

PEDECIBA BIOLOGÍA  
SUB-ÁREA: ZOOLOGÍA  
UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA, FACULTAD DE CIENCIAS

***Análisis morfológico y biomecánico en garras de  
mamíferos actuales y en falanges ungueales de  
perezosos cuaternarios***

Santiago Javier Patiño García

**Tesis de Maestría**

**Orientador:** Dr. Richard Fariña

**Co-orientador:** Dr. Jorge Pérez Zerpa

**Tribunal:**

Dr. Daniel Perea, Dr. Gabriel Fábrica & MSc. Ing. Bruno Bazzano

Montevideo, 2017

# Índice

|  |        |
|--|--------|
| <b>Introducción</b> .....  | - 4 -  |
| <i>Objetivos.</i> - .....  | - 9 -  |
| <i>Hipótesis.</i> - .....  | - 10 - |
| <b>Materiales y Métodos</b> .....                                  | - 10 - |
| <i>Curvatura interna.</i> - .....                                  | - 14 - |
| <i>Curvatura externa.</i> - .....                                  | - 15 - |
| <i>Ventaja mecánica.</i> - .....                                   | - 19 - |
| <i>Indicador de capacidad atlética.</i> - .....                    | - 21 - |
| <i>Teoría de elasticidad.</i> - .....                              | - 22 - |
| 1. <i>Estado de elasticidad unidimensional.</i> - .....            | - 24 - |
| 2. <i>Estado de elasticidad tridimensional.</i> - .....            | - 26 - |
| 3. <i>Principio de trabajo virtual.</i> - .....                    | - 29 - |
| 4. <i>Tensión de Von Mises.</i> - .....                            | - 30 - |
| <i>Método de elementos finitos.</i> - .....                        | - 30 - |
| 1. <i>Procedimiento del MEF.</i> - .....                           | - 32 - |
| <b>Resultados</b> .....  | - 35 - |
| <i>Curvaturas.</i> - .....   | - 35 - |
| 1. <i>Análisis estadísticos en los organismos fósiles.</i> - ..... | - 36 - |
| 2. <i>Análisis estadísticos organismos actuales.</i> - .....       | - 39 - |
| 3. <i>Relación curvatura / masa.</i> - .....                       | - 44 - |
| <i>Ventaja mecánica.</i> - .....                                   | - 47 - |
| <i>Indicador de capacidad atlética.</i> - .....                    | - 49 - |
| <i>Elementos finitos.</i> - .....                                  | - 50 - |
| 1. <i>Tensiones de Von Mises.</i> - .....                          | - 50 - |
| 2. <i>Fuerza máxima en tracción y compresión.</i> - .....          | - 57 - |
| <b>Discusión</b> .....   | - 58 - |
| <i>Curvaturas.</i> - .....   | - 58 - |

|  |         |
|--|---------|
| 1. <i>Análisis estadísticos.</i> - .....               | - 58 -  |
| 2. <i>Método multivariado.</i> - .....                 | - 60 -  |
| 3. <i>Relación curvatura / masa.</i> - .....           | - 62 -  |
| <i>Ventaja mecánica.</i> - .....                       | - 63 -  |
| <i>Indicador de capacidad atlética.</i> - .....        | - 63 -  |
| <i>Elementos finitos.</i> - .....                      | - 64 -  |
| 1. <i>Tensiones de Von Mises.</i> - .....              | - 64 -  |
| 2. <i>Fuerza máxima tracción y compresión.</i> - ..... | - 67 -  |
| <b>Conclusiones</b> .....                              | - 68 -  |
| <b>Bibliografía</b> .....                              | - 71 -  |
| <b>Apéndice</b> .....                                  | - 95 -  |
| <i>Tabla 1</i> .....                                   | - 95 -  |
| <i>Tabla 2</i> .....                                   | - 96 -  |
| <i>Tabla 10</i> .....                                  | - 101 - |
| <i>Tabla 11</i> .....                                  | - 102 - |
| <i>Tabla 14</i> .....                                  | - 104 - |
| <i>Figura 25</i> .....                                 | - 106 - |
| <i>Figura 26</i> .....                                 | - 108 - |
| <i>Figura 27</i> .....                                 | - 112 - |
| <i>Figura 28</i> .....                                 | - 115 - |

## ***Introducción***

El estudio morfológico de las garras en tetrápodos es de gran importancia para deducir sus estilos de vida, su ecología y las actividades que realizan, como locomoción, métodos de caza y otros comportamientos (Feduccia 1993; Pike y Maitland 2004; Birn-Jeffery et al. 2012). Existe una amplia bibliografía de estos estudios en aves mesozoicas y en dinosaurios terópodos próximos al origen de las aves, siendo *Archaeopteryx* el más representativo y estudiado dentro del grupo (Yalden 1985; Feduccia 1993; Dececchi y Larsson 2011) y en mamíferos, tanto actuales como extintos (Van Valkenburgh 1985; Macleod y Rose 1993; Vizcaíno y Milne 2002).

El estudio de las garras y las falanges ungueales, huesos más distales de los que conforman los dedos en los tetrápodos, es importante ya que sus variaciones se asocian a diferencias en el tipo de comportamiento locomotor (Lessertisseur y Saban 1967; Dubost 1968; Gambaryan 1974; Hildebrand 1974; Nevo 1979; Ostrom 1985; Yalden 1985; Macleod y Rose 1993). Esto es debido a que dichas estructuras son las primeras en tomar contacto con el sustrato y consecuentemente van a estar adaptadas según el tipo de sustrato y la forma de su interacción (Macleod y Rose 1993).

