entendidas como autoapomorfias promovidas por selección natural) y complejos de caracteres lógicamente correlacionados que responden funcionalmente a esas adaptaciones. Finalmente, su aplicación en los organismos extintos (paleobiología) permite calibrar temporalmente la aparición de las adaptaciones.

Para nosotros, un estudio paleobiológico integral implica una secuencia de análisis que incluye describir la forma, modelar o inferir la función, generar hipótesis sobre las facultades y especular sobre el rol biológico. Ciertamente, las inferencias sobre comportamiento en organismos extintos deben interpretarse considerando la filogenia, ya que la morfología representa un compromiso de grado variable entre la adaptación del organismo y su historia evolutiva. Sin embargo, si un linaje desarrolla un fenotipo adaptado a una determinada condición ambiental, no necesariamente debe ser idéntico a los modelos actuales, por lo que se pueden requerir aproximaciones no filogenéticas.

Justamente, como mencionamos más arriba, uno de los problemas más complejos que enfrentan los paleobiólogos se presenta cuando la biodiversidad pasada incluye o está dominada por organismos con morfologías y formas de vida distintos de los actuales (Vizcaíno, 2014). Esto afecta la interpretación de las interacciones de los diferentes organismos entre sí y con sus entornos y de cómo estas interacciones han cambiado a través del tiempo. Los conceptos de uniformismo (o actualismo, la idea de que los materiales, condiciones y tasas de los procesos se han mantenido relativamente constantes en el tiempo) y la analogía (la extrapolación de las características de organismos modernos a los del pasado) juegan un papel preponderante en la interpretación paleobiológica. Éstos deben utilizarse como una guía para el pasado, pero sólo cuando se puede estar razonablemente seguro de que las formas extintas son similares (morfológica y fisiológicamente) y filogenéticamente cercanas a las formas existentes con los que se comparan. Frecuentemente los organismos extintos son muy diferentes de sus parientes más cercanos (*e.g.* perezosos y gliptodontes cenozoicos en comparación con los perezosos arborícolas y armadillos actuales) o directamente su morfología general no está claramente representada hoy en día (*e.g.* la fauna

de Burgess Shale, Columbia Británica, Canadá). Puesto que estos organismos no tienen análogos modernos, no se puede confiar en una referencia actualista directa a la biología de sus parientes más cercanos para interpretar su paleobiología. Si el uso de las formas modernas no se contextualiza adecuadamente “condena el pasado a ser como el presente”, generando reconstrucciones insatisfactorias o desconcertantes. En muchos casos un enfoque demasiado simplista, basado únicamente en el actualismo y en análogos modernos, produce ya sea resultados predecibles (e.g. la capacidad de cavar de muchos armadillos extintos es muy similar a la de los armadillos modernos; Vizcaíno *et al.*, 2003; 2006a; 2012b) o reconstrucciones sin sentido (e.g. el uso de una única ecuación alométrica basada en el diámetro transversal del fémur produce una estimación de casi 100 toneladas de masa corporal para el perezoso terrestre *Megatherium americanum*; Fariña *et al.*, 1998). Esto no implica la refutación del actualismo y del uso de análogos, sino una extensión de las herramientas de investigación paleobiológica más allá de ellos (Vizcaíno, 2014). Cuando no se encuentran homologías adecuadas se puede acudir a analogías, preferentemente biológicas. Cuando no se dispone de buenos análogos biológicos se puede recurrir a análogos mecánicos, sean existentes o conceptuales (véase, el Método Paradigmático propuesto por Rudwick, 1964). Esta analogía funcional (ya sea biológica o mecánica) debe ser corroborada mediante evidencia indirecta, como evaluar la coherencia con los principios de la mecánica.

Finalmente, entendemos que para evitar equívocos o ambigüedades en el proceso de la comunicación científica, es necesario definir claramente los términos y conceptos básicos de la investigación (véase Cuadro).

Aproximaciones metodológicas

Las principales herramientas metodológicas que utilizamos son la morfología funcional, la biomecánica y la ecomorfología. La morfología funcional analiza de qué manera la forma causa, permite o restringe las funciones que puede realizar un organismo; la biomecánica analiza las relaciones entre forma y función de los organismos utilizando los principios de la física y la ingeniería; finalmente, la ecomorfología analiza la variación de la forma en relación con el ambiente, la ontogenia y la filogenia (Plotnick y Baumiller, 2000).

Definimos a la **morfología funcional** como una aproximación causal, comparativa e inferencial, que se concentra en una interfase entre forma y biología, que es la función (Vizcaíno *et al.*, en prensa). Engloba el estudio de las relaciones entre la forma o diseño anatómico de una estructura biológica y el conjunto de funciones que puede realizar, con un enfoque mayormente cualitativo. En paleobiología la función no es verificable mediante observaciones directas y sólo se cuenta con la forma como punto de partida de la inferencia morfofuncional. Algunas ventajas de este tipo de aproximación inferencial a la estructura y la función son (Oxnard, 1984): 1, que permite analizar diferentes

regiones anatómicas y una diversidad de grupos animales mucho más grande que la que puede ser involucrada en un diseño experimental; 2, que es capaz de lidiar con especímenes raros, incompletos y fragmentarios de una manera imposible para un enfoque experimental (especialmente importante en paleobiología); 3, que puede requerir sólo el estudio de especímenes de museos ya colectados, sin la necesidad de interferir con especies vivas. La morfología funcional está fuertemente centrada en un conocimiento profundo de la anatomía de las formas en estudio, por lo que es sustancial el trabajo directo sobre los especímenes, tanto de los fósiles como de los organismos actuales que se utilicen como muestra comparativa.

Nos referimos a **morfología** como el estudio de la forma (incluyendo el tamaño) y estructura de los organismos, involucrando aspectos de la organización con un significado funcional (binomio forma-función o Ley de la correlación orgánico-funcional de Cuvier). Definimos como **rasgo** a cualquier parte, atributo o carácter de un organismo, sea morfológico, de comportamiento, fisiológico, etc., y como **forma** (en inglés, *form*) a la apariencia, configuración o composición de un rasgo, incluyendo el tamaño. Cuando nos referimos a la forma con exclusión del tamaño, utilizamos los términos figura, silueta o contorno (*shape*). Asimismo, distinguimos **función** (qué efecto produce un rasgo) de **facultad** (la actividad que puede hacer el organismo con esa función) y de **rol biológico** (para qué se utiliza la facultad). Por ejemplo, en muchos mamíferos la contracción del músculo tríceps produce extensión del antebrazo (función) al cavar (facultad) para construir un refugio u obtener alimento (rol biológico).

