



UNIVERSIDAD  
DE LA REPÚBLICA  
URUGUAY



FACULTAD DE  
**CIENCIAS**

UDELAR | [fcien.edu.uy](http://fcien.edu.uy)

# ANATOMÍA DEL PIE DE

*Lestodon armatus*

(Xenarthra, Folivora)

Licenciatura en Ciencias Biológicas

Orientación paleontología

Facultad de Ciencias

Universidad de la República

**2018**

**LUCÍA CLAVIJO GARCÍA**

**Orientador: Richard Fariña**

**Co-orientador: Sebastián Tambusso**

## Índice

1. Resumen.....	2
2. Introducción.....	2
3. Objetivos.....	5
4. Metodología.....	5
5. Tarso.....	6
5.1 Astrágalo.....	6
5.2 Calcáneo.....	10
5.3 Cuboides.....	13
5.4 Navicular.....	16
5.5 Cuneiforme.....	18
6. Metatarso.....	20
6.1 Metatarsiano II.....	20
6.2 Metatarsiano III.....	22
6.3 Metatarsiano IV.....	24
6.4 Metatarsiano V.....	27
7. Falanges.....	30
7.1 Dedo II.....	30
7.2 Dedo III.....	30
7.3 Dedo IV.....	32
7.4 Dedo V.....	32
8. Discusión.....	33
9. Consideraciones finales.....	38
10. Bibliografía.....	39
11. Agradecimientos.....	41

## **Resumen**

La anatomía, osteología y biomecánica de las extremidades de los perezosos terrestres (Xenarthra, Folivora) han sido centro de numerosos estudios por ser organismos con características particulares que no se encuentran en otros mamíferos. En este trabajo se pretende ahondar en el conocimiento de la anatomía del pie de *Lestodon*, el género de perezosos más representado en el registro fósil de Uruguay. Además de una descripción detallada de los huesos constituyentes del pie, se construye un modelo virtual, evaluando el posicionamiento de cada uno de los huesos. Se evidencian así los importantes cambios anatómicos en esos elementos y en su posición relativa como consecuencia de la rotación pedolateral. El hueso con mayor modificación es el astrágalo, seguido del quinto metatarsiano, que es muy robusto dado que pasa a soportar el peso del cuerpo junto con el calcáneo. Se comparan los huesos tarsianos, metatarsianos y falanges con los de *Thinobadistes segnis*, *Glossotherium robustum* y *Paramylodon harlani*, evidenciándose ciertas discordancias, principalmente en el calcáneo que es más similar al de megatéridos. La similitud de algunos elementos del tarso de *Lestodon* y de *Megatherium* puede implicar una adaptación para grandes tamaños, no estando tan vinculado con las relaciones filogenéticas. La posibilidad de adoptar una postura bípeda también puede jugar un papel importante en dichas características compartidas.

**Palabras clave:** Megafauna pleistocena. *Lestodon*. Pie. Anatomía.

## **Introducción**

En el Pleistoceno de América del Sur (desde hace 2 millones de años hasta hace 10 mil años, aproximadamente) habitó un conjunto de mamíferos de gran tamaño, denominado megafauna pleistocena, que incluye organismos tales como mastodontes, notoungulados, felinos dientes de sable y xenartros (tanto cingulados como perezosos terrestres), siendo los últimos los más conspicuos (Bargo & Vizcaíno, 2008). Los xenartros se caracterizan por el alto grado de endemismo, su peculiar anatomía y su diversidad de formas y estilos de vida. Sus restos se encuentran entre los más abundantes, si no los más abundantes, de aquella megafauna, lo que da lugar a inferir que deben haber cumplido roles ecológicos muy importantes dentro de las comunidades del Pleistoceno tardío (Fariña *et al.*, 2013).

De acuerdo a las clasificaciones vigentes, el superorden Xenarthra agrupa los órdenes Cingulata y Pilosa. Al primero corresponden los armadillos actuales así como los extintos gliptodontes y pampaterios. El orden Pilosa es a su vez dividido en dos subórdenes: Vermilingua (osos hormigueros) y Folivora (perezosos) (Vizcaíno & Loughry, 2008).

A pesar de que en la actualidad el superorden sólo cuenta con alrededor de 30 especies vivientes (Bargo, 2003), en el pasado fue un grupo muy diverso, con más de 200 géneros descritos (Möller-Krull *et al.*, 2007). Estuvieron muy representados en la megafauna pleistocena (Czerwonogora & Fariña, 2012; Fariña *et al.*, 2013). El suborden Tardigrada fue el de mayor diversidad, y está representado actualmente por dos géneros: *Choloepus* (perezoso de dos dedos) y *Bradypus* (perezoso de tres dedos). Éstos son de pequeño tamaño y arborícolas (Bargo & Vizcaíno, 2008). El registro fósil muestra alrededor de 100 géneros existentes entre el Oligoceno y el Holoceno. Muchos perezosos extintos eran de gran tamaño (Salas *et al.*, 2005) siendo la mayoría considerados terrestres, cuadrúpedos e incluso bípedos facultativos (Bargo *et al.*, 2000), aunque también existieron perezosos acuáticos como los del género *Thalassocnus* (De Muizon *et al.*, 2003).

Estos géneros han sido clasificados dentro de cuatro familias: Megalonychidae, Nothrotheriidae, Megatheriidae y Mylodontidae.

En la fauna pleistocena de la región pampeana se registran principalmente megatéridos y milodóntidos. Los megatéridos están representados por la subfamilia Megatheriinae cuyo género mejor conocido es *Megatherium* (Blanco & Czerwonogora, 2003). Dentro de los milodóntidos, encontramos dos subfamilias: Mylodontinae y Scelidotheriinae; a la primera pertenecen los géneros *Myloodon*, *Glossotherium* y *Lestodon* y, a la segunda, *Scelidotherium*, *Valgipes*, *Scelidodon* y *Catonyx* (Miño-Boilini, 2012). Los perezosos actuales, *Bradypus* y *Choloepus*, representan dos linajes con una divergencia antigua (Patterson y Pascual, 1968, 1972). Gaudin (1995) sugirió que *Bradypus* es el taxón hermano de todos los demás perezosos, siendo esto avalado por los análisis de Varela y colaboradores en 2018.

Anatómicamente, los perezosos son diversos en forma y rango. La morfología craneana, por ejemplo, va desde la forma chata de la cara como en *Bradypus* y algunos megaloníquidos hasta los cráneos elongados (similares al de caballo) de los megatéridos (Gaudin, 2004). Los perezosos extintos exhiben diferentes morfologías y modificaciones de las extremidades delanteras y traseras, así como en las manos y pies que reflejan no sólo la variación en sus

modos de locomoción terrestre, sino también modificaciones para hábitos semi-arbóreos en algunos taxones (White, 1993).

Una de las modificaciones más distintivas del esqueleto entre algunos de los perezosos terrestres extintos es la rotación de los huesos de los pies de manera que la planta del pie apunta medialmente y el peso del animal está soportado principalmente por el quinto metatarsiano y el calcáneo (rotación pedolateral; McDonald, 2012). A excepción de la familia Megalonychidae, todos los grupos de perezosos terrestres extintos presentan algún miembro con dicha modificación. Hay dos morfologías distintas de rotación pedolateral y cada tipo está presente en diferentes familias y subfamilias de perezosos terrestres. En notrotéridos y scelidotéridos sólo el extremo distal del calcáneo contacta con el suelo, mientras que en megatéridos y milodóntidos toda la superficie plantar del calcáneo contacta con el suelo (McDonald, 2012). La presencia de dicha rotación en los pies sumada a un fémur robusto y comprimido craneocaudalmente han sido usadas para inferir la habilidad de adoptar una postura erecta o semierecta, ya sea para defensa o alimentación (McDonald, 2007; Blanco & Czerwonogora, 2003).

La anatomía de los perezosos gigantes difiere en gran medida de la de sus parientes actuales más cercanos, por lo que hace más de dos siglos numerosos paleontólogos se han enfocado en ella. Owen en 1842 describió el esqueleto completo del milodóntido *Glossotherium robustum* y el del megatérido *Megatherium americanum* en 1856.

Este trabajo se centra en *Lestodon armatus*. Este género es reconocido en el Ensenadense (principios del Pleistoceno medio) de Argentina y Bolivia y se distribuye ampliamente en el Lujanense (Pleistoceno tardío) de Uruguay, Argentina, Paraguay y Brasil (Czerwonogora & Fariña, 2012). A pesar de ser el perezoso más representado en el registro fósil uruguayo (Czerwonogora, 2010), ha sido menos estudiado que la mayoría de los géneros de perezosos extintos. En 1873 Gervais describió el esqueleto de *Lestodon*. Esta descripción es de las pocas realizadas sobre este organismo y además de ser muy antigua, es general y poco profunda.

Con el fin de ahondar en el conocimiento de la osteología y anatomía de *Lestodon* se pretende realizar una descripción más detallada de los huesos de dicho perezoso.

Como se mencionó previamente, *Lestodon*, así como otros géneros del suborden Folivora, presenta una modificación muy característica tanto en las manos como en los pies, por lo que no es extraño que muchos investigadores (Stock, 1917; Cuenca Anaya, 1992; Brandoni *et al.*,

2004; entre otros) se hayan enfocado en su estudio como base para una mejor comprensión de la locomoción, postura, hábitos y paleobiología de estos organismos.

### **Objetivo**

Realizar una descripción anatómica de los huesos constituyentes del pie del milodóntido *Lestodon armatus*.

Construir un modelo digital del pie de *Lestodon* y comparar con el pie de otros milodóntidos.

### **Metodología**

Para la descripción se usaron principalmente huesos de la colección Arroyo del Vizcaíno (Fariña *et al.*, 2014) siguiendo la metodología descriptiva empleada por Brandoni *et al.* (2004).

Se realizaron modelos digitales para la reconstrucción virtual del pie y para su uso como referencia en las imágenes de las figuras. Éstos fueron obtenidos mediante escaneo tridimensional por luz estructurada (David SL2 3D Laser Scanner) de huesos pertenecientes a la colección Arroyo del Vizcaíno (CAV 32, CAV 103, CAV 172, CAV 378, CAV 513, CAV 540, CAV 613, CAV 1115 y CAV 1429) y pertenecientes a la colección del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN GL015 y MNHN 2873).

Para el escaneo de los huesos y la construcción del modelo virtual se utilizó el software David SL2 3D Laser Scanner.

Ya que no se cuenta con una pie completo, sino con huesos de distintos individuos, algunos izquierdos y otros derechos, se optó por reconstruir un pie virtual izquierdo. Los modelos de huesos derechos fueron invertidos en el programa MeshLab. Éstos son: navicular (CAV 1115), metatarsiano III (CAV 540), metatarsiano IV (CAV 613), metatarsiano V (CAV 32) y falange proximal del dedo V (MNHN 2873).

Se tomaron medidas morfométricas de los distintos huesos estudiados. En los que fue posible se midieron seis ejemplares para cada hueso, en el resto se midió la cantidad de ejemplares completos a disposición.

Las medidas fueron realizadas en ejemplares de la colección Arroyo del Vizcaíno (CAV; localidad de Sauce, Canelones), de la colección del Museo Nacional de Historia Natural

(MNHN), así como también de la colección del Colegio Pío IX (GL), ubicadas en la ciudad de Montevideo.

La reconstrucción digital del pie de *Lestodon* se comparó con el de los milodóntidos: *Glossotherium robustum* (Owen, 1842), *Paramylodon harlani* (Stock, 1917) y *Thinobadistes segnis* (Webb, 1989).

## **TARSO**

El tarso de *Lestodon armatus* se compone de cinco huesos dispuestos en dos filas. A la proximal la forman el calcáneo y el astrágalo, siendo el calcáneo distocaudal y el astrágalo próximocraneal. La fila distal está formada por el cuboides, el navicular y el ectocuneiforme (de lateral a medial).

### **Astrágalo**

La modificación más distintiva del astrágalo en los perezosos con rotación pedolateral es la modificación de la tróclea medial en un proceso odontoides, que extiende esta superficie articular proximalmente sobre la tróclea lateral. El aumento en el tamaño de la tróclea medial y su extensión proximal le permiten servir como el pivote alrededor del cual se produce la rotación mediolateral del pie con respecto a la tibia (McDonald, 2012).

El astrágalo de *Lestodon* articula proximalmente con la tibia, proximolateralmente con la fíbula, distocaudalmente con el calcáneo, con el cuboides distocranealmente y con el navicular proximocranealmente.

Visto proximalmente, el astrágalo tiene forma triangular con su borde lateral curvo (fig. 1A). En esta vista se observan cuatro carillas articulares. La faceta discoide, la carilla articular de mayor tamaño, articula con la tibia. Tiene forma arriñonada, es convexa hacia lateral, cóncava hacia medial y se extiende lateralmente desde el cuello del astrágalo hasta el borde caudal del hueso. Su largo promedio es de 13,80 centímetros. Cranealmente se encuentra la cabeza del astrágalo, una protuberancia de gran magnitud que presenta tres de las carillas articulares de este hueso. Proximalmente se observan las carillas que articulan con el navicular y la faceta sustentacular del astrágalo. Medial a la faceta discoide se encuentra el proceso odontoides que se proyecta hacia arriba perpendicular a dicha faceta. En su porción craneal se continúa con la

cabeza del astrágalo formando la porción proximal del cuello del astrágalo, mientras que la mitad látero-caudal del mismo se denomina faceta odontoides y articula con la tibia.

La faceta sustentacular del astrágalo puede observarse en la cara medial (fig. 1B). Esta faceta articula con la homónima del calcáneo. Su forma es elíptica, se encuentra en la porción mediodistal de la cabeza del astrágalo. Apunta hacia abajo y atrás. Su superficie es levemente convexa distalmente y plana proximalmente. Entre la faceta sustentacular y la faceta ectal hay un surco profundo que forma parte del cuello del astrágalo; se denomina *sulcus tali*. Es oblicuo hacia arriba y atrás. Se extiende desde la mitad distal de la cara medial hasta la cara distal donde se ensancha. La porción de hueso caudal no presenta articulaciones pero está delimitada proximalmente por la faceta discoide y distalmente por la faceta ectal. De ésta se observa el borde mediocraneal. Del proceso odontoides sólo se encuentra a la vista la parte no articular, que exhibe numerosos forámenes vasculares.

En una vista craneal (fig. 1C) se observan dos de las carillas articulares de la cabeza del astrágalo (faceta de articulación con el navicular y faceta cuboidea), así como también las porciones craneales de la faceta odontoides y la faceta discoide. La faceta que articula con el navicular es la más proximal. Apunta hacia delante y arriba. Su forma es relativamente circular con su borde lateral más bien recto. El mismo se continúa de manera látero-caudal con la faceta discoide. Su superficie es plana a excepción de un pequeño engrosamiento en el borde láterodistal donde limita con la carilla cuboidea. Esta última es de menor tamaño. Su forma es triangular, con su base hacia arriba, el borde medial y el lateral son convexos. Apunta disto-caudalmente; a diferencia de la anterior su superficie es convexa. Caudal a la cabeza se encuentra el proceso odontoides y en él se ve una pequeña porción de la faceta odontoides. Por último, desde este punto de vista se observa parte de la faceta discoide. Su borde lateral presenta un pequeño engrosamiento que la divide de la faceta fibular de la que solo se ve su borde craneal.