Para analizar desde el punto de vista morfológico las garras de organismos extintos, es importante tener una base de datos con organismos actuales para poder hacer mejores comparaciones. La importancia reside en que no podemos observar cómo interactúan los organismos extintos entre ellos, con su hábitat o con otros individuos. Sin embargo, es posible hacerlo con organismos actuales y asociar su modo de vida al observar cómo las utilizan. De esta forma, podemos relacionar los resultados obtenidos en individuos fósiles con los de en organismos actuales y, por consiguiente, asignar el resultado del estudio morfológico de la garra de un fósil a un modo de vida observado en un individuo actual.

Es importante señalar que los organismos actuales elegidos deben tener cierto grado de parentesco con los fósiles para que los resultados finales sean lo más congruentes posibles. Además, debemos tener en cuenta las diferencias de tamaño, si las hay, u otro tipo de variables que puedan afectar la relación de actividades entre individuos actuales y fósiles. Este enfoque en el análisis de los datos es actualista: el actualismo es un principio muy

utilizado en paleontología y geología, según el cual todos los procesos naturales que actuaron en el pasado son iguales a los que actúan en el presente (Hutton 1788; Lyell 1830).

En este trabajo se realizaron distintos estudios en las falanges ungueales y garras del tercer dedo del miembro anterior, ya que típicamente presentan un tamaño mayor y simetría bilateral, con lo cual aumentan las posibilidades de revelar diferencias funcionales entre taxones (Macleod y Rose 1993).

Los estudios abordados en las falanges ungueales y garras de este trabajo de maestría son: análisis de curvatura interna por el método de Feduccia (1993), de curvatura externa por el método de Pike y Maitland (2004) y de ventaja mecánica (Alexander 1985; Vizcaíno et al. 1999). También se calculará el indicador de capacidad atlética (ICA, Alexander 1983 y 1985; Fariña 1995), se analizará la relación entre la masa y las curvaturas de los individuos en estudio y, por último, se analizarán algunas de las falanges ungueales a través del método de elementos finitos (MEF). La ventaja mecánica es una medida de la amplificación de las fuerzas debido al uso de una herramienta u otro objeto, como un artefacto mecánico o una máquina. Esto conlleva la aplicación de fuerzas en dicha estructura, que serán transmitidas y soportadas siempre y cuando se mantengan igual o por debajo de su valor de ventaja mecánica (Uicker et al. 2003).

El análisis de ventaja mecánica se ha usado ampliamente en el pasado y su utilización continúa hasta la actualidad. Por ejemplo, Alexander (1983) realizó este análisis en el pie de *Pachyornis elephantopus*, una especie de moa (ave extinta neozelandesa). A través de mediciones del pie, de la ubicación del fulcro (articulación metatarsos-falanges) y de las fuerzas generadas por los músculos presentes, concluyó que la ventaja mecánica media de los músculos en actividad sería de 0,4. El mismo enfoque se ha aplicado en el aparato masticatorio de varios mamíferos, incluyendo perezosos fósiles, y se ha visto cómo la posición en la altura del cóndilo mandibular afecta directamente la ventaja mecánica del musculo masetero (Maynard Smith y Savage 1959; Turnbull 1970; Greaves 1980; Bargo y Vizcaíno 2008; Varela y Fariña 2015).

En otros trabajos se ha analizado la fosorialidad en armadillos dividiendo el largo del olécranon entre el largo de la ulna en cada individuo estudiado. De esta forma se obtiene el

índice de habilidad fosorial (IFA) para cada individuo (Vizcaíno et al. 1999; Vizcaíno y Milne 2002). Este índice es una aproximación a la ventaja mecánica relativa del tríceps (Hildebrand y Hildebrand 1994), músculo de acción principal durante la excavación. Además, este tipo de análisis se realizó también para los principales grupos musculares de los miembros posteriores de gliptodontes (Vizcaíno et al. 2011), obteniendo la ventaja mecánica relativa en cada uno de estos grupos, lo que llevó a concluir que la mayoría del peso de los gliptodontes es soportado por los miembros posteriores.

Por su parte, el ICA permite evidenciar la resistencia o la debilidad de una estructura a ciertas actividades debido a las fuerzas que generan un momento flector sobre la estructura. En el caso de las falanges ungueales y las garras, como en los huesos largos, las fuerzas que tienen que soportar generalmente son perpendiculares al eje mayor de la estructura. Por lo tanto, la resistencia de la misma está directamente relacionada con su módulo de sección ( $Z$ ), que es obtenido a través de su área de sección, y de forma inversa con el peso del individuo ( $mg$ ) (Alexander 1983 y 1985; Fariña 1995). La ecuación del indicador de capacidad atlética se expresa entonces como  $Z/mgx$  donde  $x$  es la longitud desde la porción más distal del hueso hasta donde se obtenga el área de sección, típicamente a la altura de la mitad de la longitud del hueso largo considerado, que además coincide habitualmente con la zona más frágil de esa estructura.