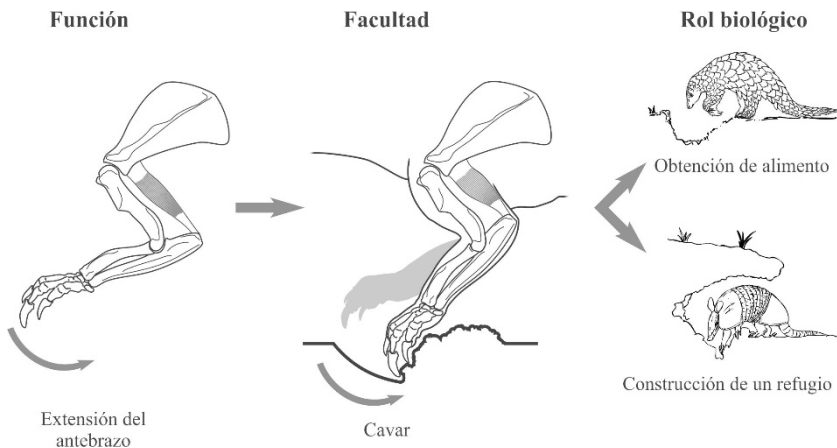


Figura: Ejemplo de vinculación de la morfología de un rasgo y su significado biológico. En armadillos y pangolines, como en otros mamíferos, la función del músculo tríceps es extender el antebrazo, lo que les otorga la facultad de cavar, cuyo rol biológico puede ser obtener alimento y, construir un refugio, entre otros.

La **biomecánica** examina la interrelación entre las estructuras biológicas y los procesos físicos permitiendo la cuantificación de las propiedades funcionales de las primeras y la evaluación de sus efectos en la facultad y en el rol biológico. En gran medida, se basa en modelos que permiten realizar predicciones sobre el comportamiento, resistencia, fatiga y otros aspectos de diferentes partes del cuerpo cuando están sometidos a condiciones determinadas. En paleobiología se aplica para inferir qué funciones podía desempeñar determinada estructura. La biomecánica opera de modo similar a lo que en diseño ingenieril se conoce como ingeniería reversa o inversa, procedimiento por el cual cada componente de un objeto es analizado separadamente para descubrir cómo funciona, con la finalidad de duplicarlo o mejorarlo. Algunas herramientas matemáticas de la biomecánica son álgebra lineal, ecuaciones diferenciales, álgebra vectorial, cálculo tensorial y métodos numéricos. Actualmente es posible estudiar fenómenos muy complejos y poner a prueba y refinar modelos teóricos mediante simulaciones computarizadas (biomecánica computacional), con control de un gran número de parámetros o con la repetición de su comportamiento.

La **ecomorfología** cuantifica la variación de forma de los organismos y evalúa los patrones de esa variación para explicar la proporción de variación que pueda ser atribuida al ambiente (ajuste a una tarea funcional impuesta por el mismo) y a la historia (ontogenia y filogenia). La premisa básica de la ecomorfología estipula que la covariación entre los rasgos morfológicos y ambientales en el presente es el resultado de la selección natural y la evolución adaptativa (Klingenberg y Ekau, 1996). Se han propuesto varios niveles de análisis (Arnold, 1983; Figura 1):

Nivel 1, Morfología: es el nivel más basal e implica la descripción de la estructura o de las características fenotípicas que pudieran relacionarse con las interacciones entre los organismos y de éstos con el medio.

Nivel 2, Función: análisis de la función y sus bases morfológicas (no necesita ser hecho en el contexto del rol biológico).

Nivel 3, Nicho fundamental: se evalúa el desempeño (*performance*, en inglés), como una medida de cuán bien se ejerce un comportamiento particular o función; es el nexo entre el diseño del organismo y sus consecuencias en sus relaciones con otros organismos y el medio; se puede dividir en uso “potencial” (el máximo posible) y “real” de los recursos.

Nivel 4, Nicho real: es la medida del desempeño o uso real del recurso bajo condiciones naturales.

Nivel 5, Éxito reproductivo: la evaluación final del significado adaptativo de los caracteres morfológicos a través de sus roles funcionales y desempeño potencial y real es su efecto en el éxito reproductivo individual.

Prácticamente no existen trabajos que traten todos los niveles mencionados (la mayoría integran sólo dos o tres) y las inferencias acerca de los efectos de un nivel sobre el otro dependen de que los rasgos bajo estudio sean causalmente relevantes para el siguiente nivel de análisis (Vizcaino *et al.*, en prensa). Muchos estudios paleobiológicos se realizan en dos pasos. En el primero, se efectúan

análisis de la correlación entre los rasgos morfológicos (por ejemplo, variables cráneo-dentales) y ecológicos (por ejemplo, composición de la dieta y preferencia de hábitat), mensurables a nivel de comunidades actuales. En el segundo paso, se utilizan los patrones detectados para inferir los aspectos ecológicos de las especies extintas.

El protocolo básico para estudios paleobiológicos basado en la correlación forma-función que utilizamos (Vizcaino *et al.*, 2008; 2012a; en prensa) identifica tres atributos biológicos esenciales para cada taxón: tamaño corporal, preferencia y uso de sustrato y alimentación. El tamaño corporal incide sobre prácticamente todas las variables biológicas (morfológicas, fisiológicas, ecológicas, etc.) y puede ser calculado para los vertebrados extintos de diferentes maneras. La morfología de los aparatos locomotor y mandibular permite interpretar los movimientos para los que están optimizados; los análisis del aparato locomotor pueden proveer hipótesis sobre el tipo de sustrato preferido y el uso que se hace de él (incluyendo la postura corporal y el modo de locomoción) y los de la masticación sobre la dieta del organismo.

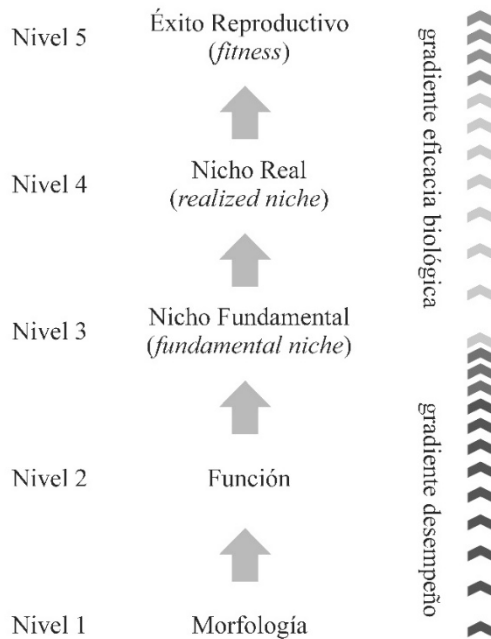


Figura 1. Relaciones jerárquicas de los niveles de análisis interconectados en estudios ecomorfológicos. La función y el desempeño (performance) proveen los eslabones claves para relacionar los patrones de variación morfológica y ecológica. La integración de la ecología (el nicho real, el uso de los recursos y el ajuste), la capacidad de desempeño (y el nicho fundamental inferido) y la morfología funcional es necesaria para interpretar el rol ecológico (modificado de Wainwright y Reilly, 1994).