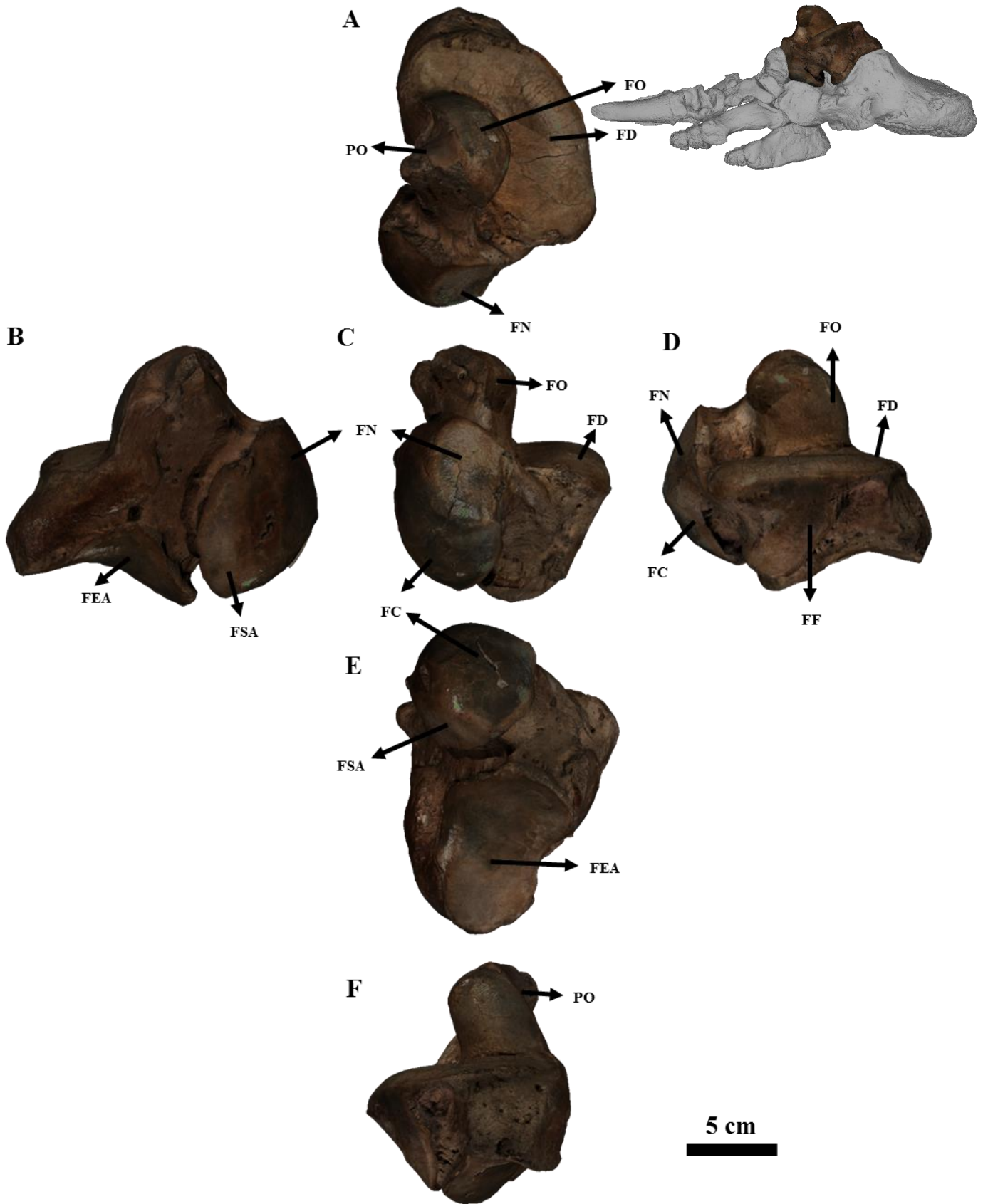
En la cara lateral se ven las carillas de articulación con la tibia (faceta odontoides y faceta discoide), la faceta fibular y una porción de la faceta cuboidea y la de articulación con el navicular (fig. 1D). Visto lateralmente, el astrágalo es muy irregular. Cranealmente se observa la cabeza que se continúa hacia atrás con el cuello y hacia lateral con la faceta discoide. El cuello desde este punto de vista tiene forma rectangular. Su borde proximal es cóncavo lo que provoca que su vértice próximocaudal se proyecte hacia arriba y atrás. Si se continúa hacia caudal se encuentra el proceso odontoides. Sólo se observa la porción láterocraneal de la faceta



odontoides. El borde craneal de la misma coincide con el borde caudal del cuello. La faceta discoide es lateral al cuello y al proceso odontoides. La porción de la misma que se observa es convexa y su superficie articular es continua con la faceta discoide. En esta porción su borde proximal es poco pronunciado y coincide con el borde proximal de la faceta fibular. Esta última tiene forma triangular con su base hacia arriba. A la mitad del borde craneal tiene una muesca cuya forma y dimensiones puede variar dependiendo del individuo. En la porción más caudal de esta cara hay una zona no articular del hueso. Se encuentra delimitada cranealmente por el borde caudal de la faceta fibular, proximalmente por el borde distal de la faceta discoide y distalmente por el borde lateral de la faceta ectal del astrágalo.

La cara distal tiene forma semicircular (fig. 1E). Su base es el borde medial pero, en lugar de ser recto, es cóncavo. La porción lateral y caudal del borde es convexa y regular, ya que corresponde al borde de la faceta discoide. La parte craneal es más irregular, presenta una concavidad correspondiente con el cuello del astrágalo y más cranealmente vuelve a ser convexa donde comienza la cabeza del astrágalo. En esta cara se observan tres carillas articulares: la faceta ectal del astrágalo, la sustentacular del astrágalo y la de articulación con el cuboides. La última como ya se mencionó se encuentra en la cabeza del astrágalo, mientras que la faceta fibular tiene posición lateral curvándose ligeramente hacia medial. El vértice distal de esta faceta puede estar fusionado con el vértice mediocaudal de la faceta ectal o puede estar libre. Ya sea que estén fusionados o no, forman una protuberancia aguzada que apunta hacia abajo.

En la cara caudal (fig. 1F) se observa el proceso odontoides con su faceta odontoides y laterodistalmente a éste, la faceta discoide. La porción que se observa de la faceta discoide tiene una superficie más bien plana pero con un mayor ángulo respecto al proceso odontoides (en el resto de la faceta discoide es de aproximadamente  $90^\circ$ ), su borde caudal está más desarrollado que el resto y es ligeramente afilado. Proximalmente se encuentra la zona no articular mencionada en la cara lateral; desde este punto de vista se puede observar una pequeña protuberancia ubicada mediodistalmente. También se ven parte de la faceta fibular y de la faceta ectal del astrágalo y una pequeña porción de la parte caudal de la cabeza del astrágalo.



**Figura 1.** Astrágalo izquierdo *Lestodon armatus* (CAV 103). **A**, vista proximal; **B**, vista medial; **C**, vista craneal; **D**, vista lateral; **E**, vista distal; **F**, vista caudal. Abreviaturas: **FC**, faceta cuboidal; **FD**, faceta discoide; **FEA**, faceta ectal del astrágalo; **FF**, faceta fibular; **FN**, faceta articular con el navicular; **FO**, faceta odontoides; **FSA**, faceta sustentacular del astrágalo; **PO**, proceso odontoides.

Ejemplar	DAP	H	LFD	LFE	AFE
CAV 543	18,50	13,50	14,00	10,00	6,00
CAV 604	16,50	12,10	13,00	8,50	5,00
CAV 704	19,00	14,20	13,80	10,00	5,50
CAV 1451	17,00	13,50	14,00	9,20	6,00
CAV 1463	18,00	13,80	13,80	9,00	6,10
MNHN 1058	17,00	13,00	14,20	9,60	5,90
Promedio	17,67±0,79	13,35±0,58	13,80±0,34	9,38±0,48	5,75±0,34
$\sigma$	0,98	0,73	0,42	0,59	0,42

**Tabla 1.** Medidas de astrágalo de *Lestodon armatus* expresadas en centímetros. Referencias: **DAP**, diámetro craneocaudal; **H**, máxima altura; **LFD**, largo de la faceta discoide; **LFE**, largo de la faceta ectal; **AFE**, ancho de la faceta ectal;  $\sigma$ , desviación estándar.

### Calcáneo

El calcáneo es el hueso de mayor tamaño del pie. Articula con el astrágalo proximocranealmente y con el cuboides distocranealmente. Se extiende hacia atrás en una larga y gruesa masa que, según Gervais (1873) (*“Il est de même prolongé en arrière en une masse longue et épaisse rappelant grossièrement une babouche ou un soulier obtus, mais la partie par laquelle il se termine à son extrémité postérieure est plus arrondie”*), recuerda más o menos a un zapato rústico, pero su extremo caudal es más redondeado (fig. 2B). En la cara proximal tiene tres carillas articulares (fig. 2C), dos que articulan con el astrágalo y la última con el cuboides (Brandoni *et al.*, 2004). La de mayor tamaño articula con la faceta ectal del astrágalo. Es la más externa así como también la que más se proyecta proximalmente. Tiene forma relativamente rectangular pero con sus aristas redondeadas. El eje mayor está orientado laterocranealmente y el menor pómimomedialmente, de manera que la porción caudal apunta proximalmente y la porción craneal se orienta de manera craneal. Es convexa a lo largo de su eje mayor y cóncava a lo largo del eje de menor tamaño. Dicha carilla está separada de las otras dos por el *sulcus calcanei*, un surco profundo, oblicuo hacia arriba y hacia lateral, que se ensancha hacia su porción más distal. La faceta superior de las dos pequeñas articula con la

faceta sustentacular del astrágalo. Tiene forma romboidal y se extiende laterodistalmente de manera tal que es continua con la faceta que articula con el cuboides. Las mismas no se encuentran en un mismo eje, sino que son casi perpendiculares. La carilla articular con el cuboides tiene forma similar a un triángulo con su base ubicada distalmente y apunta craneomedialmente.

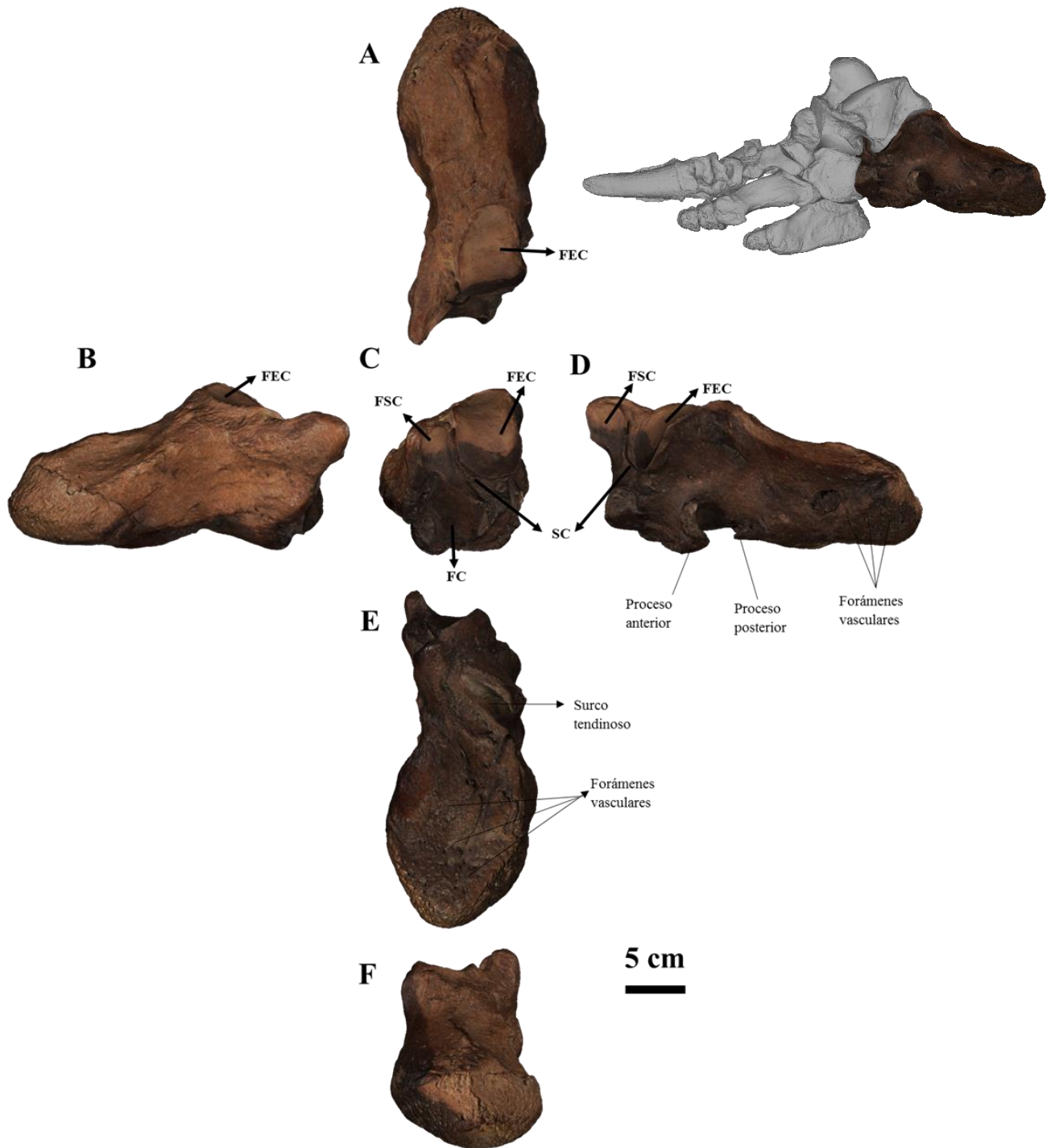
La cara distal se asemeja a una suela (fig. 2E). Para su mejor descripción se la puede dividir en dos porciones. La porción caudal, de forma ovalada, es la más extensa. Se encuentra perforada por muchos forámenes vasculares y por un gran y profundo surco tendinoso (Owen, 1842). Se afina hacia adelante formando una especie de cuello para luego volver a engrosarse pero en menor medida. La porción craneal, de menor tamaño que la caudal y forma más bien poligonal, es más irregular y con menor cantidad de forámenes vasculares. Mientras el borde medial de dicha cara es cóncavo, el lateral es convexo y exhibe dos pequeños procesos con forma de pico, siendo el craneal más desarrollado que el caudal. El primero apunta hacia atrás y el segundo hacia delante. El proceso craneal forma un canal tendinoso de gran tamaño. Este canal puede estar más o menos desarrollado dependiendo del espécimen. En esta cara no se observa ninguna carilla articular, aunque su borde láterocraneal coincide con el borde distal de la faceta que articula con el cuboides.