El ICA ha sido utilizado reiteradamente en análisis locomotores centrados en los miembros de distintos organismos. Alexander (1983), por ejemplo, analizó la resistencia de los huesos del miembro posterior de la moa, *Pachyornis elephantopus*. Para esto, calculó el ICA, que le permite saber hasta qué punto el hueso es capaz de soportar los distintos momentos de flexión que sufre durante la locomoción. Este mismo análisis, pero en saurópodos, fue realizado por Alexander en 1985, para poder observar la resistencia de los huesos de los miembros anteriores y posteriores durante la locomoción de estos dinosaurios.

Posteriormente a los estudios mencionados, Fariña (1995) aplicó el método del ICA en mamíferos, en donde analizó los miembros posteriores de gliptodontes pleistocenos. Utilizando este análisis, entre otros, se encontró una resistencia muy superior de los miembros posteriores con respecto a los anteriores en una locomoción cuadrúpeda,

concluyendo entonces que una postura bípeda podría ser favorable para dichos organismos cuando realizaban actividades locomotoras exigentes. Otro grupo de xenartros que también fue estudiado de esta forma fueron los perezosos pleistocenos. Nuevamente se estudiaron los huesos principales de los miembros anteriores y posteriores, lo que permitió concluir que ciertas especies de perezosos habrían sido capaces de realizar actividades intensas, como cavar, con los miembros anteriores (Bargo et al. 2000).

Por otra parte, el MEF es un método numérico ampliamente utilizado en ingeniería para estimar esfuerzos, tensiones y deformaciones en distintas estructuras antropogénicas (Hughes 1987; Borelli y Schmidt 2003; Rayfield 2007). En este método, se representa a la estructura compleja como una serie de problemas discretos, los cuales son resueltos con mayor facilidad a través de análisis matemáticos (Rayfield 2007). Más adelante, este método se comenzó a utilizar en biología para poder estimar el tipo de actividades que pueden realizar ciertas estructuras biológicas a través de los valores obtenidos de tensión, esfuerzo y deformación (Nikishkov 2004; Richmond et al. 2005; Rayfield 2007; Goussard et al. 2010; Parr et al. 2012; Serrano-Foch et al. 2015), teniendo presente la resistencia del material en estudio, la magnitud y dirección de la o las fuerzas aplicadas a la estructura y la movilidad de ésta.

Muchos análisis han sido efectuados utilizando el MEF debido a su practicidad desde el punto de vista matemático. Ellos incluyen desde estudios en el campo de la ingeniería, al momento de observar las respuestas a diferentes escenarios de una estructura antropogénica, hasta aplicaciones en medicina y biología, centradas en estructuras biológicas (Mazzetta 2002; Mazzetta et al. 2004 a y b, 2009; Manning et al. 2009; Goussard et al. 2010; Lautenschlager 2014; Marcé-Nogué et al. 2015; Serrano-Fochs et al. 2015). En el campo de la paleontología, esta metodología ha tenido un crecimiento importante debido no solo a su practicidad matemática, sino también, a que no es necesario utilizar el material en estudio más allá de realizar un modelo digital del mismo. Esto para los paleontólogos es muy atractivo ya que las piezas son manipuladas en menor medida, disminuyendo las posibilidades de pérdida o rotura, y porque los análisis que realiza el MEF son imposibles de realizar en el fósil sin la posible rotura de éste.

Existe una amplia cantidad de estudios involucrando al MEF en paleontología, aquí se presentarán algunos antecedentes representativos. Mazzetta et al. 2004 a y b se centran en el aparato masticatorio de dos dinosaurios, *Giganotosaurus* y *Carnotaurus sastrei* respectivamente. En el primer caso se utilizó solamente un diente, en el cual los autores son capaces de predecir la distribución de tensiones y hasta qué fuerza habría sido capaz de soportar por el movimiento de una presa. En el segundo caso, se estudió la mandíbula con la aplicación de distintas fuerzas, simulando diferentes actividades, y se observaron las reacciones de ésta. A su vez, también se calculó la fuerza de mordida máxima, en la cual se alcanza el nivel de tensión de falla.

Otros trabajos utilizando el MEF se centran en las garras de dinosaurios. En uno de estos estudios, se aplicaron distintas fuerzas en las garras para evidenciar qué tipo de actividades serían más probables de realizar en distintas especies, teniendo en cuenta las tensiones de falla de cada una (Lautenschlager 2014). En otro caso, relativo a una garra perteneciente a una sola especie, se observó su comportamiento mecánico, evidenciando así a qué actividades estaba mejor adaptada (Manning et al. 2009). En mamíferos también se han realizado este tipo de análisis. Por ejemplo, se estudiaron diferentes tipos de ordenamiento de los metacarpos en el elefante asiático (*Elephas maximus*), para observar cuál sería óptimo. El MEF también fue aplicado a xenartros, más específicamente en algunos cingulados, donde se estudiaron las capacidades biomecánicas de las mandíbulas y se relacionaron los patrones de estrés obtenidos con distintos tipos de dietas (Serrano-Fochs et al. 2015).

En el presente trabajo, algunos de los diferentes taxones en los que se realizarán dichos estudios son integrantes del superorden Xenarthra: perezosos fósiles del orden Pilosa y las familias Mylodontidae, Megalonychidae y Megatheriidae, y armadillos y osos hormigueros actuales de los órdenes Cingulata y Pilosa respectivamente; mientras que otros pertenecen al orden Rodentia, familias Ctenomyidae, Caviidae y Chinchillidae, y al orden Carnivora, familia Mephitidae (Fig. 1). Por su parte, el superorden Xenarthra es uno de los grupos más característicos de la fauna del Pleistoceno, con los representantes mayoritarios de la fauna de mamíferos de esa época. Si bien actualmente el grupo no es muy diverso, los xenartros fósiles alcanzaron en el pasado una amplia diversidad de más de 150 géneros extintos (McKenna y Bell 1997).