Líneas de investigación y resultados alcanzados

Nuestro programa de investigación trata la paleobiología de vertebrados extintos de América del Sur, principalmente mamíferos, bajo el concepto de la correlación forma-función. La definición de las líneas de investigación desarrolladas y actualmente en marcha se fue generando de acuerdo a la necesidad de cubrir los diferentes grupos y los componentes del protocolo descripto. Como fue detallado previamente, las primeras líneas desarrolladas, que culminaron en el establecimiento del protocolo que utilizamos, involucraron fundamentalmente a los xenartros del Cuaternario. Así, entre otras cosas, se generaron las primeras estimaciones de masa corporal de los taxones más representativos de la megafauna pleistocénica de la Región Pampeana (Fariña *et al.*, 1998) utilizando diferentes ecuaciones alométricas basadas en mamíferos actuales, se estimó la capacidad cavadora de los perezosos milodóntidos en relación con la existencia de grandes estructuras que se interpretan de origen biogénico (cuevas) en los estratos portadores (Bargo *et al.*, 2000; Vizcaíno *et al.*, 2001) y otras habilidades de los xenartros, incluyendo la habilidad de adoptar posturas bípedas en gliptodontes (Milne *et al.*, 2009; Vizcaíno *et al.*, 2011), se estudió la morfología del cráneo, en particular la región oral, para evaluar preferencias alimenticias (Vizcaíno y Bargo, 1998; Vizcaíno *et al.*, 1998; De Iuliis *et al.*, 2000; Bargo, 2001a y b; Bargo *et al.*, 2006a; Bargo y Vizcaíno, 2008; Fariña y Vizcaíno, 2001; Vizcaíno *et al.*, 2004, Vizcaíno *et al.*, 2006b; Vizcaíno, 2009), se realizaron reconstrucciones de tejidos blandos de la región facial (Bargo *et al.*, 2006b) y del arco hioideo de xenartros extintos (Pérez *et al.*, 2000; 2010) y análisis anatómicos del sistema de senos paranasales de gliptodontes (Fericola *et al.*, 2012).

Con el establecimiento del programa de investigación sobre la paleobiología de la fauna del Mioceno temprano de Patagonia, ya con un protocolo de trabajo bien definido, algunas líneas se fueron ampliando y refinando en aspectos conceptuales y metodológicos con la incorporación de nuevos investigadores. En conjunto, la investigación aportó estimaciones de tamaño corporal, dieta y preferencia y uso de sustrato de aves (Degrange *et al.*, 2012), marsupiales (Abello *et al.*, 2012; Prevosti *et al.*, 2012), xenartros (Vizcaíno *et al.*, 2006a y b; Bargo *et al.*, 2009; Bargo *et al.*; 2012; Vizcaíno *et al.*, 2012b; Milne *et al.*, 2012; Toledo *et al.*, 2013, 2014, 2015), ungulados (Cassini *et al.*, 2011; 2012a y b; Cassini y Vizcaíno, 2012; Cassini, 2013), roedores (Candela *et al.*, 2012) y primates (Kay *et al.*, 2012a; Perry *et al.*, 2010, 2014), para concretar caracterizaciones paleoautoecológicas (las respuestas del organismo a su medio ambiente) necesarias para estudios paleosinecológicos (la evaluación de la biota total interactuando con su entorno abiótico) de las comunidades que habitaron el Mioceno de Patagonia (Vizcaíno *et al.*, 2010 y Kay *et al.*, 2012b).

En particular en el núcleo de nuestro grupo, Néstor Toledo se especializó en anatomía y morfología funcional del esqueleto apendicular, incluyendo la reconstrucción de tejidos blandos apoyados por estudios anatómicos de

mamíferos actuales (disecciones). También utiliza herramientas de la biomecánica y la ecomorfología. Su línea principal de investigación se centra en el estudio de la postura y locomoción de los perezosos fósiles.

En su tesis doctoral, enfocada en los perezosos santacrucenses, estimó tamaño corporal mediante regresiones múltiples (Toledo *et al.*, 2014), llevó a cabo descripciones anatómicas con reconstrucción de tejidos blandos para realizar morfología funcional (Toledo *et al.*, 2013 y 2015), aplicó índices biomecánicos y Análisis de Componentes Principales (Toledo *et al.*, 2012 y Toledo, 2016). Algunas hipótesis que derivan de los resultados obtenidos hasta ahora permiten proponer a esos perezosos como trepadores semiarborícolas con rasgos únicos y estrategias posturales y locomotoras bastante diferentes de los perezosos actuales y del paradigma de locomoción arborícola representado por los primates. En este sentido, serían más similares a las estrategias de osos hormigueros, koalas y otros trepadores más pesados, como el oso de anteojos. El análisis paleosinecológico integrando tamaño, dieta y locomoción indica que los perezosos santacrucenses serían los integrantes principales de un gremio de herbívoros semiarborícolas de tamaño medio a grande, sin análogos conocidos en las comunidades actuales, pero con sugestivas semejanzas con los diprotodontes arborícolas del Mioceno de Australia y los lémures gigantes del Pleistoceno de Madagascar (Toledo, 2016; Figura 2).

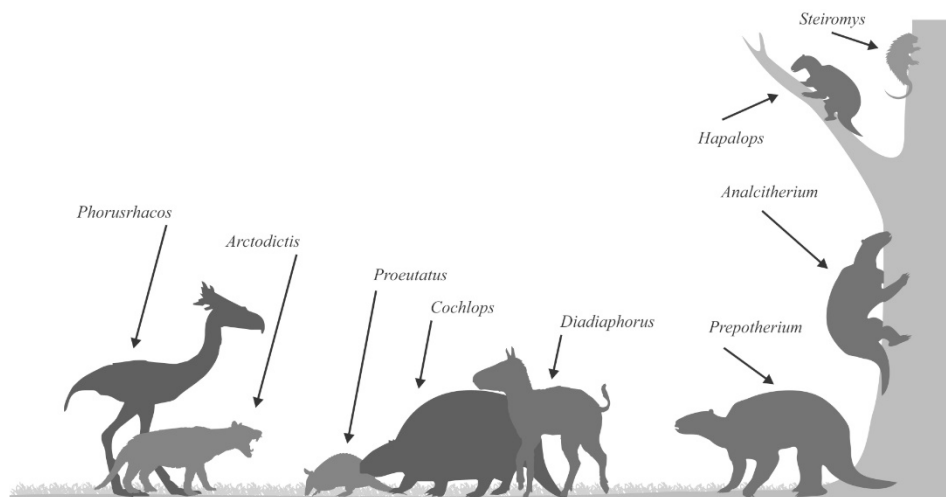


Figura 2. Los perezosos santacrucenses en relación al resto de la paleocomunidad de vertebrados de la Formación Santa Cruz (Toledo, 2012 y 2016). Como potenciales competidores por los recursos tróficos y espaciales se representan el puercoespin arborícola *Steiromys*, el armadillo *Proeutatus*, el gliptodonte *Cochlops* y el litopterno *Diadiaphorus*. Entre los potenciales depredadores de los perezosos, se ilustran el marsupial carnívoro *Arctodictis* y el ave forrora *Phorusrhacos*. Las siluetas están dibujadas a una escala aproximada.