La cara medial (fig. 2B) es cóncava en su mayoría exceptuando el extremo caudal que tiene un engrosamiento poco pronunciado pero de gran superficie. Su base es más bien roma en la porción caudal con cierta curvatura de los bordes. Esta cara presenta una zona cóncava casi llegando a su extremo craneal. El borde craneal está delimitado por una saliente que corresponde al sustentáculo. También se puede observar parte de la faceta ectal en el borde superior.

En una vista proximal del hueso (fig. 2A) se puede observar parte de la carilla articular de mayor tamaño (faceta ectal del calcáneo) y mediocranealmente se encuentra el comienzo del *sulcus calcanei*. En su porción caudal, cercana al centro de la misma, hay una protuberancia alargada que se arquea ligeramente de manera mediocaudal, ensanchándose hacia atrás en una especie de triángulo cuya base se continúa con el borde caudal del hueso. El mismo es redondeado y levemente engrosado.

La cara lateral del calcáneo (fig. 2D) es convexa, en su borde inferior se ven los procesos mencionados previamente. El borde caudal es robusto, el mismo presenta forámenes vasculares, sobre todo en la porción inferior. En el extremo craneal se encuentran las facetas

articulares, desde esta vista se observan la faceta sustentacular y la porción inferior de la faceta ectal, así como parte del *sulcus calcanei*.



**Figura 2.** Calcáneo izquierdo *Lestodon armatus*. . **A**, vista proximal; **B**, vista medial; **C**, vista craneal; **D**, vista lateral; **E**, vista distal; **F**, vista caudal. Abreviaturas: **FC**, faceta cuboidal; **FEC**, faceta ectal del calcáneo; **FSC**, faceta sustentacular del calcáneo; **SC**, *sulcus calcanei*.

Ejemplar	H	L	A	LFE	AFE
CAV 378	14,80	27,70	13,40	10,40	6,20
MNHN 42	12,30	32,00	13,30	9,75	5,60
Promedio	13,55±2,45	29,85±4,21	13,35±0,10	10,08±0,64	5,90±0,58
$\sigma$	1,77	3,04	0,07	0,46	0,42

**Tabla 2.** Medidas de calcáneos de *Lestodon armatus* expresadas en centímetros. Referencias: **H**, máxima altura; **L**, largo; **A**, ancho; **LFE**, largo de la faceta ectal; **AFE**, ancho de la faceta ectal;  **$\sigma$** , desviación estándar.

### Cuboides

El cuboides (fig. 3) es el hueso de mayor tamaño de los tres pertenecientes a la segunda serie de huesos del tarso. De forma irregular, más o menos cúbico y macizo. Soporta dos superficies articulares complejas separadas por hueso no articular.

La cara lateral (fig. 3B) tiene forma de trapecio. El límite con la cara proximal es la base menor, el límite con la cara distal la base mayor y los límites con la cara distal y la proximal son los lados no paralelos. Su borde distal es convexo, el proximal es cóncavo ya que coincide con la faceta astragalar. Esta cara corresponde a una gran porción de hueso no articular. La única faceta articular presente en esta cara es la faceta de articulación con el calcáneo. Se puede observar sólo la parte lateral de la misma y se encuentra en posición láterodistal. El hueso no articular presenta abundantes forámenes vasculares.

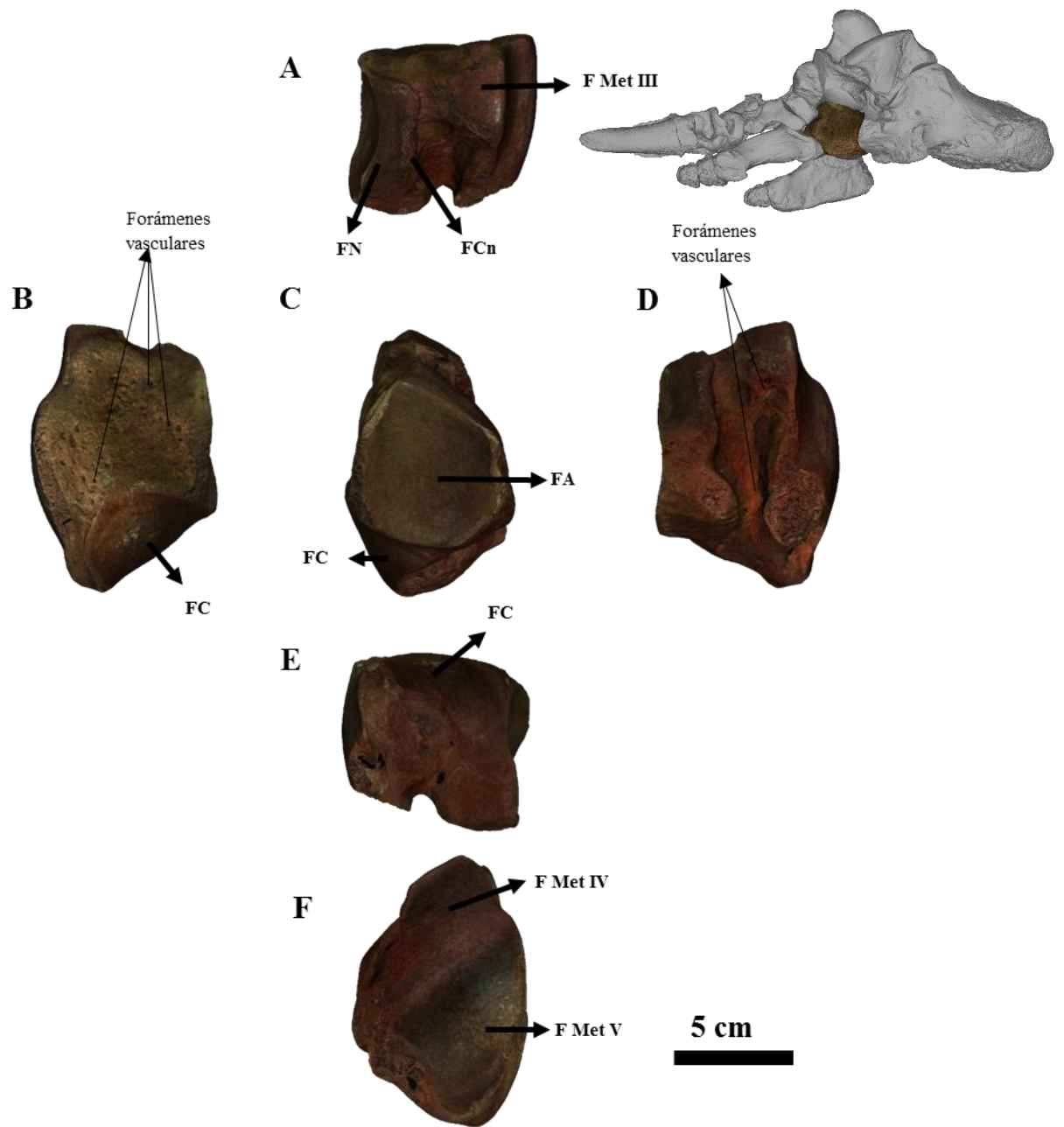
La vista caudal o astragalar (fig. 3C) está compuesta casi totalmente por la faceta que articula con el astrágalo, también se puede observar una porción de la articulación con el calcáneo. Dicha porción tiene forma triangular con su base hacia lateral, se extiende craneocaudalmente. La carilla articular con el astrágalo presenta una gran concavidad. Su perímetro podría describirse como un círculo a excepción de su porción dorsomedial, cuyo borde es recto y se continúa hacia proximal con la faceta de articulación con el navicular. La misma puede observarse con mayor detalle en una vista proximal del hueso (fig. 3A). Dicha articulación se encuentra en posición craneal y se extiende lateromedialmente. Es rectangular con su borde

proximal cóncavo. El borde distal presenta una muesca en el medio que puede variar de tamaño. Es apenas pronunciada en el ejemplo de la figura pero puede llegar hasta el borde de la cara proximal. Las dos porciones de la articulación que apuntan hacia proximal tienen forma de dos semicírculos que pueden estar unidos o no, dependiendo del tamaño de la muesca. Separada de dicha faceta por una zona de hueso no articular o surco se encuentra la faceta de articulación con el tercer metatarsiano, que se ubica laterocranealmente y apunta dorsomedialmente. Es de pequeño tamaño y tiene forma de triángulo con vértices redondeados. Su base apunta hacia distal y su vértice hacia proximal.

Desde una vista medial (fig. 3D) se observan dos protuberancias divididas por una zona excavada del hueso que se extiende de proximal a distal por las caras proximal y medial. Las protuberancias están ubicadas lateralmente. La proximal se continúa con la faceta de articulación con el navicular.

En una vista distal (fig. 3E) se observan las protuberancias mencionadas previamente, el surco que las divide y una porción de la articulación con el calcáneo. La protuberancia distal tiene una profunda depresión donde se encuentran varios forámenes vasculares. El surco es curvo, extendiéndose desde el centro del borde medial hacia una posición láterocraneal. En la mitad caudal el borde proximal del surco coincide con el borde proximal de la faceta de articulación con el calcáneo. Ésta tiene forma triangular con su base convexa y apuntando hacia lateral, y su vértice apuntando mediocaudalmente.

Por último, la cara distal del cuboides (fig. 3F) está compuesta por dos facetas articulares. La proximal articula con el cuarto metatarsiano mientras que la distal lo hace con el quinto metatarsiano. Las dos facetas articulares son continuas entre sí, pero forman un borde convexo donde se encuentran, por lo cual están en distintos planos, siendo la primera proximal a la segunda. Ambas tienen forma de triángulo, los mismos se encuentran unidos por sus bases. La carilla de articulación con el quinto metatarsiano es la de mayor tamaño, con su base hacia proximal y su vértice hacia distal. Es convexa, sobresaliendo más en su borde proximal.



**Figura 3.** Cuboides izquierdo *Lestodon armatus* (CAV 172). **A**, vista proximal; **B**, vista lateral; **C**, vista caudal; **D**, vista medial; **E**, vista distal; **F**, vista craneal. Abreviaturas: **FA**, faceta de articulación con el astrágalo; **FC**, faceta de articulación con el calcáneo; **FCn**, faceta de articulación con el cuneiforme; **F Met III**, faceta de articulación con el tercer metatarsiano; **F Met IV**, faceta de articulación con el cuarto metatarsiano; **F Met V**, faceta de articulación con el quinto metatarsiano; **FN**, faceta de articulación con el navicular.



Ejemplar	H	L	A	LFA	AFA
CAV 172	11,20	7,90	6,90	5,90	6,90
CAV 627	11,10	7,70	6,90	6,10	6,40
MNHN 1078	11,30	7,50	7,80	4,90	5,90
MNHN 1177	9,90	7,20	6,20	5,00	7,10
MNHN 1978	10,00	6,90	6,00	4,50	7,30
MNHN 2154	11,20	7,50	7,00	5,80	7,50
Promedio	10,78±0,52	7,45±0,29	6,80±0,51	5,37±0,52	6,85±0,48
$\sigma$	0,65	0,36	0,64	0,65	0,60

**Tabla 3.** Medidas de cuboides de *Lestodon armatus* expresadas en centímetros. Referencias: **H**, altura; **L**, largo; **A**, ancho; **LFA**, largo de la faceta de articulación con el astrágalo; **AFA**, ancho de la faceta de articulación con el astrágalo;  $\sigma$ , desviación estándar.

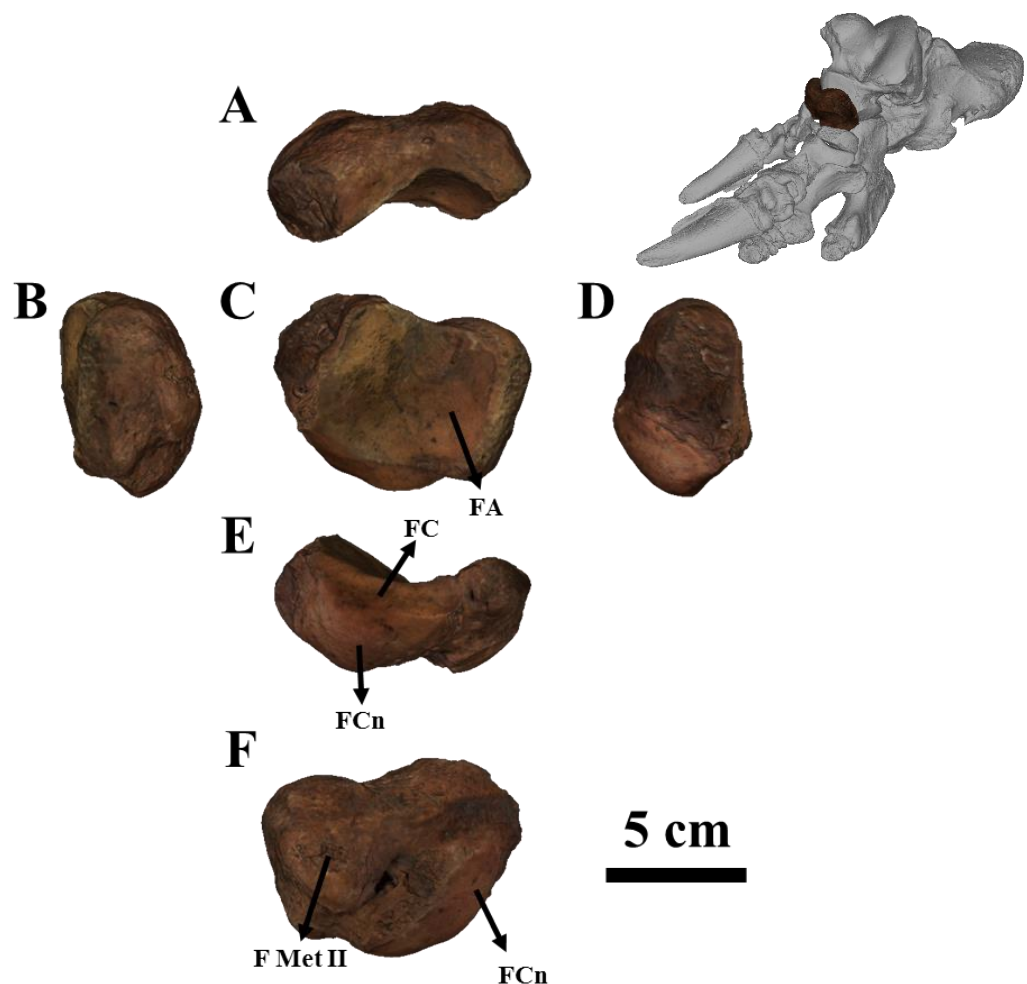
### Navicular

Se ubica dorsomedialmente. Articula caudalmente con el astrágalo, mediocranealmente con el segundo metatarsiano, craneodistalmente con el cuneiforme y caudodistalmente con el cuboides.