Los perezosos fósiles terrestres pertenecen a la fauna extremadamente rica que habitó América del Sur en el Oligoceno medio-tardío hasta el Pleistoceno tardío – Holoceno temprano (Patterson y Pascual 1972; Marshall y Cifelli 1990; Fariña y Blanco 1996; Fariña et al. 2013). En particular, los perezosos en los que se centrará este trabajo pertenecen a la edad mamífero Lujanense, que abarca un período desde el Pleistoceno tardío hasta el Holoceno temprano (Fariña 1996; Fariña et al. 1998; Fariña et al. 2013). Por otro lado, el perezoso norteamericano *M. jeffersoni* pertenece a la edad mamífero Rancholabreano, que abarca un período desde el Pleistoceno medio – Pleistoceno tardío (Bell et al. 2004). Estos perezosos fósiles formaron parte de la megafauna presente en Sudamérica y Norteamérica durante el Pleistoceno, llamada de esta forma ya que sus integrantes presentaban masas que superaban la tonelada.

Estos animales han sido muy bien estudiados en paleontología ya desde 1796 cuando Cuvier describe el perezoso *Megatherium americanum*, cuya masa ha sido estimada en unas cuatro toneladas (Fariña et al. 1998; Brassey y Gardiner 2015). Más cerca en el tiempo, se encuentran trabajos sobre distintas especies de perezosos, que se centran en aspectos biomecánicos, taxonómicos, anatómicos y fisiológicos de estos grandes animales (Fariña y Blanco 1996; Fariña 1996; Vizcaíno et al. 1998; Bargo et al. 2000; Christiansen y Fariña 2003; Pujos et al. 2007; Blanco y Rinderknecht 2008; Pujos et al. 2012), algunos de los cuales ya fueron mencionados. Sin embargo, ninguno de éstos focalizó su estudio en las falanges ungueales de forma aislada, aunque sí analizan dichas falanges en conjunto con el resto de los huesos del miembro al que pertenecen o con algunos de ellos (por ejemplo, Fariña y Blanco 1996; Bargo et al. 2000).

### ***Objetivos. –***

Este proyecto tiene como objetivo general aportar, a través de distintos métodos biomecánicos y del MEF, mayor información en relación a los hábitos locomotores de algunos perezosos fósiles de las familias Mylodontidae, Megalonychidae y Megatheriidae.

En particular, se buscará adjudicarles hábitos locomotores a los perezosos fósiles mediante la comparación de los resultados del análisis de las curvaturas internas y externas, de ventaja mecánica y del MEF con los organismos actuales en estudio.

Se analizarán los resultados de curvaturas de los perezosos fósiles mediante métodos estadísticos para, de esta forma, observar si existe una diferenciación o no entre ellos.

Se evaluará el tipo de relación presente entre las masas de los individuos y las curvaturas de las garras/falanges ungueales.

Luego, mediante el IF, se analizará si la resistencia de las falanges ungueales de los organismos fósiles es la esperable en relación a su tamaño.

Por último, se calcularán las fuerzas máximas de tensión y compresión de las falanges ungueales para cada una de las simulaciones de excavado y trepado realizadas con el MEF y, de esta forma, observar cuán resistentes pueden ser estas estructuras en cada actividad.

### ***Hipótesis. –***

En primer lugar, los perezosos milodóntidos analizados presentan falanges ungueales aptas para actividades intensas, con garras semejantes a las de xenartros cavadores actuales, según los análisis realizados.

En segundo lugar, las falanges ungueales de los perezosos *M. jeffersonii* y *M. americanum* serán más semejantes a las de mamíferos terrestres generalizados, según los análisis realizados.

## ***Materiales y Métodos***

El presente trabajo se enfocó en el estudio morfofuncional, en particular la geometría y biomecánica, de las falanges ungueales y garras de distintos individuos fósiles y actuales pertenecientes al superorden Xenarthra, al orden Rodentia y Carnivora. La base de datos

cuenta con los perezosos fósiles (*Xenarthra*, Folivora) de la familia Mylodontidae: *Glossotherium robustum*, *Lestodon armatus* y *Scelidotherium leptcephalum*, de la familia Megalonychidae: *Megalonyx jeffersonii*, y de la familia Megatheriidae: *Megatherium americanum*.

Dentro de los organismos actuales tenemos una gran cantidad perteneciente al superorden Xenarthra, dentro de los cuales se encuentran algunos de los perezosos actuales como: *Bradypus variegatus* (perezoso grisáceo), *Choloepus didactylus* (perezoso de dos dedos de Linnaeus) y *Choloepus hoffmanni* (perezoso didáctilo de Hoffmann), siendo éstos los parientes vivos más cercanos a los perezosos fósiles. La primera especie pertenece a la familia Bradypodidae, conocidos comúnmente como perezosos de tres dedos, y las otras dos a la familia Megalonychidae, conocidos como perezosos de dos dedos; y pertenecen al orden Pilosa y suborden Folivora. En el mismo orden, pero en el suborden Vermilingua se encuentran *Cyclopes didactylus* (serafín de platanar), *Myrmecophaga tridactyla* (oso bandera) y *Tamandua tetradactyla* (oso melero), conocidos comúnmente como osos hormigueros (Fig. 1).