Una línea de estudios actualmente en marcha involucra el análisis de la variación del tamaño corporal en la evolución del clado Pilosa (perezosos y osos hormigueros) y su relación con variaciones funcionales, ecológicas y ambientales durante el Cenozoico (Toledo *et al.*, enviado). La metodología aplicada hasta ahora involucra análisis estadísticos de la variación del tamaño a lo largo de la filogenia utilizando métodos libres de supuestos previos acerca de los momentos de divergencia de los clados. Más a largo plazo, se apunta a analizar la evolución de la preferencia y uso de sustrato en perezosos y osos hormigueros, es decir, reconstruir los cambios anatómicos y funcionales vinculados con cambios de la postura y del hábito locomotor y su relación con la variación del tamaño corporal del clado.

El entendimiento de estos cambios evolutivos de la forma y función del aparato locomotor permitiría generar hipótesis que expliquen el cambio evolutivo de las facultades y de los roles biológicos de los miembros en relación a los cambios ecológicos y ambientales acaecidos durante el Cenozoico en América del Sur.

Por su parte, Guillermo Cassini se especializó en el aparato masticatorio de los ungulados nativos sudamericanos. En su tesis doctoral y trabajos derivados realizó inferencias en las preferencias de uso de hábitat y el tipo de dieta de los astrapoterios, notoungulados y litopternos santacruceses, mediante aproximaciones biomecánicas y ecomorfológicas. Encontró que, con la excepción de un único género de notoungulado (*Pachyrhkos*, de aspecto general similar a los lepóridos) los tres linajes de ungulados presentan esquemas biomecánicos diferentes del plan general de un ungulado herbívoro con un predominio de la musculatura masetérica por sobre la temporal (Cassini y Vizcaíno, 2012). El diseño de los notoungulados favorece el desarrollo de una mejor ventaja mecánica para la fuerza en la serie molar que los litopternos, lo que condice con una hipótesis de una dieta predominada por materiales más “duros” (*e.g.* pasturas) por parte de los notoungulados por sobre los litopternos (*e.g.* hojas y brotes). También avanzó en estudios ontogenéticos, principalmente en los grupos mejor representados como los toxodóntidos (Notoungulata; Cassini *et al.*, 2012c). En éstos encontró una tendencia preferentemente isométrica en muchos de los rasgos craneanos, excepto para las variables relacionadas con el rostro, paladar y musculatura masticatoria. Éstas mostraron alometría positiva, consistente con una morfología más robusta en el adulto correlacionada con los aspectos biomecánicos descriptos para estos animales.

Los estudios ecomorfológicos permitieron proponer que el uso y preferencia del tipo de hábitat donde estos ungulados forrajearan, fuesen abiertos (praderas), mixtos (o ecotonales), o cerrados (bosques y selvas), se vería reflejado principalmente en la altura de la corona dentaria (hipsodoncia) como respuesta al desgaste dentario producido por material abrasivo ingerido con el alimento (Cassini *et al.*, 2011 y 2012b). Asimismo, se confirmó que las variables craneanas retienen mayor información filogenética, encontrándose en la mandíbula la mayor proporción de variación morfológica atribuible a atributos ecológicos

(Cassini, 2013; Figura 3). En base a los caracteres mandibulares identificados, caracterizó a los notoungulados santacruceses como forrajeadores de pasturas o de pasturas y hierbas, dependiendo de la disponibilidad, mientras que los litopternos se alimentarían predominantemente de dicotiledóneas. También se analizó la relación entre la capacidad de procesamiento del alimento en la cavidad oral y el tamaño corporal, a partir del estudio de la superficie del área de desgaste oclusal dentaria (Cassini *et al.*, 2012b). Así, los litopternos poseen mayor superficie oclusal que los notoungulados para un mismo tamaño corporal sugiriendo que los primeros poseían una mayor capacidad de procesamiento en la cavidad oral mientras que los notoungulados podrían compensar este atributo mediante una fisiología digestiva más eficiente. Con toda esta información, se propuso la partición del nicho herbívoro entre los ungulados santacruceses sobre la base del uso diferencial de ambientes (abiertos, mixtos y cerrados) y la diferenciación de la dieta, reflejada principalmente en tres atributos biológicos: (1) tamaño corporal, (2) forma y función de los rasgos cráneo-dentarios y (3) requerimientos energéticos.

A la luz de esos resultados, en colaboración con el Lic. Nahuel Muñoz (ver más abajo) el estudio del aparato masticatorio se está focalizando particularmente en la mandíbula. Se busca entender la relación entre aspectos morfológicos de sus diferentes regiones (sínfisis, rama y ángulo mandibular) y el uso del recurso alimentario de los astrapoteros, notoungulados y litopternos santacruceses a partir de una perspectiva modular. Es decir, analizando cuán estrechamente están integradas esas regiones, ya sea formando una sola unidad o constituyendo módulos funcionales, y cómo se correlaciona la integración entre regiones con la diversidad morfológica. Paralelamente se está analizando la relación de las diferentes dimensiones dentarias (hipsodoncia, superficie y complejidad de las crestas de esmalte) con el tamaño corporal y los aspectos ontogenéticos, evolutivos y ecológicos de este particular ensamble de formas herbívoras del Mioceno que habitaban la Patagonia cuando las primeras praderas dominadas por gramíneas ya se habían establecido.

En el marco de su Tesis Doctoral, Nahuel Muñoz analiza la variabilidad morfológica del esqueleto apendicular de mamíferos pequeños (especialmente tipoterios y roedores) santacruceses. Para ello realiza estudios de forma y función sobre preferencia y uso del sustrato y características posturales y de locomoción, para generar hipótesis sobre el uso diferencial del ambiente por los mamíferos de ese tamaño.