Es comprimido craneocaudalmente. Su cara proximal (fig. 4C), de forma rectangular, con su eje mayor dispuesto mediolateralmente y el menor dorsodistalmente, está ocupada prácticamente por la carilla de articulación con el astrágalo. Es cóncava en casi toda su extensión, a excepción de su porción lateral, donde se vuelve ligeramente convexa. Su borde proximal es cóncavo, mientras que el distal es convexo y corresponde al borde proximal de la faceta articular con el cuboides.

En una vista distal (fig. 4F) se observan dos carillas articulares. La de mayor tamaño articula con el cuneiforme y se ubica laterodistalmente. Separada de ésta por un surco poco profundo, que discurre oblicuo de dorsolateral hacia ventromedial, se encuentra la articulación con el segundo metatarsiano. Ésta es de forma ovalada y se sitúa ventromedialmente.

La última faceta articular es la de articulación con el cuboides, la misma se encuentra en la cara distal (fig. 4E). Es de pequeño tamaño, con forma de medialuna con su borde cóncavo hacia proximal y el convexo hacia distal. En esta cara no sólo se ve dicha faceta sino también la de articulación con el cuneiforme, ya que ambas son continuas. El límite entre ambas es casi irreconocible, pueden diferenciarse porque mientras que la faceta cuboidea apunta hacia abajo, la de articulación con el cuneiforme lo hace hacia adelante.



**Figura 4.** Navicular izquierdo *Lestodon armatus* (CAV 1115). **A**, vista proximal; **B**, vista lateral; **C**, vista caudal; **D**, vista medial; **E**, vista distal; **F**, vista craneal. Abreviaturas: **FA**, faceta de articulación con el astrágalo; **FC**, faceta de articulación con el cuboides; **FCn**, faceta de articulación con el cuneiforme; **F Met II**, faceta de articulación con el segundo metatarsiano.

Ejemplar	L	E	A	LFA
CAV 938	8,10	3,00	6,90	4,90
MNHN 514	8,00	3,20	5,10	5,50
MNHN 692	9,10	3,30	6,20	5,20
MNHN 1394	9,20	3,70	7,10	6,80
MNHN 2846	8,10	3,50	5,50	5,10
MNHN 2848	8,40	2,80	6,10	5,90
Promedio	8,48±0,43	3,25±0,26	6,15±0,62	5,57±0,56
$\sigma$	0,53	0,33	0,77	0,70

**Tabla 4.** Medidas de naviculares de *Lestodon armatus* expresadas en centímetros. Referencias: **L**, largo; **E**, espesor; **A**, ancho; **LFA**, largo de la faceta de articulación con el astrágalo;  **$\sigma$** , desviación estándar.

### Cuneiforme

*Lestodon* sólo tiene ectocuneiforme como un hueso libre (fig. 5), ya que al igual que otros milodóntidos como *Glossotherium*, *Thinobadistes* o *Paramylodon*, perdió el entocuneiforme junto con el dedo I (Stock, 1917; Webb, 1989). El mesocuneiforme se encuentra fusionado al metatarsiano II (Gervais, 1873).

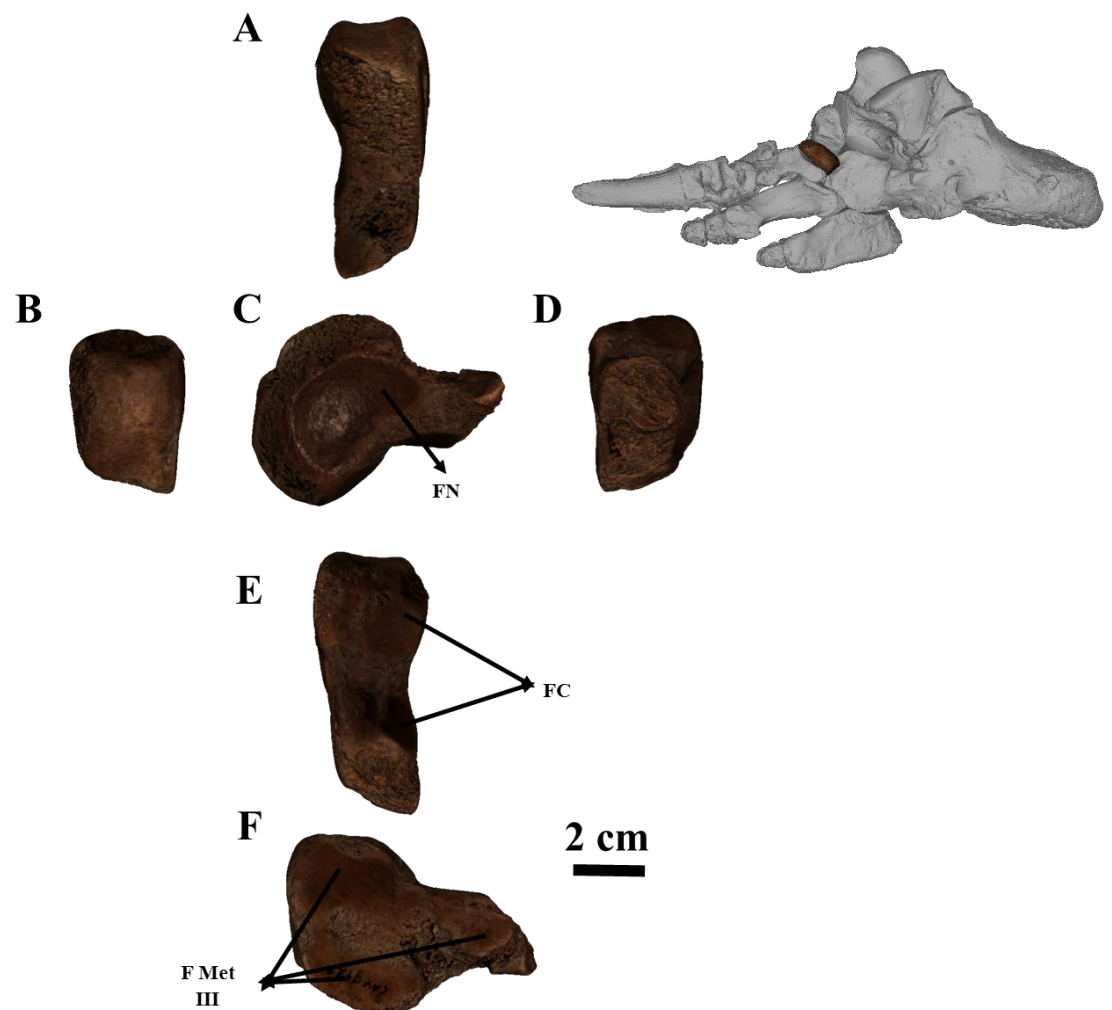
Su forma es triangular, con su base apuntando dorsolateralmente y su vértice ventromedialmente. Está comprimido craneocaudalmente. Es cóncavo en su porción proximal y disminuye en grosor dorsolateralmente-ventromedialmente. Las caras distal y proximal presentan superficie articular en casi toda su extensión, correspondiendo la proximal a la articulación con el navicular y la distal a la articulación con el metatarsiano III. Las mismas están divididas por hueso no articular, exceptuando la cara distal, donde se encuentran las facetas de articulación con el cuboides.

La faceta de articulación con el navicular (fig. 5C) tiene forma semicircular, con la base ubicada distalmente. Su superficie es regular, cóncava y con los bordes lisos. Está ubicada lateralmente,

aunque ocupa la mayoría de esta cara, dejando libre sólo la porción ventromedial que se corresponde con el vértice del hueso.

En la figura 5F se observa la faceta articular con el tercer metatarsiano. Ocupa prácticamente toda la cara; es plana en casi toda su superficie exceptuando el borde ventrolateral donde es convexa.

La cara distal del cuneiforme (fig. 5E) tiene forma medianamente rectangular, con una pequeña concavidad en su borde proximal (correspondiente a la faceta de articulación con el navicular). Su espesor disminuye hacia medial. En esta cara se encuentran dos pequeñas facetas que son las que articulan con el cuboides. Están ubicadas sobre el borde proximal. La de mayor tamaño se sitúa lateralmente, es circular y apunta distalmente. Separada de la craneal por una pequeña depresión está la de menor tamaño. Su forma es más irregular y apunta caudodistalmente.



**Figura 5.** Cuneiforme izquierdo *Lestodon armatus* (CAV 1429). **A**, vista proximal; **B**, vista lateral; **C**, vista proximal; **D**, vista medial; **E**, vista distal; **F**, vista distal. Abreviaturas: **FC**, faceta de articulación con el cuboides; **F Met III**, faceta de articulación con el tercer metatarsiano; **FN**, faceta de articulación con el navicular.

Ejemplar	L	A	E	BF	HF
CAV 1429	7,10	5,00	3,90	4,00	3,00
MNHN 2871	7,20	5,20	2,70	4,50	3,10
MNHN 2872	7,40	5,50	3,40	4,00	3,70
GL081	7,20	5,40	2,90	4,80	2,90
GL532	4,50	3,70	2,00	3,50	2,40
Promedio	6,68±1,07	4,96±0,64	2,98±0,63	4,16±0,44	3,02±0,41
$\sigma$	1,22	0,73	0,72	0,50	0,47

**Tabla 8.** Medidas de ectocuneiformes de *Lestodon armatus* expresadas en centímetros. Referencias: **L**, largo; **A**, ancho; **E**, espesor; **BF**, base de faceta de articulación con el navicular; **HF**, altura faceta de articulación con el navicular;  $\sigma$ , desviación estándar.

## **METATARSO**

*Lestodon* tiene 4 dedos en el pie, habiendo perdido el hallux. Por ello el metatarso está compuesto por cuatro huesos metatarsianos: el II, III, IV y V, de medial a lateral, respectivamente (Gervais, 1873).

### **Metatarsiano II**

El segundo metatarsiano de *Lestodon* se encuentra fusionado con el mesocuneiforme (Gervais, 1873) (fig. 6). Articula proximalmente con el navicular, hacia distal con la falange proximal del dedo dos y lateroplantarmente con el tercer metatarsiano.

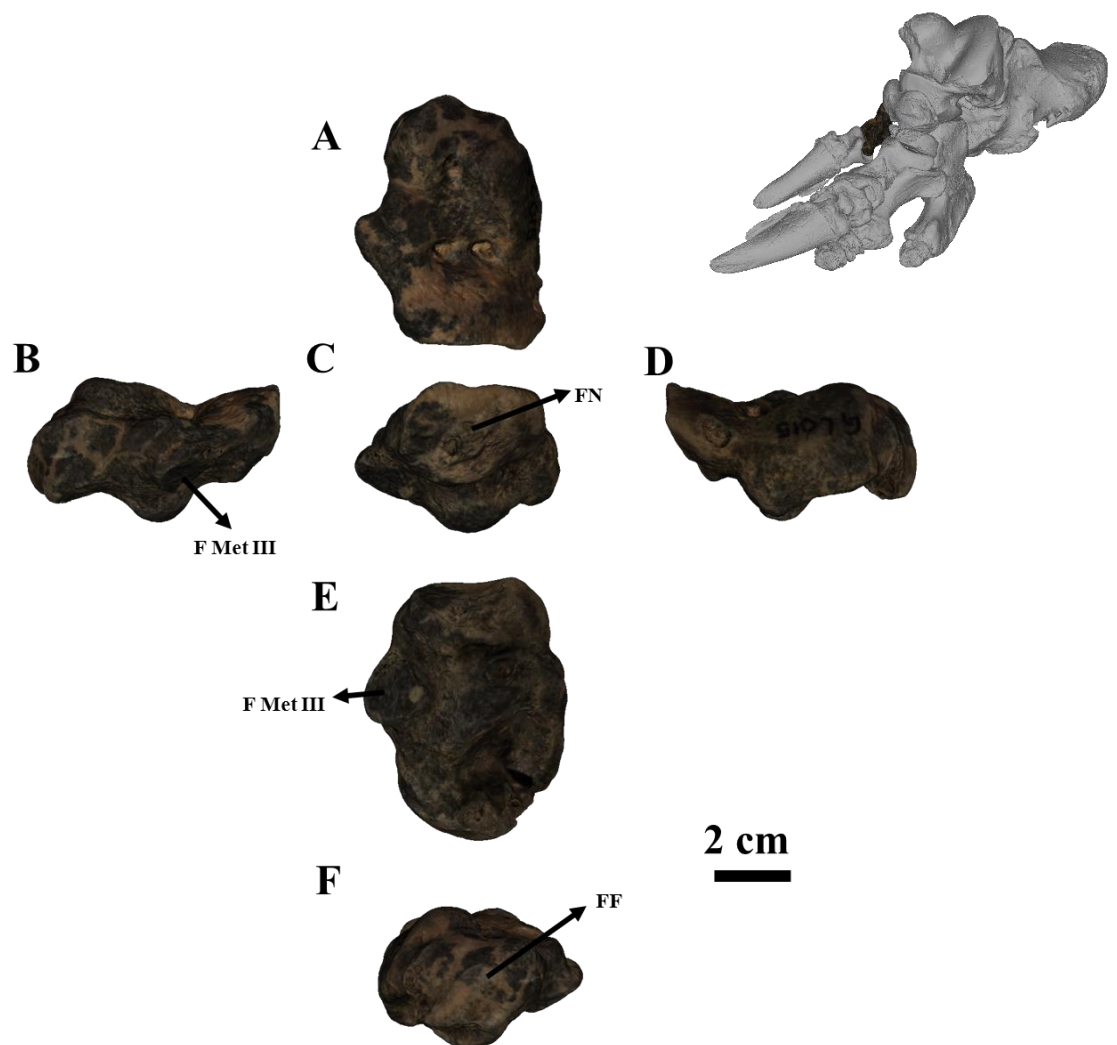
Su tamaño es variable y su forma es muy irregular. Aplanado dorsoplantarmente con numerosas protuberancias. La porción proximal (correspondiente al mesocuneiforme) se divide del resto dorsalmente por un surco angosto cuya profundidad varía (fig. 6A). En el hueso usado para esta descripción el surco tiene dos forámenes de gran tamaño dispuestos en la zona media. Plantarmente el surco no es tan claro, siendo en algunas partes apenas una depresión, de mayor ancho pero mucho menos profundidad.

Esta porción es aplanada dorsoplantarmente y se encuentra en ángulo respecto al resto del hueso. Aquí se encuentra la faceta de articulación con el navicular, que apunta caudoplantarmente. Es de pequeño tamaño, más o menos ovalada.

La porción distal del hueso, es decir, la que corresponde al metatarsiano II propiamente dicho, presenta las dos carillas articulares restantes. La de articulación con el tercer metatarsiano se encuentra en la cara plantar (fig. 6E), en posición lateral, enseguida del surco. Es una pequeña saliente ese hueso, su forma es de domo, con su base ubicada mediocaudalmente; apunta caudoplantarmente y mínimamente hacia lateral.