Por último, también dentro del superorden Xenarthra, tenemos algunos individuos actuales pertenecientes al orden Cingulata como: *Cabassous centralis* (armadillo de cola desnuda), *Cabassous tatouay* (tatú de rabo molle), *Calyptophractus retusus* (pichiciego grande), *Chaetophractus vellerosus* (pichi peludo), *Chaetophractus villosus* (tatú peludo), *Dasypus hybridus* (mulita), *Dasypus novemcinctus* (tatú negro), *Euphractus sexcinctus* (tatú poyú), *Priodontes maximus* (tatu carreta) y *Tolypeutes matacus* (tatú bolita), conocidos comúnmente como armadillos. El resto de los individuos en estudio son: *Conepatus chinga* (zorrillo), *Ctenomys pearsoni* (tucu-tucu), *Lagostomus maximus* (vizcacha) y *Leopardus geoffroyi* (gato montés). *C. chinga* pertenece al orden Carnivora, suborden Caniformia, familia Mephitidae, *L. geoffroyi* pertenece al mismo orden, suborden Feliformia y a la familia Felidae; *C. pearsoni* y *L. maximus* por su parte, pertenecen al orden Rodentia y a las familias Ctenomyidae y Chinchillidae respectivamente (Fig. 1).

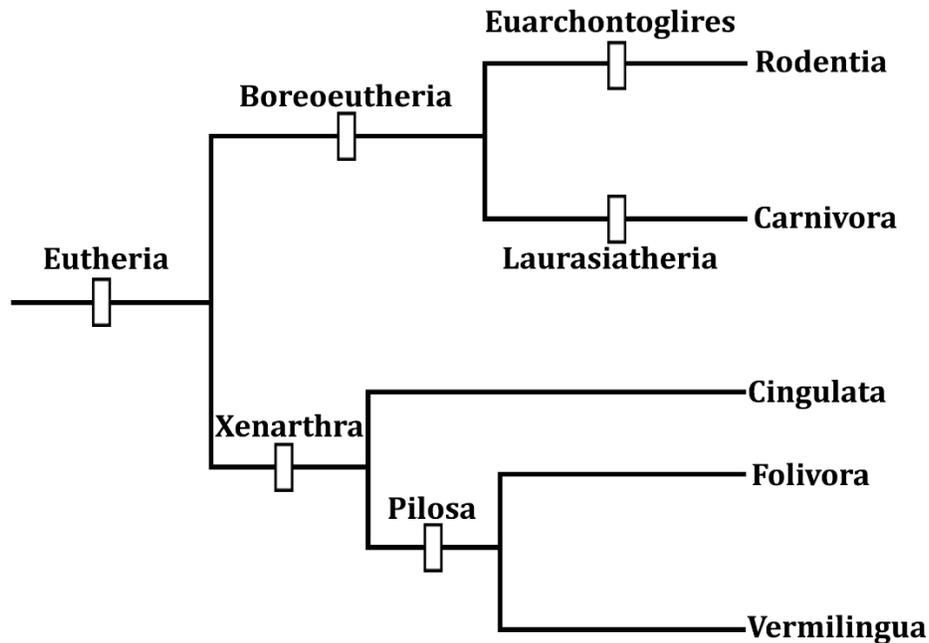


Fig. 1: Cladograma simplificado y modificado de Tarver et al. 2016.

Como ya se había expuesto en la Introducción, se trabajará con las garras y las falanges ungueales del tercer dedo del miembro anterior, ya que típicamente presentan un tamaño mayor y simetría bilateral, con lo cual aumentan las posibilidades de revelar diferencias funcionales entre los taxones en estudio (Macleod y Rose 1993). De ahora en adelante, para mayor comodidad, llamaremos simplemente como falange o falange ungueal a las falanges ungueales del tercer dedo del miembro anterior. De la misma forma, a las garras del dedo III del miembro anterior las llamaremos garra.

La base de datos cuenta con un total de 190 falanges y garras que se dividen en 27 falanges de perezosos fósiles: 2 *G. robustum*, 21 *L. armatus*, 1 *M. jeffersonii*, 2 *M. americanum* y 1 *S. leptcephalum*. Las otras 163 falanges y garras se dividen entre los organismos actuales de esta manera: 8 *B. variegatus*, 1 *C. centralis*, 8 *C. tatouay*, 2 *C. retusus*, 2 *C. vellerosus*, 2 *C. villosus*, 4 *C. didactylus*, 16 *C. hoffmanii*, 8 *C. chinga*, 27 *C. pearsoni*, 16 *C. didactylus*, 5 *D. hybridus*, 9 *D. novemcinctus*, 7 *E. sexcinctus*, 4 *L. maximus*, 4 *L. geoffroyi*, 12 *M. tridactyla*, 5 *P. maximus*, 21 *T. tetradactyla* y 2 *T. matacus*.

Todas las falanges y garras de los distintos individuos fósiles y actuales fueron fotografiadas en las mismas colecciones donde se encontraban. Dichas colecciones son: Colección Arroyo del Vizcaíno (CAV), Colección de Vertebrados de la Facultad de Ciencias (ZVCM), Museo Nacional de Historia Natural (MNHN), Museo de La Plata (MLP), Museo Paleontológico “Armando Calcaterra” (MPAC), Museu da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN), Museu da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Smithsonian National Museum of Natural History (USNM), National History Museum of London (NHMUK) y Natural History Museum of Los Angeles County (LACM).