De todo lo descripto, se espera que los resultados contribuyan a un conocimiento más acabado de las singulares faunas extintas de vertebrados sudamericanos y a la interpretación de su influencia en las comunidades, aportando así a ajustar los modelos ecológicos y ambientales para América del Sur.

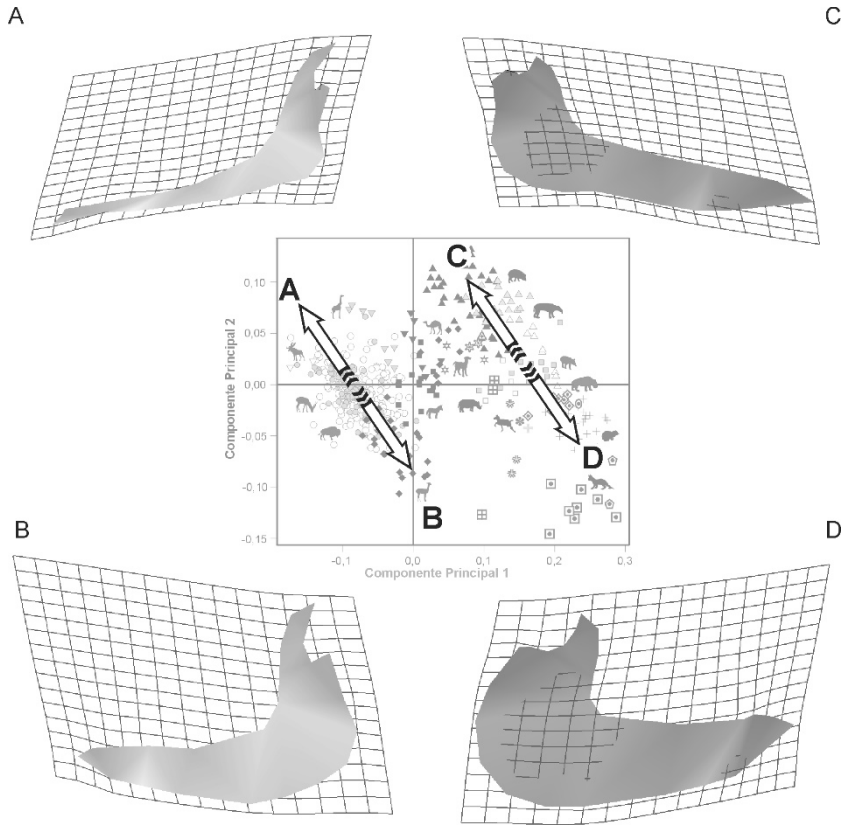


Figura 3. Grillas de deformación que indican el cambio de la configuración de landmarks de la mandíbula en el morfoespacio de los dos primeros componentes del PCA para una muestra constituida por ungulados artiodáctilos y perisodáctilos, hiracóideos y ungulados endémicos sudamericanos del Mioceno de Santa Cruz. A, hacia *Litocranius*; B, hacia *Vicugna*; C, hacia *Hylochoerus*; D, hacia *Procavia*. Esta gráfica ilustra cambios morfológicos similares en las dos nubes de puntos diagonales paralelas (especies con mandíbulas gráciles a la izquierda y robustas con incisivos o caninos hipertrofiados a la derecha). Hacia arriba e izquierda (A, C) el cambio de figura (*shape*) está asociada a especies de ambientes cerrados y ramoneadoras y hacia abajo a la derecha (B, D) a especies con dientes de corona alta que habitan en ambientes abiertos y consumen pasturas. Símbolos de mamíferos actuales: +, Hyracoidea; ■, Equidae; □, Tapiridae; □, Rhinocerotidae; △, Hippopotamidae; ▲, Suidae; ▲, Tayassuidae; ▽, Tragulidae; ▼, Antilocapridae; ▽, Giraffidae; ◆, Camelidae; ○, Bovidae; ○, Cervidae. Ungulados Santacruceses: Astrapotheria: ✧, *Astrapotherium*; Litopterna: +, *Anisolophus*; ⊞, *Diadiaphorus*; ✧, *Tetramerorhinus*; ✧, *Thoatherium*; ✧, *Theosodon*, Notoungulata: □, *Interatherium*; ◆, *Nesodon*; ⊞, *Protypotherium*; ⊞, *Adinotherium*; ▽, *Hegetotherium*. Modificado de Cassini (2013).

Estudios sobre vertebrados actuales

Partiendo de un principio actualista nuestros proyectos requieren de un marco de referencia constituido por formas sobrevivientes o análogos actuales. Para esto no sólo se realizan estudios anatómicos y morfométricos de taxones fósiles sino que además se busca actualizar y expandir la información anatómica disponible de taxones actuales. Su aplicación requiere el análisis de la morfología en un marco comparativo donde la historia (filogenética y ontogenética) juega un papel importante en los diseños alcanzados y debe ser tomada en cuenta a la hora de realizar inferencias en grupos filogenéticamente no emparentados.

Nuestro grupo ha estudiado las proporciones de los miembros de mamíferos actuales como xenartros (Fariña y Vizcaíno, 1997; Vizcaíno y Milne, 2002) y roedores caviomorfos (Elissamburu y Vizcaíno, 2004) en relación al uso de sustrato y de la morfología craneana de ciervos autóctonos (Merino *et al.*, 2005) en relación al uso diferencial del recurso vegetal. Actualmente se realizan estudios de detalle de anatomía osteológica, ligamentaria y muscular de xenartros actuales (y otros mamíferos), con el doble objetivo de generar o corroborar información de referencia para hipótesis paleobiológicas y actualizar el conocimiento anatómico de estas formas vivientes. A mediano plazo se espera abrir una línea de investigación en xenartros actuales enfocada a la revisión del conocimiento anatómico y a desarrollar estudios morfofuncionales, ecomorfológicos y biomecánicos de la postura y locomoción (cineradiografía, filmación de alta velocidad, análisis de elementos finitos, entre otros).

El grupo más utilizado como marco de referencia para el estudio de los ungulados extintos nativos sudamericanos son los perisodáctilos y artiodáctilos. De éstos, los artiodáctilos son los más diversos taxonómicamente y morfológicamente, dominados por formas con cuernos (bóvidos) y astas (cérvidos), que pueden alcanzar grandes tamaños. Hasta el momento poco se ha estudiado sobre cómo influyen estas estructuras en la morfología cráneo-mandibular. En tal sentido se está estudiando a los cérvidos para evaluar la influencia de las faneras sobre la morfología cráneo-mandibular y el uso del recurso alimentario a lo largo de la ontogenia (ya que las astas generalmente aumentan de tamaño con la edad), considerando el dimorfismo sexual y la historia evolutiva del grupo. En este tipo de enfoque ecomorfológico, se recurren a herramientas de la morfometría geométrica (evaluación de la forma craneomandibular) así como la dimensión fractal (caracterización de la complejidad de las suturas de los huesos que portan las astas) y los métodos comparativos.