Siguiendo con la vista plantar se observa una protuberancia en la misma línea que la carilla articular antes mencionada, que se extiende desde el borde lateral hacia el medial. A partir de éste, continúa hacia el distal formando una especie de cráter que es variable en tamaño y forma.

En una vista distal (fig. 6F) se observa la faceta articular con la falange proximal. Es una faceta típica de articulación con falanges, con sus tres porciones. Es de pequeño tamaño ya que todo el hueso lo es. Su eje mayor se extiende desde una posición ventromedial hacia una dorsolateral.



**Figura 6.** Metatarsiano II izquierdo *Lestodon armatus* (MNHN GL015). **A**, vista dorsal; **B**, vista lateral; **C**, vista proximal; **D**, vista medial; **E**, vista plantar; **F**, vista distal. Abreviaturas: **FF**, faceta de articulación con la falange proximal del dedo II; **F Met III**, faceta de articulación con el tercer metatarsiano; **FN**, faceta de articulación con el navicular.

Ejemplar	L	A	H	LF	AF
MNHN 2852	8,00	5,90	3,40	4,00	3,00
GL015	7,00	5,40	3,80	3,40	2,80
Promedio	7,50±0,98	5,65±0,49	3,60±0,39	3,70±0,58	2,90±0,19
$\sigma$	0,71	0,35	0,28	0,42	0,14

**Tabla 6.** Medidas de metatarsianos II de *Lestodon armatus* expresadas en centímetros. Referencias: **L**, largo; **A**, ancho; **H**, altura; **LF**, largo de la faceta de articulación con el navicular; **AF**, ancho de la faceta de articulación con el navicular;  $\sigma$ , desviación estándar.

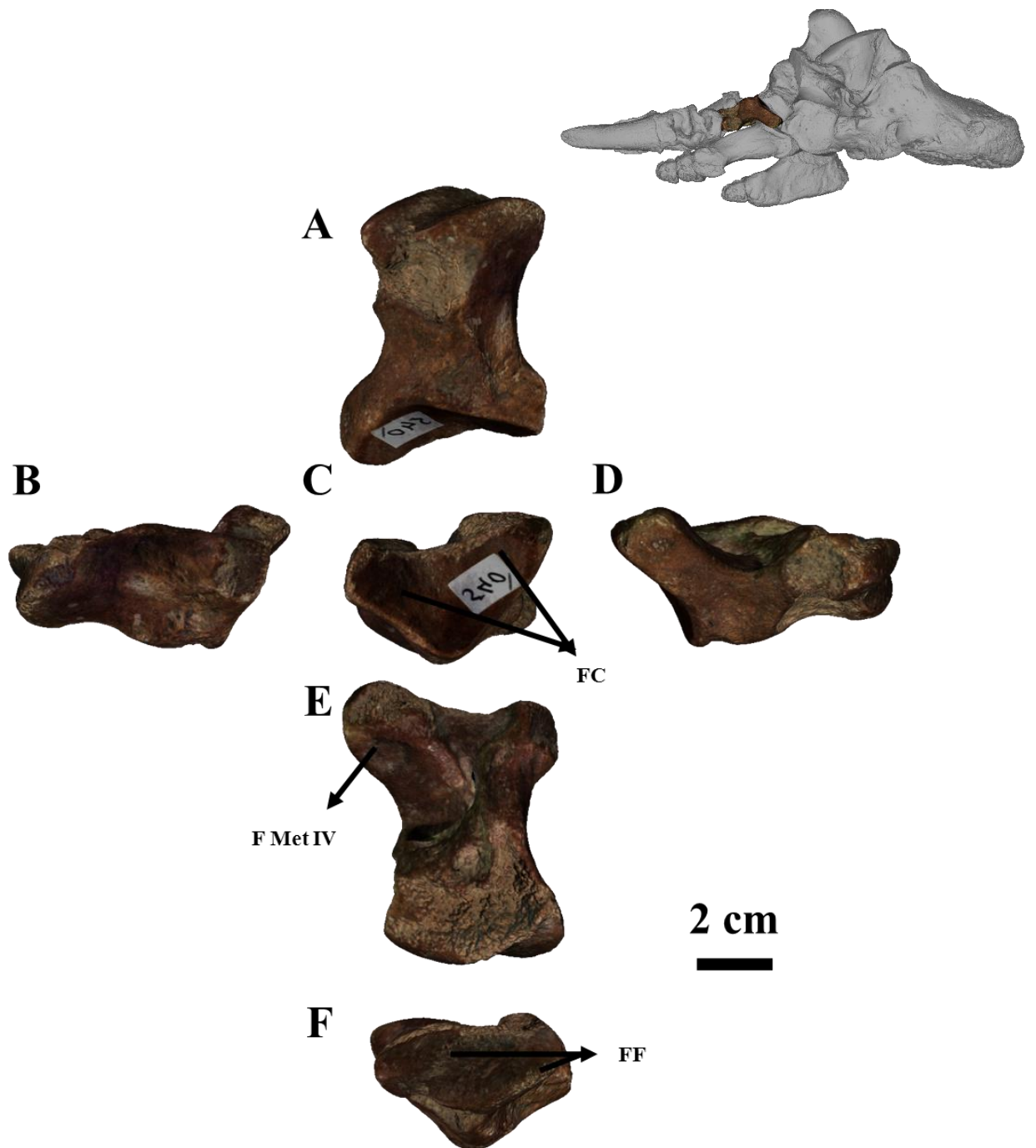
### Metatarsiano III

La diáfisis de este hueso es aplanada dorsoplantarmente, de sección triangular con su vértice dorsal. La epífisis proximal es de mayor tamaño y articula en su cara proximal (fig. 7C) con el cuneiforme, lateroplantarmente con el cuarto metatarsiano y mediodorsalmente con el segundo. La epífisis distal articula con la falange proximal del tercer dedo.

La faceta de articulación con el cuneiforme ocupa toda la cara proximal del hueso (fig. 7C), es de forma triangular, con su vértice hacia dorsal y su base corresponde con el borde plantar. Su superficie es plana en la porción mediodorsal, cóncava en el vértice lateral y convexa en el centro. Una proyección considerable de su parte superior se extiende formando una gran apófisis, por encima del cuarto metatarsiano, el cual articula con la parte delantera de esta proyección.

En una vista plantar (fig. 7E), se observa la faceta articular con el cuarto metatarsiano, que mira plantarmente, es de forma semicircular, con su base hacia lateral y de superficie levemente cóncava. Alrededor de la porción mediodistal de la faceta se observa un pequeño surco con algunos forámenes vasculares.

En la figura 7F, correspondiente a una vista distal del hueso, se aprecia la faceta de articulación con la falange proximal. Consta de dos superficies convexas, separadas por una cóncava. Éstas se disponen paralelas entre sí y recorren el hueso desde una posición dorsolateral hacia una ventromedial.



**Figura 7.** Metatarsiano III izquierdo *Lestodon armatus* (CAV 540). **A**, vista dorsal; **B**, vista lateral; **C**, vista proximal; **D**, vista medial; **E**, vista plantar; **F**, vista distal. Abreviaturas: **FC**, faceta de articulación con el cuneiforme; **FF**, faceta de articulación con la falange proximal del dedo III; **F Met IV**, faceta de articulación con el cuarto metatarsiano.



Ejemplar	L	AD	HED	HEP	AED	AEP
CAV 540	10,20	4,50	3,00	3,80	6,20	7,90
CAV 1452	11,00	5,30	4,50	5,60	7,50	8,00
MNHN 1162	9,50	4,10	4,50	5,20	7,60	7,80
MNHN 1961	9,70	5,20	4,60	5,70	6,90	8,70
MNHN 2880	9,50	4,80	3,70	5,40	7,40	8,50
MNHN 2876	10,80	4,70	4,50	6,50	7,10	8,10
Promedio	10,12±0,53	4,77±0,36	4,13±0,52	5,37±0,71	7,12±0,42	8,17±0,19
$\sigma$	0,66	0,45	0,65	0,89	0,52	0,36

**Tabla 7.** Medidas de metatarsianos III de *Lestodon armatus* expresadas en centímetros. Referencias: **L**, largo; **AD**, ancho de la diáfisis; **HED**, altura epífisis distal; **HEP**, altura epífisis proximal; **AED**, ancho epífisis distal; **AEP**, ancho epífisis proximal;  $\sigma$ , desviación estándar.

#### Metatarsiano IV

El metatarsiano IV (fig. 8) articula caudodorsalmente con el tercer metatarsiano, caudoplantarmente con el quinto metatarsiano, caudalmente con el cuneiforme, cranealmente con la falange proximal del cuarto dedo y craneoplantarmente con el hueso sesamoideo del dedo IV.

Presenta claramente diferenciadas la diáfisis y las epífisis. Entre estas últimas la proximal es de mayor tamaño y con más cantidad de carillas articulares, mientras la distal tiene mayor cantidad de forámenes vasculares

La diáfisis está comprimida lateromedialmente, es de sección triangular en la porción distal con su base ubicada plantarmente. En la porción proximal es ovalada y su eje mayor se dispone dorsoplantarmente. Vista lateralmente es casi triangular, disminuyendo su altura a medida que se acerca a la epífisis distal.

Visto dorsalmente (fig. 8A), en la epífisis proximal se observa la articulación con el tercer metatarsiano y parte de la articulación con el cuboides. En la vista distal (fig. 8F) puede verse parte de la carilla articular con la falange proximal que apunta caudodorsalmente. Además,

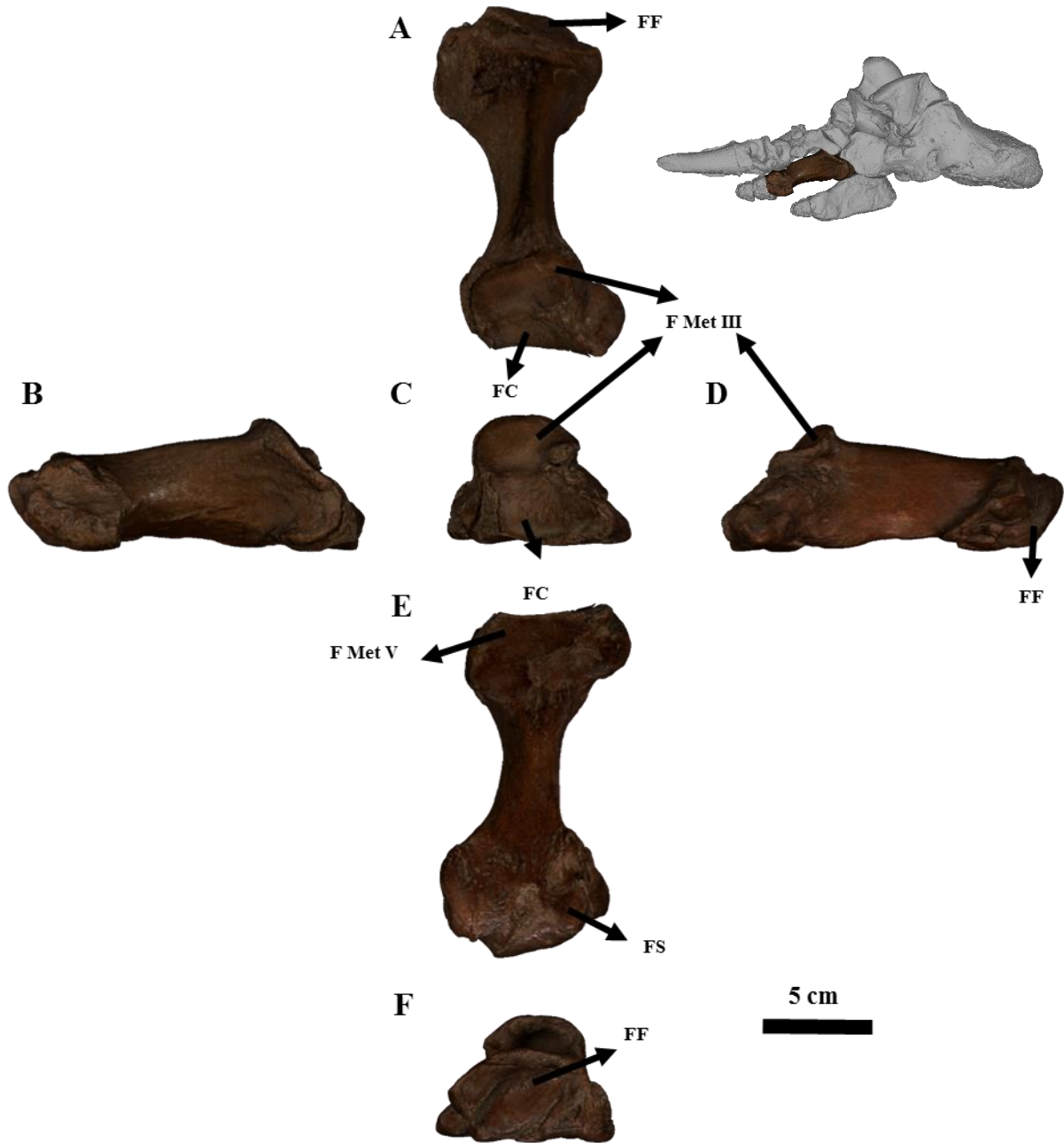
aparece una cresta de pequeña magnitud, perpendicular a la diáfisis, que se ensancha hacia lateral.

La faceta de articulación con el metatarsiano III, así como la del cuneiforme pueden observarse en su totalidad en una vista proximal (fig. 8C). La primera es dorsal, apunta caudodorsalmente, su borde dorsal es curvo, más desarrollado medialmente y su borde plantar es recto. Ésta limita hacia plantar con la faceta del cuneiforme, separándose de ella por una ligera cresta. La superficie de esta faceta es levemente convexa en la porción dorsolateral y cóncava en su porción plantar. El vértice ventromedial se encuentra elevado. La segunda faceta es plantar, tiene forma trapezoidal con su base mayor plantar y la menor dorsal. Los dos tercios dorsales apuntan caudodorsalmente, mientras que el tercio plantar apunta caudalmente. Su superficie es regular, más bien plana a excepción del límite entre las dos partes antes mencionadas que es convexo. Medialmente a esta faceta hay hueso no articular donde se insertan músculos y hay forámenes vasculares.

La superficie articular con el metatarsiano V (fig. 8B) apunta craneoplantarmente. Puede dividirse en dos: una porción proximal, de mayor tamaño y una láterocraneal, mucho más pequeña. La primera tiene forma de triángulo rectángulo, con su base coincidiendo con el borde proximal y su altura ubicada lateralmente; su superficie es convexa en la base y cóncava hacia lo que sería el vértice, donde se conecta con la otra porción. Ésta es de forma ovalada, con un eje mayor y uno menor casi del mismo tamaño, su superficie es levemente cóncava. Esta faceta está separada del plano de la faceta cuboidal por un ángulo agudo, en el límite de ambas hay una cresta que se extiende de lateral a medial. Desde esta vista, en el extremo proximal de la diáfisis hay una protuberancia que medialmente se transforma en una cresta y se extiende a lo largo hasta el extremo distal, terminando en otra protuberancia de menor tamaño.