Al momento del fotografiado de las distintas falanges y garras se tuvo el cuidado de colocar el material de forma tal de evitar errores de paralaje. Para esto, al momento de tomar la fotografía se alineaba el centro del objeto con el centro focal de la cámara. Se mantuvo la cámara siempre paralela a la superficie en donde se apoyaba la garra o falange, con sus superficies laterales orientadas hacia la mesa y cámara. De esta manera, se intentó que la perspectiva entre fotografías no cambiase o que cambiase mínimamente. Estos procedimientos se realizaron con la mayor exactitud y precisión posible de acuerdo a las herramientas disponibles.

Posteriormente al fotografiado de todos los materiales se procedió a realizar un estudio morfológico basado en los análisis geométricos de curvatura interna y externa. Es necesario aclarar que, en el caso de algunas falanges de *L. armatus*, fue indispensable realizar una silueta de la falange más completa para poder reconstruir la punta de las falanges en que faltaba. Para esto se utilizó el programa Adobe Photoshop (*Adobe Systems*), en donde se superpuso la silueta con la imagen de la garra incompleta y se la amoldó a ésta, manteniendo siempre las respectivas proporciones de la silueta.

### ***Curvatura interna. –***

Este método para obtener el ángulo de curvatura interna de una garra/falange, implementado por Feduccia (1993), se utilizó en aves modernas y *Archaeopteryx*, por lo que fue necesario realizarle una pequeña modificación al mismo, debido a que aquí el estudio se centró en grupos de mamíferos, los cuales presentan diferencias morfológicas con las aves. En el método original se trazaba una línea horizontal desde la punta de la garra hasta el extremo más proximal del tubérculo flexor y en base a ésta se traza el arco (Feduccia 1993). Sin embargo, aquí, la línea horizontal *AB* (Fig. 2) sí comienza en la punta de la garra, pero no se traza hasta el extremo más proximal del tubérculo flexor, sino que se traza hasta que el arco coincida con el arco interno de la estructura en estudio. Para poder realizar este procedimiento se utilizó el programa Google Sketchup 8 (*Google*), que permite trazar la línea horizontal con su arco respectivo. Posteriormente, fue necesario realizar ciertos ajustes en algunas falanges de *L. armatus* para luego poder realizar las mediciones geométricas de curvatura interna (Feduccia 1993).

Luego de obtenido el arco interno, se procedió a obtener el ángulo de curvatura interna con ayuda de varios programas informáticos que permitían tomar medidas de rectas en las fotografías digitales, Screen Calipers (*Iconico*), medir ángulos, Screen Protractor (*Iconico*), y trazar rectas sobre la fotografía, Adobe Photoshop (*Adobe Systems*). En primer lugar, se trazó el segmento *CD* perpendicular a *AB* pasando por el punto *X*, luego se trazaron los segmentos *AX* y *BX*, los cuales fueron divididos a la mitad por dos segmentos. Estos dos segmentos, confluyen en el punto *E* pudiendo de esta forma unir *E* con los puntos *A* y *B* y así obtener el ángulo de curvatura interna para cada falange y garra (Fig. 2).