Otras líneas de investigación

Los integrantes de este grupo también realizamos otros trabajos de forma y función, no directamente vinculados a nuestro programa de investigación, en colaboración con otros investigadores.

La microestructura del esmalte dentario en mamíferos provee información relevante para la comprensión de la historia evolutiva del grupo bajo estudio, así como también para interpretaciones mecánicas y funcionales de la masticación. Recientemente se iniciaron estudios sobre la microestructura del esmalte dentario en ungulados nativos sudamericanos, dado existen muy pocos trabajos editados sobre el tema. En esta primera etapa se están analizando tres géneros de notungulados Typotheria de edad Santacrucense (Mioceno temprano): *Interatherium* y *Protypotherium* (Interatheriidae) y *Hegetotherium* (Hegetotheriidae). Se espera que los resultados complementen las interpretaciones del aparato masticatorio de los tipoterios realizadas mediante aproximaciones biomecánicas y ecomorfológicas mencionadas previamente (Cassini y Vizcaíno 2012; Cassini, 2013). Néstor Toledo colabora en estudios ecomorfológicos de preferencia y uso de sustrato en prociónidos extintos (Tarquini *et al.*, 2015), análisis de la influencia de la filogenia en la variación del tamaño corporal de marsupiales extintos utilizando diversas técnicas estadísticas (Abello *et al.*, 2015) y análisis biomecánicos y morfofuncionales de rastrilladas (icnitas) de perezosos y otros xenartros.

Guillermo Cassini ha analizado la relación entre la hipsodoncia con el tamaño corporal en los principales linajes de tipoterios (Reguero *et al.*, 2010) y la complejidad de las crestas de esmaltes del roedor caviomorfo gigante *Eumegamys paranensis* a través de la dimensión fractal y su relación con el uso del recurso alimentario (Candela *et al.*, 2013).

Actualmente exploramos otras posibilidades de investigación. Nuestro enfoque de forma-función en vertebrados se ha limitado en gran parte a las implicaciones funcionales del esqueleto y la morfología dental y sus consecuencias sobre el papel biológico que los organismos desempeñan en sus paleoecosistemas. Hay, sin embargo, mucha información adicional que podría explicar la coexistencia de formas que, supuestamente, ocupan el mismo nicho en ecosistemas pasados. Planeamos, por ejemplo, analizar la morfología de la órbita ya que ésta se utiliza a menudo como una indicación de hábitos diurna vs nocturnos en primates, pero casi no se ha aplicado a otras formas.

Agradecimientos

A los organizadores del Primer Taller de Morfología de Vertebrados. Trabajos financiados por los proyectos PICT-2013 0389 y UNLP N750 (S. Vizcaíno), PICT 2013-0386 (N. Toledo) y UNLu 650/14 (G. Cassini).

Antecedentes del grupo de investigación

En el marco de la División Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata, en los últimos 20 años se ha conformado un grupo de investigación dedicado

mayormente a la paleobiología de mamíferos extintos, aunque también se realizan estudios en especies actuales. El primer aporte fue un estudio de morfología funcional del aparato masticatorio de un peculiar armadillo del Mioceno temprano de Patagonia (Vizcaíno, 1994). En años siguientes, en colaboración con el Dr. Richard Fariña (Universidad de la República, Uruguay) se inició una serie de investigaciones paleobiológicas sobre megamamíferos del Pleistoceno. A partir del año 2003 se inició, en colaboración con el Dr. Richard Kay (Duke University, North Carolina, EEUU), un programa de investigaciones sobre el ensamble de vertebrados del Mioceno temprano de Patagonia. Los Dres. Néstor Toledo y Guillermo H. Cassini han realizado sus tesis doctorales dentro de este grupo de investigación, trabajando dentro del mismo en paleobiología de ungulados y xenartros.

Literatura Citada

- Abel O. 1911.** *Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere*. E. Nagele Schweizerbart, Stuttgart.
- Abello A, Toledo N, Ortiz-Jaureguizar E. 2015.** Evolución del tamaño corporal en los Paucituberculata (Mammalia: Marsupialia) durante el Cenozoico de América del Sur. *Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina* (Mar del Plata, 25-27 de noviembre de 2015).
- Abello MA, Ortiz-Jaureguizar E, Candela MA. 2012.** Paleocology of the Paucituberculata and Microbiotheria (Mammalia, Marsupialia) from the late Early Miocene of Patagonia (pp. 156-172). In: Vizcaíno SF, Kay RF and Bargo MS, eds. *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Arnold SJ. 1983.** Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, **23**: 347-361.
- Bargo MS. 2001a.** [El aparato masticatorio de los perezosos terrestres (Xenarthra, Tardigrada) del Pleistoceno de la Argentina. Morfometría y biomecánica. Tesis Doctoral Inédita, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina. 400 pp.].
- Bargo MS. 2001b.** The ground sloth *Megatherium americanum*: skull shape, bite forces, and diet. *Acta Paleontologica Polonica*, **46**: 41-60.
- Bargo MS, Vizcaíno SF. 2008.** Paleobiology of Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana*, **45**: 175-196.
- Bargo MS, Vizcaíno SF, Archuby F, Blanco, RE. 2000.** Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (Late Pleistocene- Early Holocene) mylodontids ground sloths (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**: 601-610.
- Bargo MS, De Iuliis G, Vizcaíno SF. 2006a.** Hypsodonty in Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada). *Acta Paleontologica Polonica*, **51**: 53-61.
- Bargo MS, Toledo N, Vizcaíno SF. 2006b.** Muzzle of South American ground sloths (Xenarthra, Tardigrada). *Journal of Morphology*, **267**: 248-263.
- Bargo MS, Vizcaíno SF, Kay RF. 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 MS, Toledo N, Vizcaíno SF. 2012.** Paleobiology of the Santacrucian sloths and anteaters (*Xenarthra, Pilosa*) (pp. 216-242). In: Vizcaíno SF, Kay RF and Bargo MS, eds. *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Candela AM, Cassini GH, Nasif NL. 2013.** Fractal dimension and cheek teeth crown complexity in the giant rodent *Eumegamys paranensis*. *Lethaia*, **46**: 369-377.
- Candela AM, Rasia LL, Pérez ME. 2012.** Paleobiology of Santacrucian Caviomorph rodents: a morphofunctional approach (pp. 287-305). In: Vizcaíno SF, Kay RF and Bargo MS, eds. *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Cassini GH. 2013.** Skull geometric morphometrics and paleoecology of Santacrucian (late early Miocene; Patagonia) native ungulates (*Astrapotheria, Litopterna*, and *Notoungulata*). *Ameghiniana*, **50**: 193-216.
- Cassini GH, Vizcaíno SF. 2012.** An approach to the biomechanics of the masticatory apparatus of early Miocene (Santacrucian Age) South American ungulates (*Astrapotheria, Litopterna*, and *Notoungulata*): Moment arm estimation based on 3D landmarks. *Journal of Mammalian Evolution*, **19**: 9-25.
- Cassini GH, Mendoza M, Vizcaíno SF, Bargo MS. 2011.** Inferring habitat and feeding behaviour of early Miocene notoungulates from Patagonia. *Lethaia*, **44**: 153-165.
- Cassini GH, Vizcaíno SF, Bargo MS. 2012a.** Body Mass estimation in Early Miocene native South American Ungulates: a predictive equation based on 3D landmarks. *Journal of Zoology*, **287**: 53-64.
- Cassini GH, Flores DA, Vizcaíno SF. 2012c.** Postnatal ontogenetic scaling of Nesodontine (*Notoungulata, Toxodontidae*) cranial morphology. *Acta Zoologica*, **93**: 249-259.
- Cassini GH, Cerdeño ME, Villafañe AL, Muñoz NA. 2012b.** Paleobiology of Santacrucian native ungulates (*Meridiungulata: Astrapotheria, Litopterna* and *Notoungulata*) (pp 243-286). In: Vizcaíno SF, Kay RF, and Bargo, MS, eds. *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Degrange F, Noriega JI, Areta JI. 2012.** Diversity and paleobiology of the Santacrucian birds. In: Vizcaíno SF, Kay RF, and Bargo MS, eds. *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, Cambridge University Press, Cambridge.
- De Iuliis G, Bargo MS, Vizcaíno SF. 2000.** Variation in skull morphology and mastication in the fossil giant armadillos *Pampatherium* spp. and allied genera (*Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae*), with comments on their systematics and distribution. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**: 743-754.
- Desojo JB, Vizcaíno SF. 2009.** Jaw biomechanics in the South American aetosaur *Neoaetosauroides engaeus*. *Paläontologische Zeitschrift*, **84**: 499-510.
- Elissamburu A, Vizcaíno SF. 2004.** Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (*Rodentia: Caviomorpha*). *Journal of Zoology*, **262**: 145-159.
- Fariña RA, Vizcaíno SF. 1997.** Allometry of the leg bones in armadillos (*Mammalia, Dasypodidae*). A comparison with other mammals. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **62**: 65-70.