La articulación con la primera falange se observa en una vista distal (fig. 8F), aunque parte de esta faceta mira hacia plantar. Se ubica medialmente y se extiende hacia una posición dorsolateral. Se trata de dos superficies articulares divididas por una fracción de hueso no articular que forma una especie de escalón, ambas partes están en distintos planos. La porción dorsomedial mira hacia distal, es de menor tamaño y superficie plana. La porción plantar es fuertemente convexa y apunta craneoplantarmente. Rodeando la faceta dorsal y lateralmente hay hueso no articular. En posición medial y formando un ángulo recto con la porción de menor

tamaño de la faceta de articulación con la falange aparece una pequeña faceta (fig. 8E) de forma más o menos circular que articula con un hueso sesamoideo, apunta medioplantarmente.



**Figura 8.** Metatarsiano IV izquierdo *Lestodon armatus* (CAV 613). **A**, vista dorsal; **B**, vista lateral; **C**, vista proximal; **D**, vista medial; **E**, vista plantar; **F**, vista distal. Abreviaturas: **FC**, faceta de articulación con el cuneiforme; **FF**, faceta de articulación con la falange del dedo IV; **F Met III**, faceta de articulación con el tercer metatarsiano; **F Met V**, faceta de articulación con el quinto metatarsiano; **FS**, faceta de articulación con hueso sesamoideo.

Ejemplar	L	AD	HED	HEP	AED	AEP
CAV 309	17,50	3,30	3,90	6,80	7,50	8,00
CAV 613	17,50	2,70	4,20	7,30	7,80	7,30
MNHN 433	18,00	2,90	4,90	7,50	7,20	7,00
MNHN 1160	17,00	3,00	4,20	7,90	7,00	7,00
MNHN 2883	17,50	3,20	4,80	8,30	8,30	7,50
MNHN 2885	15,50	2,70	4,10	6,30	6,80	6,50
Promedio	17,17±0,70	2,97±0,20	4,35±0,32	7,35±0,58	7,43±0,44	7,22±0,41
$\sigma$	0,88	0,25	0,40	0,73	0,55	0,51

**Tabla 8.** Medidas de metatarsianos IV de *Lestodon armatus* expresadas en centímetros. Referencias: **L**, largo; **AD**, ancho de la diáfisis; **HED**, altura epífisis distal; **HEP**, altura epífisis proximal; **AED**, ancho epífisis distal; **AEP**, ancho epífisis proximal;  **$\sigma$** , desviación estándar.

### Metatarsiano V

El quinto metatarsiano (fig. 9) es un hueso muy robusto, donde se apoya gran parte del peso del cuerpo debido a la rotación pedolateral del pie. Su forma es irregular, siendo una de sus epífisis (la proximal) mucho mayor a la otra.

Visto lateralmente (fig. 9D), su superficie es más bien plana con numerosos forámenes vasculares y algunas rugosidades. Presenta una cresta que se extiende plantarmente de proximal a distal, afinándose hacia distal. El borde distal de esta cara presenta una superficie rugosa.

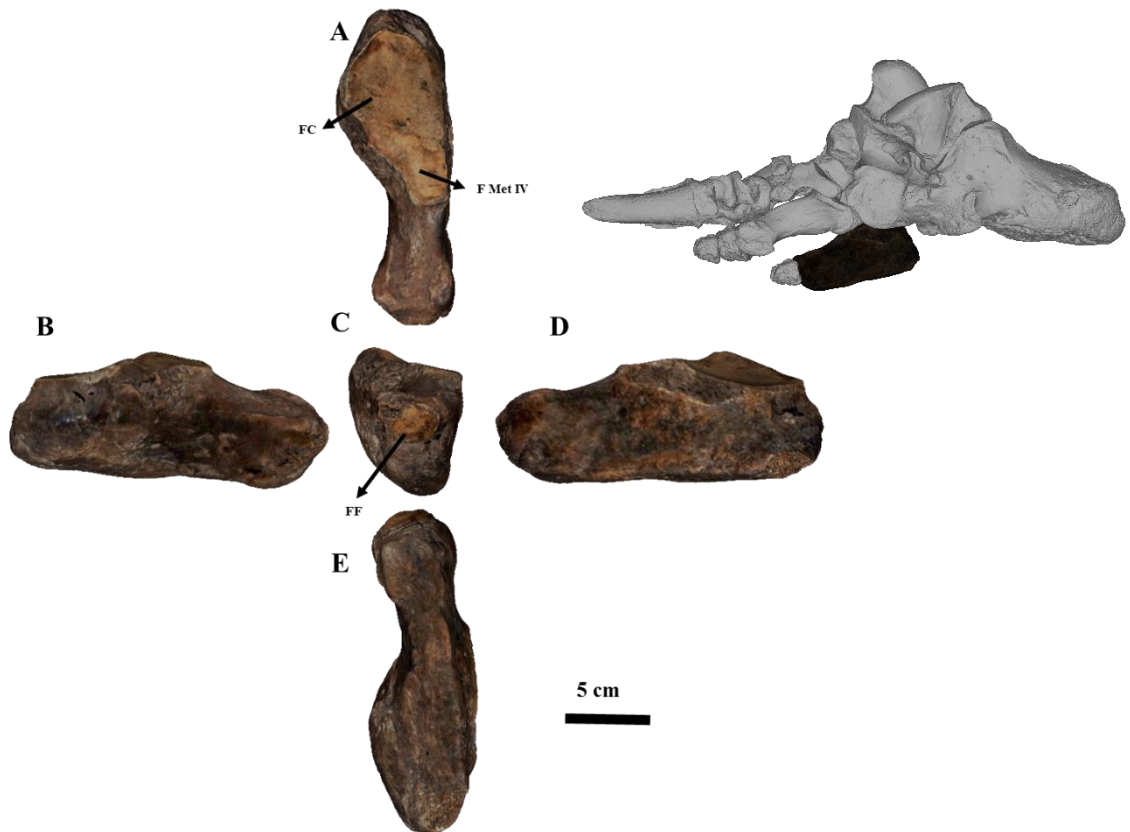
Consta de tres superficies articulares, dos de las cuales se encuentran en la epífisis proximal (articulación con el cuboide y el cuarto metatarsiano), mientras que en la distal se encuentra la articulación con la única falange de este dedo.

En la figura 9A se observa la diferencia de tamaño entre las epífisis además de las articulaciones de la epífisis proximal. La faceta de articulación con el cuboide se sitúa proximalmente y es la de mayor tamaño, apunta láterodorsalmente. Se continúa con la articulación con el cuarto metatarsiano hacia distal. Esta última apunta dorsalmente, es plana en su porción distal y se vuelve convexa a medida que se extiende hacia proximal y medial, para luego ser cóncava en su extremo medial. Entre ambas carillas puede haber una pequeña cresta que marca el límite.

Medialmente a estas facetas, hay un sector de hueso no articular muy rugoso y con numerosos forámenes vasculares donde probablemente se insertaran músculos y tendones. La diáfisis también tiene señas de una gran vascularización desde este punto de vista. La epífisis distal presenta dos pequeñas protuberancias una medial y otra lateral, siendo la medial de mayor extensión y menor grosor.

La base del quinto metatarsiano se encuentra muy engrosada y, vista plantarmente (fig. 9E), tiene el aspecto de una cresta muy desarrollada. En la mayor parte del hueso se encuentra sólo plantarmente; pero se continúa hacia la cara medial de la epífisis proximal, cubriendo toda la cara con hueso no articular muy irregular (fig. 9D).

En una vista distal (fig. 9C), se observa la faceta de articulación con la falange del dedo V. Ésta es de pequeño tamaño, ubicada dorsalmente en el centro de esta cara de la epífisis distal. Es de forma ovalada, convexa y se encuentra rodeada de pequeños forámenes vasculares, principalmente en su porción dorsolateral.



**Figura 9.** Metatarsiano V izquierdo *Lestodon armatus* (CAV 32). **A**, vista dorsal; **B**, vista medial; **C**, vista distal; **D**, vista lateral; **E**, vista plantar. Abreviaturas: **FC**, faceta de articulación con el cuboides; **FF**, faceta de articulación con la falange del dedo V; **F Met IV**, faceta de articulación con el cuarto metatarsiano.

Ejemplar	L	H	AEP	AED
CAV 32	19,50	7,10	6,00	4,90
MNHN 281	18,00	7,10	5,70	5,00
MNHN 1984	19,00	6,90	6,10	4,00
MNHN 1985	17,50	6,10	5,10	4,50
MNHN 1096	20,00	7,10	6,00	5,30
Promedio	18,80±0,91	6,86±0,38	5,78±0,36	4,74±0,44
$\sigma$	1,04	0,43	0,41	0,50

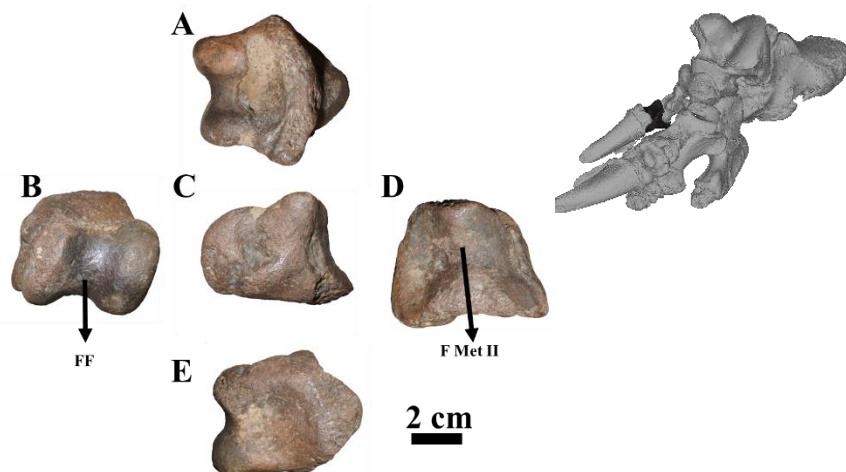
**Tabla 9.** Medidas de metatarsianos V de *Lestodon armatus* expresadas en centímetros. Referencias: **L**, largo; **H**, altura; **AEP**, ancho epífisis proximal; **AED**, ancho epífisis distal;  **$\sigma$** , desviación estándar.

## **FALANGES**

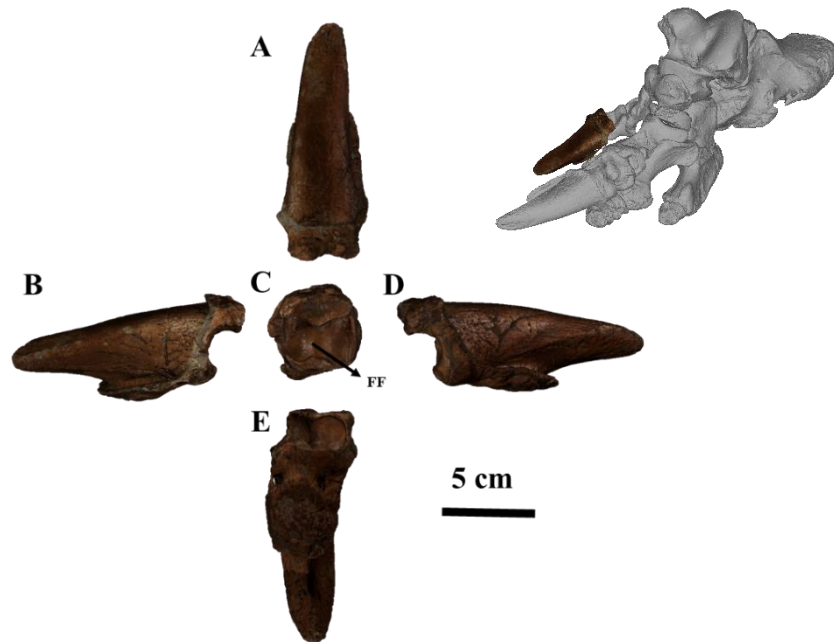
El pie de *Lestodon* cuenta con cuatro dedos, de los cuales dos (IV y V) presentan reducción a nivel de las falanges. El dedo III es el único que tiene las tres falanges como huesos libres.

### **Dedo II**

El segundo dedo está compuesto por el metatarsiano II más dos falanges, la proximal y media que se encuentran fusionadas (fig. 10) y la ungueal (fig. 11). La falange ungueal es de pequeño tamaño comparándola con su correspondiente en la mano o con las falanges de los dedos tres tanto del pie como de la mano.



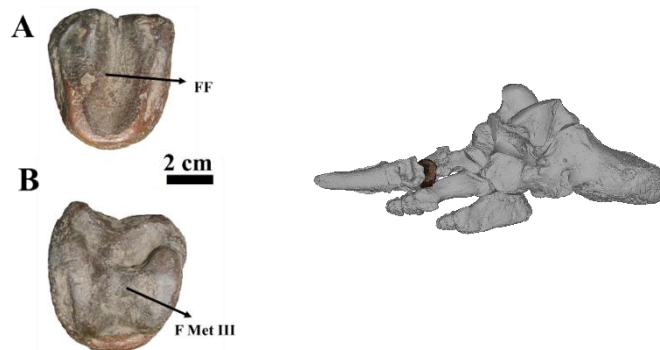
**Figura 10.** Falange media, dedo II izquierdo de *Lestodon armatus* (CAV 362). **A**, vista dorsal; **B**, vista distal; **C**, vista lateral; **D**, vista proximal; **E**, vista plantar. Abreviaturas: **FF**, faceta de articulación con la falange distal del dedo II; **F Met II**, faceta de articulación con el segundo metatarsiano.