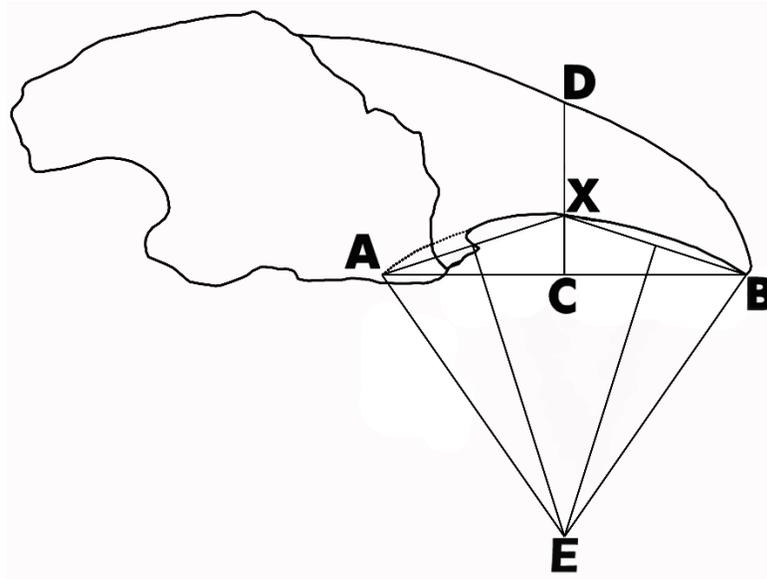


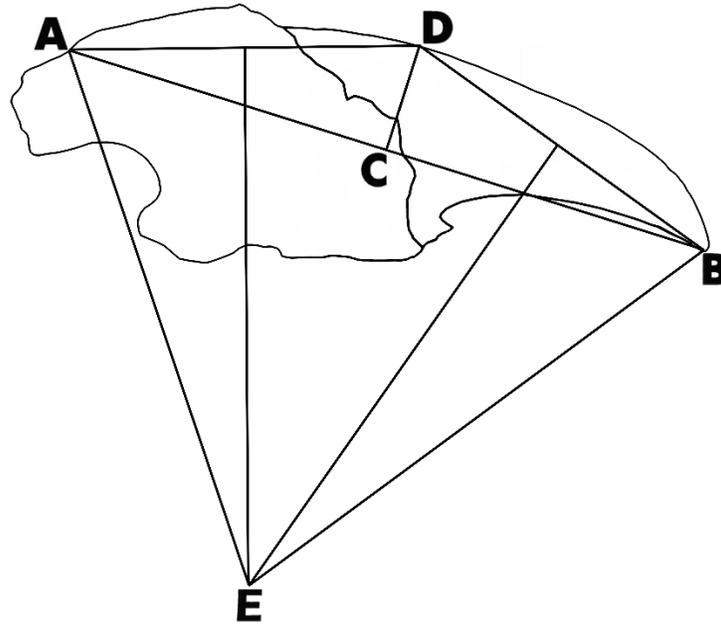
Fig. 2: Esquema representativo de la obtención de la curvatura interna de una falange ungueal III de la mano por el método de Feduccia (1993).

### ***Curvatura externa. -***

Este método, a diferencia del anterior, fue implementado por Pike y Maitland (2004) para medir el ángulo de la curvatura externa de una garra/falange. A este método, al igual que al anterior, se le efectuó una pequeña modificación al momento de ubicar el punto A en una falange, ya que la ubicación difiere levemente a la de una garra como se realizó en Pike y Maitland (2004). En el caso original del método de curvatura externa en garras el punto A se ubica en la unión de garra con piel, por otro lado, cuando trabajamos con una falange, en la que no sabemos en dónde se da esa unión, la ubicación difiere levemente. Entonces, cuando se trabaja con una falange el punto A se ubica, observando ésta lateralmente, en la unión del extremo más distal del tubérculo extensor con la línea que da comienzo a la curvatura externa de la falange (Fig. 3); para de esta forma poder obtener una medición más fiel de la curvatura en su toda su extensión.

Una vez posicionado el punto A se lo unió al punto B en la punta de la garra, obteniendo el segmento AB. Éste fue dividido a la mitad en C y una línea perpendicular se trazó hasta el punto D ubicado en la línea de curvatura externa. Luego se unieron los puntos A y B a D formando los segmentos AD y BD. Éstos fueron divididos a la mitad por dos segmentos perpendiculares a ellos confluyendo en el punto E. Por último, se trazaron los segmentos AE

y *BE* conformando el ángulo de curvatura externa (Fig. 3). Los programas utilizados para realizar esta metodología fueron: para medir distancias rectas el Screen Calipers (*Iconico*), para medir ángulos el Screen Protractor (*Iconico*) y el Adobe Photoshop (*Adobe Systems*) para realizar todos los trazados de segmentos necesarios.



**Fig. 3:** Esquema representativo de la obtención de la curvatura externa de una falange ungueal III de la mano por el método de Pike y Maitland (2004).

Una vez obtenidos y listados todos los ángulos de curvaturas interna y externa de todas las falanges y garras (Tabla 1 y 2), se pasó a calcular la media de cada curvatura para cada especie (Tabla 3), de esta forma se reduce la cantidad de datos para disminuir la complejidad a la hora de analizarlos. Una vez finalizado el paso anterior se pasaron a graficar los resultados, dos gráficos de cada curvatura para los datos sin reducir de los organismos fósiles (Fig. 9 y 10), y otros dos gráficos de cada curvatura que presentan los organismos actuales agrupados en base a sus hábitos (Fig. 12 y 13).

Algunos de los hábitos fueron tomados de Vizcaíno et al. 1999, éstos consisten en dos tipos: C2 y C3, en donde C2 representa a animales que suelen excavar, pero esta actividad no conforma una parte esencial de su alimentación, y C3 son animales excavadores en los que esta actividad sí es esencial para su alimentación en base a hormigas o termitas. También se agregó el hábito de animales terrestres generalizados (TG), para organismos cuadrúpedos

que, en ciertas ocasiones, puede trepar, cavar, correr o nadar, pero no presentan especializaciones morfológicas ni comportamiento definido para una actividad en particular (Eisenberg 1981; MacLeod y Rose 1993). Por último, se agregó el hábito de trepadores para animales que son arborícolas y pasan la totalidad o, por lo menos, una gran parte del tiempo en los árboles.

Los gráficos se realizaron a través de un “box plot” o “diagrama de cajas”, el cual está compuesto por rectángulos, las “cajas”, y cada uno de ellos presenta dos brazos. La caja está compuesta por tres cuartiles, el primer cuartil (base de la caja) es la mediana de la primera mitad de valores, el segundo cuartil (línea horizontal dentro de la caja) es la mediana del total de valores y el tercer cuartil (techo de la caja) es la mediana de la segunda mitad de valores. Los brazos se extienden hacia arriba y abajo de la caja hasta el valor máximo y mínimo respectivamente. En la caja siempre está el 50% de los datos, y el otro 50% se distribuye entre la caja y los brazos. Los valores que están por fuera de los brazos son valores atípicos (Tukey 1977). El programa JMP (*Statistical Discovery*) fue utilizado al momento de graficar los datos de curvaturas obtenidos.