- Fariña RA, Vizcaíno SF. 2001.** Carved Teeth And Strange Jaws: How Glyptodonts Masticated. *Acta Paleontologica Polonica*, **46**: 87-102.
- Fariña RA, Vizcaíno SF y Bargo MS. 1998.** Body mass estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical*, **5**: 87-108.
- Fariña RA, Vizcaíno SF, De Iuliis G. 2013.** *Megafauna. Giant beasts of Pleistocene South America*. Indiana University Press, Bloomington.
- Fernicola JC, Toledo N, Bargo MS, Vizcaíno SF. 2012.** A neomorphic ossification of the nasal cartilages and the structure of paranasal sinus system of the glyptodont *Neosclerocalyptus* Paula Couto 1957 (Mammalia, Xenarthra). *Palaeontologia Electronica* **15** 27A: 1-22.
- Kay RF, Perry JMG, Malinzak M, Allen KL, Kirk ECh, Plavcan JM, Fleagle JG. 2012a.** The paleobiology of Santacrucian primates (pp 306-330). In: Vizcaíno SF, Kay RF, Bargo MS, eds. *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Kay RF, Vizcaíno SF, Bargo MS. 2012b.** A review of the paleoenvironment and paleoecology of the Miocene Santa Cruz Formation (pp 331-365). In: Vizcaíno SF, Kay RF, and Bargo MS, eds. *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Klingenberg CP, Ekau W. 1996.** A combined morphometric and phylogenetic analysis of an ecomorphological trend: pelagization in Antarctic fishes (Perciformes: Nototheniidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **59**: 143-177.
- Mazzetta GV, Fariña RA, Vizcaíno SF. 2000.** On the Palaeobiology of the South American Horned Theropod *Carnotaurus sastrei* Bonaparte (pp 185-192). In: Pérez-Moreno B, Holtz Jr. TR, Sanz JL, and Moratalla JJ. eds. *Aspects of Theropod Paleobiology*. *Gaia*, Special Volume 15.
- Merino ML, Milne N, Vizcaíno SF. 2005.** A morphometric study of deer (Mammalia, Cervidae) crania from Argentina using three-dimensional landmarks. *Acta Theriologica*, **50**: 91-108.
- Milne N, Vizcaíno SF, Fernicola JC. 2009.** A 3D Geometric morphometric analysis of digging ability in the extant and fossil cingulate humerus. *Journal of Zoology*, **278**: 48-56.
- Milne N, Toledo N, Vizcaíno SF. 2012.** Allometric and group differences in the xenarthran femur. *Journal of Mammalian Evolution*, **19**: 199-208.
- Otero A, Vizcaíno SF. 2008.** Hindlimb musculature of *Neuquensaurus australis* Lydekker (Sauropoda, Titanosauria). *Ameghiniana*, **45**: 333-348.
- Oxnard C. 1984.** *The Order of Man*. Hong Kong University Press, Hong Kong.
- Palmqvist P, Vizcaíno SF. 2003.** *Argentavis magnificens*. Ecological and reproductive constraints of body size in raptors. *Ameghiniana*, **40**: 379-385.
- Pérez LM, Scillato-Yané GJ, Vizcaíno SF. 2000.** Estudio morfofuncional del aparato hioideo de *Glyptodon* sp. (Cingulata, Glyptodontidae). *Ameghiniana*, **37**: 293-299.
- Pérez ML, Toledo N, De Iuliis G, Bargo MS, Vizcaíno SF. 2010.** Morphology and function of the hyoid apparatus of fossil xenarthrans (Mammalia). *Journal of Morphology*, **271**: 1119-1133.
- Perry JM, Kay RF, Vizcaíno SF, Bargo MS. 2010.** Tooth root size, chewing muscle leverage, and the biology of *Homunculus patagonicus* (Primates) from the late early Miocene of Patagonia. *Ameghiniana*, **47**: 355-371.