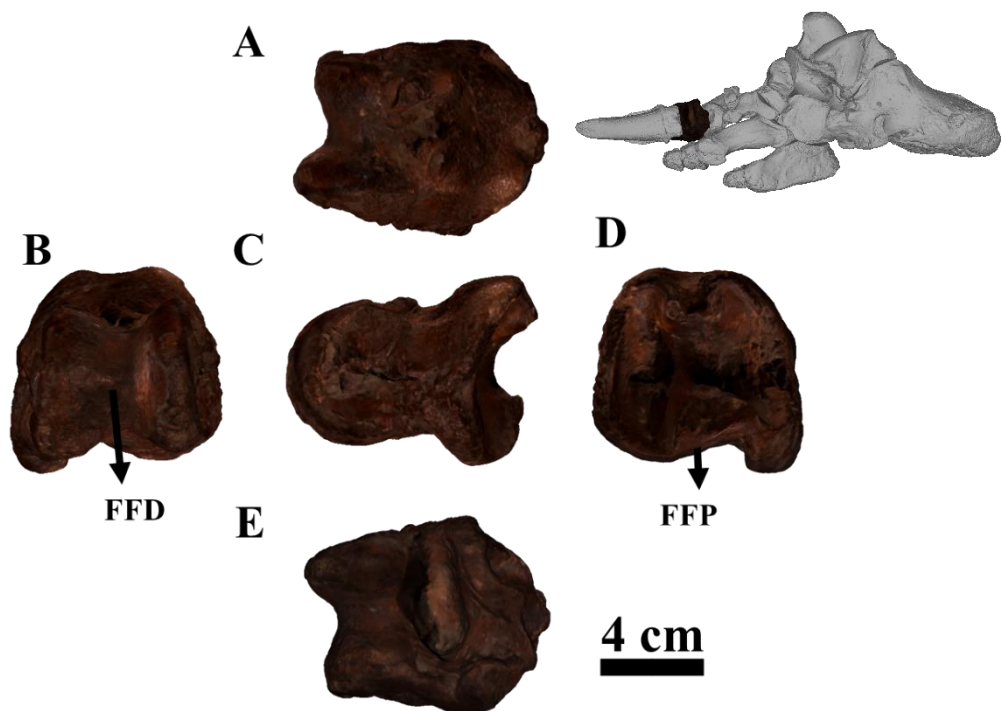
**Figura 11.** Falange ungual, dedo II izquierdo de *Lestodon armatus* (CAV 513). **A**, vista dorsal; **B**, vista lateral; **C**, vista proximal; **D**, vista medial; **E**, vista plantar. Abreviaturas: **FF**, faceta de articulación con la falange media del dedo II.

### Dedo III

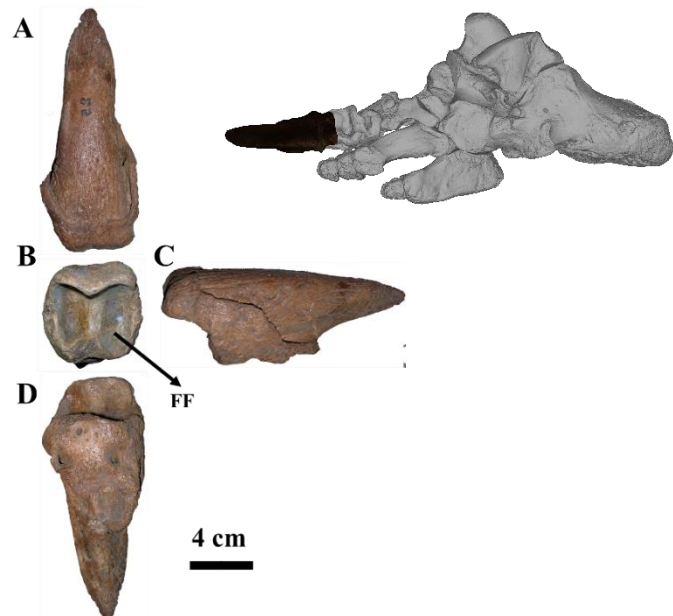
El tercer dedo presenta las 3 falanges. La primera (proximal; fig. 12) es corta, casi discoide; tiene el surco de la faceta metatarsiana bien marcada y la polea de la parte distal muy poco sobresaliente. La siguiente falange, es decir, la media (fig. 13), es mayor. La falange ungual (distal; fig. 14) es muy robusta y excavada; tiene la vaina para la inserción de la uña muy desarrollada.



**Figura 12.** Falange proximal, dedo III izquierdo de *Lestodon armatus* (CAV 527). **A**, vista distal; **B**, vista proximal. Abreviaturas: **FF**, faceta de articulación con la falange media del dedo III; **F Met III**, faceta de articulación con el tercer metatarsiano.



**Figura 13.** Falange media, dedo III izquierdo de *Lestodon armatus* (CAV 596). **A**, vista dorsal; **B**, vista distal; **C**, vista lateral; **D**, vista proximal; **E**, vista plantar. Abreviaturas: **FFD**, faceta de articulación con la falange distal del dedo III; **FFP**, faceta de articulación con falange proximal del dedo III.



**Figura 14.** Falange ungueal, dedo III izquierdo de *Lestodon armatus* (MNHN 25). **A**, vista dorsal; **B**, vista proximal; **C**, vista medial; **D**, vista plantar. Abreviaturas: **FF**, faceta de articulación con la falange media del dedo III.



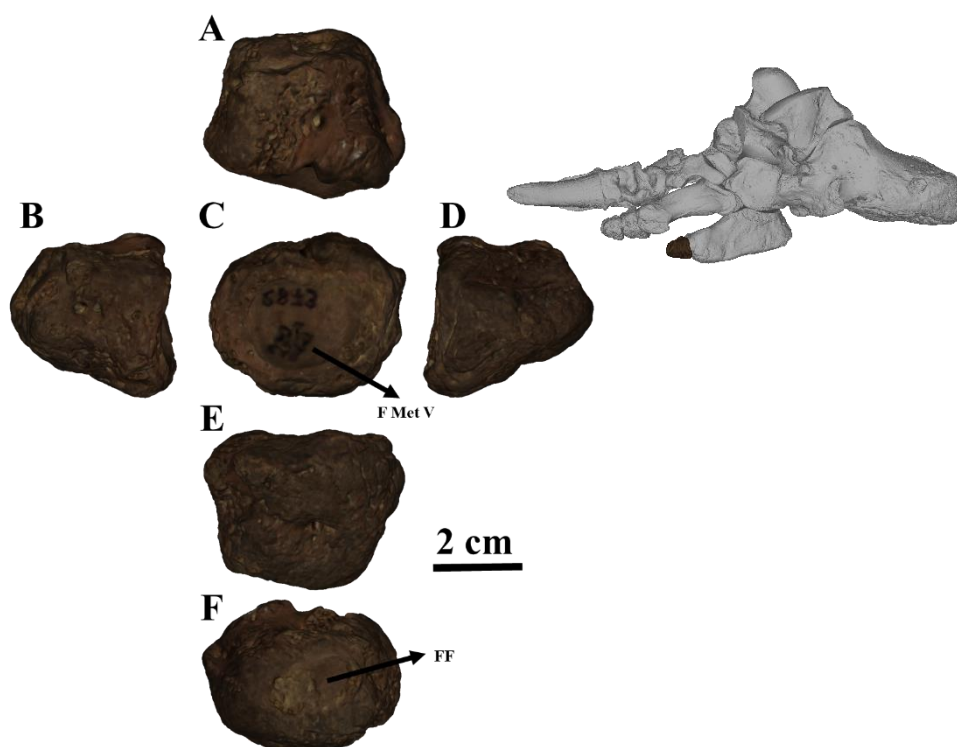
### Dedo IV

El cuarto dedo es incompleto, carece de la falange ungueal, la primera y segunda falanges son cortas y rudimentarias (Gervais, 1873). No se cuenta con ejemplares de estos huesos a disposición.

### Dedo V

El quinto dedo está muy modificado por la rotación del pie, tiene dos falanges de pequeño tamaño.

La falange proximal es de sección ovalada a rectangular que se va haciendo menor hacia distal, apenas aplanada dorsoplantarmente. Tiene dos carillas articulares, una distal y otra proximal. La distal es ovalada, con su eje mayor oblicuo, articula con la falange distal del dedo V. La faceta proximal articula con el quinto metatarsiano, es de forma circular un poco achatada plantarmente. Su superficie es cóncava.



**Figura 15.** Falange proximal, dedo V izquierdo de *Lestodon armatus* (MNHN 2873). **A**, vista dorsal; **B**, vista medial; **C**, vista proximal; **D**, vista lateral; **E**, vista plantar; **F**, vista distal. Abreviaturas: **FF**, faceta de articulación con la falange distal del dedo 5; **F Met V**, faceta de articulación con el quinto metatarsiano.

## **Discusión**

Como se mencionó previamente no se cuenta con un pie completo para la descripción por lo que se usaron huesos de distintos individuos pero casi todos pertenecientes a la Colección Arroyo del Vizcaíno (CAV). Dichos huesos fueron colectados en un mismo yacimiento que presenta un área expuesta de aproximadamente 30 metros cuadrados y 60 centímetros de espesor, teniendo una edad de entre 28 y 30 mil años (Fariña et al., 2014). Si se tiene en cuenta el corto período y la reducida zona en que se encuentran estos fósiles, pueden ser considerados parte de una misma población, lo que disminuye la probabilidad de encontrar diferencias de origen biogeográfico entre los individuos y, en consecuencia, en sus huesos. De todas maneras no puede asegurarse que hayan formado parte de una misma manada.

Sin embargo, los ejemplares de la colección del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN), así como los de la colección del Colegio Pio IX (GL) provienen de distintos yacimientos de distintas edades, por lo que se consideran pertenecientes a distintas poblaciones de perezosos y permiten observar diferencias entre poblaciones.

Si analizamos las medidas tomadas de los distintos huesos de las tres colecciones podemos hacernos una idea de la variabilidad intraespecífica de tamaños que se puede encontrar y qué medidas permanecen más invariadas.

En el astrágalo, las mayores variaciones se dan en el tamaño del hueso. La altura y el diámetro craneocaudal presentan las desviaciones más altas, mientras que las dimensiones de las facetas articulares tienden a ser más uniformes, particularmente el largo de la faceta discoide con una desviación estándar de 0,42. El ejemplar CAV 604 es el de menor tamaño en todas las dimensiones, el CAV 704 presenta el máximo en casi todas a excepción del largo de la faceta discoide y el ancho de la faceta ectal. Los tamaños máximo y mínimo se encuentran en huesos de la Colección Arroyo del Vizcaíno, indicando que al menos en el astrágalo no habría grandes variaciones relacionadas con la biogeografía. Para poder afirmar esto con mayor certeza se debería medir más cantidad de ejemplares de distintas colecciones.

Lamentablemente la cantidad de ejemplares de calcáneo que se pudieron conseguir es muy baja, por lo que no se puede evaluar la variación individual de manera similar a los otros huesos. De los dos ejemplares estudiados, el CAV 378 es mayor en casi todas las dimensiones, menos en el largo que es bastante menor que el del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN 42).

En los cuboides puede observarse que la dimensión que menos varía es el largo, siendo su desviación estándar 0,36. Si nos centramos en la altura, hay dos medidas que se encuentran bastante por debajo del promedio (10,78 cm): el ejemplar MNHN 1177 (9,90 cm) y el MNHN 1978 (10 cm), este último además tiene el largo, ancho y largo de faceta astragalar más pequeños. Las medidas de largo y ancho de estos ejemplares también son las menores, sin embargo no ocurre lo mismo con las dimensiones de la faceta astragalar.

El navicular es el hueso que presenta menos variación en general, el espesor es bastante uniforme en todos los ejemplares estudiados ( $\sigma$ : 0,33). La mayor diferenciación se ve en el ancho y en el largo de la faceta astragalar, que alcanza su máximo en el ejemplar MNHN 1394 con 6,80 cm. Éste supera al resto en todas las medidas, pero el largo de dicha faceta está muy por encima del promedio (5,57 cm).

En contraposición al navicular, la dimensión con mayor variabilidad en el ectocuneiforme es el espesor. El ejemplar GL 532 es mucho más pequeño que el resto, principalmente el largo del hueso (2,6 cm más chico que el de menor tamaño) y el ancho (1,3 cm más chico que el de menor tamaño). En las dimensiones de la faceta de articulación con el navicular no se ve tan exagerada la diferencia. Esto podría deberse a que el hueso se encontrara mal clasificado en la colección, pudiendo corresponder a otro género, que efectivamente sea de *Lestodon* y corresponda a un individuo juvenil o que tuviera alguna patología que le hubiera impedido su normal crecimiento. Sin tomar en cuenta dicho ejemplar el ectocuneiforme tiene muy escasa variación, siendo la medida con menor desviación el largo. El de mayor tamaño absoluto es el ejemplar MNHN 2872 y el de menor tamaño luego del GL 532 es el CAV 1429, que extrañamente tiene el espesor máximo.

Con el metatarsiano II ocurre lo mismo que con el calcáneo. Se puede decir que el ejemplar perteneciente al Museo Nacional de Historia Natural es más grande que el perteneciente al Colegio Pío IX, exceptuando su altura. Este es un hueso muy variable en general ya que corresponde a dos huesos fusionados.

El ancho de la epífisis proximal (AEP) del tercer metatarsiano tiene la desviación más pequeña (0,36), correspondiendo su máximo al ejemplar MNHN 1961 (8,7 cm), que también tiene la epífisis distal más alta; el mínimo del AEP lo tiene el ejemplar MNHN 1162, siendo además el más corto de los metatarsianos III (9,5 cm) y el que presenta el menor ancho en la diáfisis (4,10 cm). La altura de la epífisis proximal es la dimensión con mayor variación (0,89), lo que resulta

llamativo ya que en la misma epífisis una dimensión es la menos variada y la otra la más variada del hueso.

El metatarsiano IV es un hueso que presenta la mayor variación en su largo al igual que el quinto metatarsiano. Esta gran variación en el largo no es algo que sorprenda ya que no forman parte de dedos con la función típica como sí es el caso del segundo o el tercero, sino que son huesos que en los organismos con rotación pedolateral se han modificado para dar cierto sostén al resto de los dedos. Esto puede observarse además de en su robustez, en las falanges de éstos que son rudimentarias y de pequeño tamaño.

No se observa una tendencia marcada de tamaños entre los huesos de las distintas colecciones, encontrando máximos de tamaño tanto en los ejemplares del Arroyo del Vizcaíno, como en los de las otras colecciones y lo mismo ocurre con los mínimos. Para un análisis más detallado se debería a futuro realizar un mayor muestreo de cada hueso para tener resultados con un menor sesgo.

#### Comparación con otros Mylodontinae

El pie de *Lestodon* (fig. 16A) es muy similar al de otros milodóntidos aunque es el de mayor tamaño. Al igual que *Thinobadistes segnis* (fig. 16B), *Glossotherium robustum* (fig. 16C) y *Paramylodon harlani* (fig. 16D), ha perdido el primer dígito y el entocuneiforme como se menciona en la descripción. La presencia de garras en los dedos II y III, sumado a la reducción de los dígitos IV y V son características compartidas entre las cuatro especies. La reducción de los dedos antes mencionados se da a nivel de las falanges, que son rudimentarias y de pequeño tamaño. No ocurre esto con los metatarsianos que son más robustos que el resto, en particular el quinto como se ha mencionado previamente. Una característica compartida con *Thinobadistes*, pero no con *Paramylodon* o *Glossotherium*, es la fusión entre el segundo metatarsiano y el mesocuneiforme, que pueden presentar fusión pero no es lo usual, por lo que Webb (1989) propone que se trata de una sinapomorfía de *Lestodon* y *Thinobadistes*.

El ángulo entre el proceso odontoides y la faceta discoide es menor en el astrágalo de *Lestodon* que en el de *Glossotherium* o *Paramylodon*. En *Lestodon* se observa una pequeña concavidad lateral al proceso odontoides que no se observa en *Paramylodon* y *Glossotherium*, pero sí en *Thinobadistes*, mucho más desarrollada. Otra diferencia es que *Lestodon* y este último presentan las facetas de articulación con el calcáneo (ectal y sustentacular) divididas por el

*sulcus tali* a diferencia del de *Paramylodon* o *Glossotherium* en los cuales son continuas. Esta característica es extensible a las correspondientes facetas articulares del calcáneo, separadas por el *sulcus calcanei*. McDonald (2012) consideró que el grado de curvatura del margen lateral del astrágalo está relacionado directamente con el aumento en la rotación mediolateral del pie y que la mayor curvatura del margen lateral del astrágalo se ve en los megatéridos. En *Lestodon* dicha curvatura se observa bastante más desarrollada que en otros milodóntidos.

El calcáneo de *Paramylodon* y *Glossotherium* es bastante irregular y exhibe una expansión mediolateral en su porción caudal, que en *Thinobadistes* es bastante menos pronunciada. Por su parte, en *Lestodon* el borde caudal es más bien redondeado y largo, aguzándose apenas en su extremo, característica que recuerda más al calcáneo de los megatéridos que al del resto de milodóntidos.

El cuboide de los milodóntidos en general es muy robusto y se encuentra modificado por la rotación pedolateral pero en menor medida que otros huesos. El de *Lestodon* es más largo lateromedialmente al igual que en *Paramylodon*, mientras que en *Glossotherium* es más largo craneocaudalmente. La faceta de articulación con el ectocuneiforme se observa en *Lestodon*, *Glossotherium* y *Thinobadistes* pero no en *Paramylodon*. El tamaño relativo de las facetas articulares con el cuarto y quinto metatarsiano varía en los distintos géneros, pero en todos es de mayor tamaño la articulación con el quinto metatarsiano.

El navicular de *Lestodon* tiene más acentuada su forma rectangular. Difiere del resto de los milodóntidos en su faceta astragalar, que tiene una convexidad en su porción dorsolateral que no se observa en los demás géneros, pero sí en *Megatherium*.

Si consideramos el ectocuneiforme, podemos apreciar que la faceta articular con el navicular es menor en *Lestodon* que en el resto de los géneros, pudiendo variar su tamaño intraespecíficamente. A diferencia de *Thinobadistes* este hueso no articula con el mesocuneiforme (fusionado al metatarsiano II en ambos casos).

El metatarsiano II de *Lestodon* y *Thinobadistes* es de mayor tamaño que el de *Paramylodon* y *Glossotherium*, siendo el de este último el más pequeño. Lo mismo ocurre con el tercero que es más corto craneocaudalmente en estos últimos y levemente más robusto.

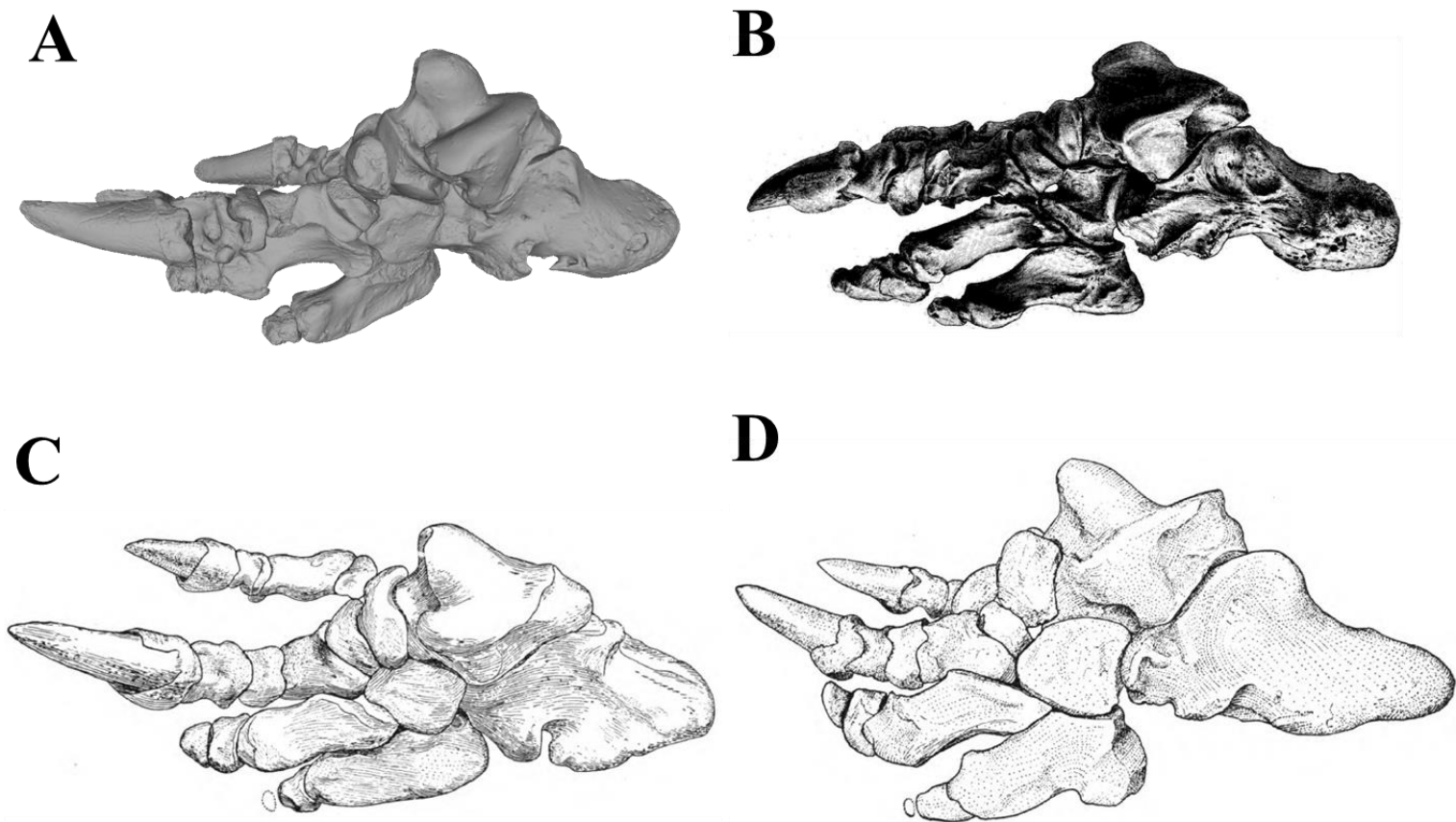
El cuarto metatarsiano también es más largo en *Lestodon* y *Thinobadistes* y más grácil. No presenta otras grandes diferencias.

En *Glossotherium* el calcáneo articula con el quinto metatarsiano, lo que no ocurre en *Lestodon*, *Paramylodon* y *Thinobadistes*. En estos dos últimos el metatarsiano V tiene una concavidad en el borde lateral de su cara plantar mientras que en *Glossotherium* y *Lestodon* es más bien recto.

La cantidad de elementos del segundo dedo es igual en los cuatro géneros, una falange ungueal y las falanges proximal y medial fusionadas, aunque *Glossotherium* puede presentarlas como huesos libres.

El tercer dedo es el único que tiene las tres falanges, siendo las de *Paramylodon* más pequeñas comparándolo con los tres géneros restantes. La falange ungueal más desarrollada de este dedo es la de *Glossotherium*, seguida por la de *Thinobadistes*.

Los dedos IV y V tienen dos falanges rudimentarias de pequeño tamaño y sólo varía entre los distintos géneros el tamaño relativo de las mismas. (Owen, 1842; Stock, 1917; Webb, 1989).



**Figura 16.** A, pie izquierdo de *Lestodon armatus*; B, pie izquierdo de *Thinobadistes segnis* (Webb, 1989); C, pie izquierdo de *Glossotherium robustum* (Stock, 1917); D, pie izquierdo de *Paramylodon harlani* (Stock, 1917).

## **Consideraciones finales**

Si bien el pie de *Lestodon* presenta muchas de las características típicas de los milodóntidos, se observan también particularidades más asociadas a megatéridos de gran porte como *Megatherium* o *Eremotherium*. El ángulo de curvatura del borde lateral del astrágalo, la forma redondeada y sin protuberancias del calcáneo pronunciado y la concavidad de la faceta astragalar del navicular no se corresponden con sus parientes filogenéticamente más cercanos. Estos caracteres compartidos entre organismos no tan emparentados pueden estar relacionados a una cuestión de tamaño. Si bien *Lestodon* no alcanza las gigantescas proporciones de *Megatherium* o *Eremotherium*, es más grande que el resto de milodóntidos. Otra posibilidad es que se vincule a la capacidad de adoptar una postura bípeda eventualmente, como se supone ocurre en estos tres géneros.

La reconstrucción digital del pie de *Lestodon* permitirá analizar más en detalle su locomoción, ya sea mediante reconstrucciones musculares, análisis de la pisada o estudiando el rango de movimiento entre los huesos.

## **Bibliografía**

- Bargo M. S., Vizcaíno S. F., Archuby F. M. & 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.
- Bargo M.S. 2003. Biomechanics and palaeobiology of the Xenarthra: The state of the art (Mammalia, Xenarthra). *Senckenbergiana biologica*; 83(1): 41–50.
- Bargo M.S. & Vizcaíno S. F. 2008. Paleobiology of Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana*; 45:175-196.
- Blanco E. & Czerwonogora A. 2003. The gait of *Megatherium* Cuvier 1796 (Mammalia, Xenarthra, Megatheriidae). *Senckenbergiana biologica*; 83 (1): 61-68.
- Brandoni D., Carlini A. A., Pujos F. & Scillato-Yané G. J. 2004. The pes of *Pyramiodontherium bergi* (Moreno & Mercerat, 1891) (Mammalia, Xenarthra, Phyllophaga): the most complete pes of a Tertiary Megatheriinae. *Geodiversitas*; 26 (4): 643-659.

- Cuenca Anaya J. 1992. El aparato locomotor de los escelidoterios (Edentata, Mammalia) y su paleobiología. Ph. D. Thesis. Universidad Complutense de Madrid Facultad de Ciencias Biológicas.
- Czerwonogora A. 2010. Morfología, sistemática y paleobiología de los perezosos gigantes del género *Lestodon* Gervais 1855 (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada). Ph. D. Thesis. Universidad Nacional de La Plata.
- Czerwonogora A. & Fariña R. A. 2012. How many Pleistocene species of *Lestodon* (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada)? *Journal of Systematic Palaeontology*; 11: 251-263.
- De Muizon C., McDonald H.G., Salas R. & Urbina M. 2003. A new early species of the aquatic sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Xenarthra) from the late Miocene of Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology*; 23 (4): 886-894.
- Fariña R. A., Vizcaíno S. F. & De Iuliis G. 2013. Megafauna: Giant beasts of Pleistocene South America. Indiana, Bloomington, primera edición.
- Fariña R. A., Tambusso P. S., Varela L, Czerwonogora A., Di Giacomo M., Musso M., Bracco R. & Gascue A. 2014. Arroyo del Vizcaíno, Uruguay: A fossil-rich 30-ka-old megafaunal locality with cut-marked bones. *Proceedings of the Royal Society*; 281:2013-2211.
- 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.
- Gervais, M. P. 1873. Mémoire sur plusieurs espèces de mammifères fossiles propres á l'Amérique méridional. *Mémoires de la Société Géologique de France*. Paris. 9 (5): 31-35.
- McDonald H. G. 2007. Biomechanical inference of locomotion in ground sloth: Integrating morfological and track data. *N.M. Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.*; 42: 201-208.
- McDonald H.G. 2012. Evolution of the pedolateral foot in ground sloths: Patterns of change in the astragalus. *Journal of Mammalian Evolution*; 19:209–215.
- Miño-Boilini, A. R. 2012. Revisión sistemática y taxonómica del género *Scelidotherium* Owen, 1839 (Xenarthra, Phyllophaga, Mylodontidae). *Revista brasileira de Paleontologia*; 17(1):43-58.



- Möller-Krull M., Delsuc F., Churakov G., Marker C., Superina M., Brosius J., Douzery E.J. & Schmitz J. 2007. Retroposed elements and their flanking regions resolve the evolutionary history of xenarthran mammals (armadillos, anteaters, and sloths). *Molecular Biology Evolution*; 24: 2573-2582.
- 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. and J. Taylor, London.
- Owen R. 1856. On the *Megatherium* (*Megatherium americanum* Cuvier and Blumenbach). III. The skull. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*; 146:571–589.
- Patterson B. & Pascual R. 1968. Evolution of mammals on southern continents. *Quarterly Reviews of Biology*; 43: 409-451.
- Patterson B. & Pascual R. 1972. The fossil mammal fauna of South America. In: Keast, E. Erk, & B. Glass (eds.), *Evolution, Mammals, and Southern Continents*. State University of New York Press, Albany, New York; pp. 247-309.
- Salas R., Pujos F. & de Muizon C. 2005. Ossified meniscus and cyamo-fabella in some fossil sloths: A morpho-functional interpretation. *Geobios (Villeurbanne)*; 38(3): 389-394.
- Stock C. 1917. Structure of the pes in *Myiodon harlani*. University of California publications. *Bulletin of the Department of Geology*; 10(16): 267-286.
- Varela, L., Tambusso, P. S., McDonald, H. G. & Fariña R. A. 2018. Phylogeny, macroevolutionary trends and historical biogeography of sloths: Insights from a Bayesian morphological clock analysis. *Systematic Biology*. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy058>.
- Vizcaíno, S. F. & Loughry, W. J. 2008. *The Biology of the Xenarthra*. University Press of Florida. Pp: 13-14.
- Webb, S. D. 1989. Osteology and relationships of *Thinobadistes segnis*, the first mylodont sloth in North America. *Advances in Neotropical Mammalogy*; 1989: 469-532.
- White J. L. 1993. Indicators of locomotor habits in xenarthrans: Evidence for locomotor heterogeneity among fossil sloths. *Journal of Vertebrate Paleontology*; 13: 230-242.

### **Agradecimientos:**

Al laboratorio de paleobiología, en especial a Richard Fariña y Sebastián Tambusso por todo lo que me han enseñado, por la paciencia y las ganas. A Luciano, Santiago, Martín, Tomás y Mariana, que de una manera u otra han estado presentes en esta etapa y me han ayudado muchísimo. Es un placer para mí formar parte de este equipo de excelentes profesionales y mejores personas. A las palinólogas, gracias por los almuerzos, las charlas y lindos momentos que hemos compartido.

A Andrés Rinderknecht y Jorge Gallas gracias por su gran colaboración en este trabajo y su disposición.

A mi familia, especialmente a mi madre sin quien esto no hubiese sido posible. A mi abuela y mi tío, gracias por el apoyo incondicional y por todo el amor.

A Matías, mi compañero, por acompañarme, animarme y darme fuerza todos los días.

A mis amigos, los que conocí en facultad y los que han estado siempre, porque ningún triunfo es completo si no se comparte con amigos.