- Perry JMG, Kay RF, Vizcaíno SF, Bargo MS. 2014.** Oldest known cranium of a juvenile New World monkey (Early Miocene, Patagonia, Argentina): implications for the taxonomy, and the molar eruption pattern of early platyrrhines. *Journal of Human Evolution*, **74**: 67-81.
- Plotnick RE, Baumiller TK. 2000.** Invention by evolution: functional analysis in paleobiology. In: Erwin DH, and Wing SL, eds. *Deep Time. Paleobiology's perspective*. Supplement to *Paleobiology* 26: 305-321.
- Prevosti FJ, Forasiepi AM, Ercoli MD, Turazzini GF. 2012.** Paleoecology of the mammalian Carnivores (Metatheria, Sparassodonta) of the Santa Cruz Formation (pp 173-193). In: Vizcaíno SF, Kay RF, and Bargo MS, eds. *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Radinsky LB, 1987.** *The Evolution of Vertebrate Design*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Reguero M, Candela AM, Cassini GH. 2010.** Hypsodonty and body size in rodent-like Notoungulates (pp 358-367). In: Madden R, Carlini A, Vucetich MG, and Kay R, eds. *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rudwick MJS. 1964.** The Inference of Function from Structure in Fossils. *The British Journal for the Philosophy of Science*, **15**: 27-40.
- Tarquini J, Morgan CC, Soibelzon LH, Toledo N. 2015.** Estimación del tamaño corporal de los prociónidos (Mammalia, Carnivora) fósiles del "Grupo *Cyonasua*". *Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina* (Mar del Plata 25-27 noviembre 2015).
- Toledo N. 2016.** Paleobiological integration of Santacrucian sloths (early Miocene of Patagonia). *Ameghiniana* 53(2): 100-141.
- Toledo N, Bargo MS, Cassini GH, SF Vizcaíno. 2012.** The forelimb of early Miocene sloths (Mammalia, Xenarthra, Folivora): Morphometrics and functional implications for substrate preferences. *Journal of Mammalian Evolution*, **19**: 185-198.
- Toledo N, Bargo MS, Vizcaíno SF. 2013.** Muscular reconstruction and functional morphology of the forelimb of Santacrucian (Early Miocene) sloths (Xenarthra, Folivora) of Patagonia. *The Anatomical Record*, **296**: 305-325.
- Toledo N, Cassini GH, Vizcaíno SF, Bargo MS. 2014.** Mass estimation in fossil sloths (Xenarthra, Folivora) from the Early Miocene Santa Cruz Formation of Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, **59**: 267-280.
- Toledo N, Bargo MS, Vizcaíno SF. 2015.** Muscular reconstruction and functional morphology of the hindlimb of Santacrucian (Early Miocene) sloths (Xenarthra, Folivora) of Patagonia. *The Anatomical Record*, **298**: 842-864.
- Toledo N, Bargo MS, Vizcaíno SF, De Iuliis G, Pujos F. Enviado.** Evolution of body size in sloths and anteaters (Xenarthra, Pilosa): phylogeny, metabolism, diet and substrate preferences. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*.
- Vizcaíno SF. 1994.** Mecánica masticatoria de *Stegotherium tessellatum* Ameghino (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno temprano de Santa Cruz (Argentina). Algunos aspectos paleoecológicos relacionados. *Ameghiniana*, **31**: 283-290.
- Vizcaíno SF. 2009.** The teeth of the "toothless". Novelty and key innovations in the evolution of xenarthrans (Mammalia, Xenarthra). *Paleobiology* 35(3): 343-366.

- Vizcaíno SF. 2014.** Interview on Paleobiology (pp 181-192). In: Sánchez-Villagra MR, and MacLeod N, eds. *Issues in Palaeontology: A Global View. Interviews and Essays*. Scidinge Hall Verlag Zürich.
- Vizcaíno SF, Bargo MS. 1998.** The masticatory apparatus of the armadillo *Eutatus* (Mammalia, Cingulata) and some allied genera. *Evolution and paleobiology. Paleobiology*, **24**: 371-383.
- Vizcaíno SF, Fariña RA. 1999.** On the flight capabilities and distribution of the giant Miocene bird *Argentavis magnificens* (Teratornithidae). *Lethaia*, **32**: 271-278.
- Vizcaíno SF, Milne N. 2002.** Structure and function in armadillo limbs (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). *Journal of Zoology London*, **257**: 117-127.
- Vizcaíno SF, De Iullis G, Bargo MS. 1998.** Skull shape, masticatory apparatus, and diet of *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pamphathiidae). When anatomy constrains destiny. *Journal of Mammalian Evolution*, **5**: 293-321.
- Vizcaíno SF, Zárate M, Bargo MS, Dondas A. 2001.** Pleistocene burrows in the Mar del Plata area (Buenos Aires Province, Argentina) and their probable builders. *Acta Paleontologica Polonica*, **46**: 157-169.
- Vizcaíno SF, Milne N, Bargo MS. 2003.** Limb reconstruction of *Eutatus seguini* (Mammalia: Dasypodidae). Paleobiological implications. *Ameghiniana*, **40**: 89-101.
- Vizcaíno SF, Fariña RA, Bargo MS, De Iullis G. 2004.** Functional and phylogenetical assessment of the masticatory adaptations in Cingulata (Mammalia, Xenarthra). *Ameghiniana*, **41**: 651-664.
- Vizcaíno SF, Bargo MS, Kay RF, Milne N. 2006a.** The armadillos (Mammalia, Xenarthra) of the Santa Cruz Formation (Early-Middle Miocene). An approach to their paleobiology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **237**: 255-269.
- Vizcaíno SF, Bargo MS, Cassini GH. 2006b.** Dental occlusal surface area in relation to food habits and other biologic features in fossil Xenarthrans. *Ameghiniana*, **43**: 11-26.
- Vizcaíno SF, Bargo MS, Fariña RA. 2008.** Form, Function and Paleobiology in Xenarthrans (pp 86-99). In: Vizcaíno SF, and Loughry WJ, eds. *The Biology of the Xenarthra*, University Press of Florida.
- Vizcaíno SF, Blanco RE, Bender JB, Milne N. 2011.** Proportions and function of the limbs of glyptodonts (Mammalia, Xenarthra). *Lethaia*, **44**: 93-101.
- Vizcaíno SF, Kay RF, Bargo MS (Eds.) 2012a.** *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Vizcaíno SF, Fernicola JC, Bargo MS. 2012b.** Paleobiology of Santacrucian glyptodonts and armadillos (Xenarthra, Cingulata) (pp 194-215). In: Vizcaíno SF, Kay RF, and Bargo MS, eds. *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Vizcaíno SF, Bargo MS, Cassini GH, Toledo N. En prensa.** *Los dragones de da Vinci. Forma y función en paleobiología de vertebrados*. Editorial de la Universidad de La Plata (EduLP).
- Wainwright PC, Reilly SM. 1994.** *Ecological Morphology. Integrative Organismal Biology*. The University of Chicago Press, Chicago.