Posteriormente, para poder discernir entre análisis estadísticos paramétricos o no-paramétricos a efectuar en los datos de curvatura, fue necesario corroborar si las distribuciones de los datos de curvaturas internas y externas eran normales o no para los organismos fósiles (Fig. 11) y actuales (Fig. 14). En estos análisis y en los siguientes se asumió el nivel de significancia ( $\alpha$ ) como 0.05, cuando el valor p obtenido en los análisis es menor a 0.05 entonces se rechaza la hipótesis nula y cuando lo supera se acepta. El análisis estadístico que se realizó en los datos de curvatura, para observar el tipo de distribución, fue el de Shapiro-Wilk (Shapiro y Wilk 1965) en el programa JMP (*Statistical Discovery*). En este caso, la hipótesis nula es que los datos presentan una distribución normal.

Una vez obtenido el resultado del método anterior para los organismos actuales se procedió a realizar un análisis paramétrico tanto en los datos de curvatura interna como también en los de curvatura externa, en el programa JMP (*Statistical Discovery*). Cuando los datos presentan una distribución normal los análisis a realizar en ellos son los paramétricos, ya que éstos suponen que los datos provienen de dicha distribución. Posteriormente, se

procedió a realizar el análisis de la varianza (ANOVA), el cual permite discernir si la serie de datos proviene de una misma población o no (Tejedor Tejedor 1999; Spiegel et al. 2007). Como en los dos casos los datos provienen de distintas poblaciones, se realizó el análisis estadístico paramétrico de rangos de Tukey para diferenciar éstas entre sí, a través de la comparación múltiple de las medias de los distintos grupos (Tukey 1949).

De acuerdo a los resultados obtenidos en el análisis de normalidad (Shapiro-Wilk) de los fósiles se procedió a realizar un estudio no paramétrico en los datos de curvatura interna y externa. Los análisis no paramétricos son utilizados cuando los datos no presentan distribución normal, debido a que no tienen en cuenta el tipo de distribución a la cual se ajustan los datos y no consideran que la estructura del modelo sea fija (Kendall et al. 1999; Murphy 2012). Se procedió, entonces, a través del programa Past (*Paleontological Statistics*), a utilizar el método no paramétrico de Kruskal-Wallis para poder distinguir si los datos provienen de una o múltiples poblaciones (Kruskal y Wallis 1952). Por lo tanto, este método es idéntico al método paramétrico ANOVA en su objetivo, pero a diferencia de éste, como ya se especificó, no supone la normalidad de los datos.

Luego de obtener que provienen de distintas poblaciones, fue necesario realizar el método no paramétrico de Dunn, el cual agrupa los distintos grupos de acuerdo al grado de similitud de sus medias (Dunn 1961; 1964). Este método tiene como hipótesis nula que los datos proviene de poblaciones con distribuciones continuas e idénticas. Por lo tanto, si el valor de  $p$  es significativo (es decir, menor que  $\alpha$ ), se rechaza la hipótesis nula y los datos provienen de poblaciones distintas. Éste, entonces, es el equivalente no paramétrico del método paramétrico de Tukey, aunque, no supone normalidad en los datos.

Por último, se hizo un análisis discriminante utilizando como variables a las medias de curvaturas de los organismos actuales y fósiles (Fig. 15). Este método se utiliza cuando se conocen de antemano los grupos en los que se dividen los datos, en este caso los hábitos de los organismos actuales, y se quiere predecir estadísticamente cómo otros datos, los fósiles, se relacionan con esas agrupaciones (Lachenbruch 1975; Klecka 1980; Cohen et al. 2003). Entonces, de esta forma, fue posible adjudicarle un hábito, con una probabilidad asociada, a los organismos fósiles en relación a las curvaturas de sus falanges ungueales (Tabla 7).

En relación a las curvaturas, también fueron sujetas a la corroboración de si existía alguna correlación lineal entre la masa de los individuos y las curvaturas interna y externa. Por esta razón, se graficó a la masa (kg) de todos los individuos en estudio con sus respectivas curvaturas internas (Fig. 16) y externas (Fig. 17). Las regresiones lineales se realizaron con todos los datos logaritmizados y en cada una se calculó el coeficiente de determinación ( $r^2$ ), ya que permite determinar cuán correctamente el modelo puede predecir futuros resultados y explicar la relación entre las variables (Steel y Torrie 1960). El  $r^2$  varía entre 0 y 1. Mientras más cercano a 1 mejor será el ajuste del modelo a los datos y, entonces, habrá una relación lineal entre ellos (Cameron y Windmeijer 1997). El programa utilizado para analizar la regresión lineal de dichas variables fue el Past (*Paleontological Statistics*). Las masas de cada organismo se encuentran detalladas junto a sus referencias y a las medias de las curvaturas en la tabla 8.

### ***Ventaja mecánica. -***

Ésta, como se ha mencionado anteriormente, es una medida de la amplificación de las fuerzas debido al uso de una herramienta u otro objeto, como un artefacto mecánico o una estructura biológica. Esto conlleva la aplicación de fuerzas en dicha estructura, que serán transmitidas y soportadas siempre y cuando se mantengan igual o por debajo de su valor de ventaja mecánica (Uicker et al. 2003).

El cálculo realizado en el presente trabajo consistió en tomar dos brazos de palanca,  $l_1$  y  $l_2$ , con un fulcro o eje de giro en donde pivotarían y se dividió entre sí a los brazos,  $l_1/l_2$  (Fig. 4). La ventaja mecánica es un valor sin unidades, ya que, es el cociente de dos valores con las mismas unidades. Un fulcro es el punto de apoyo de una palanca, donde el brazo de la misma puede girar libremente (Serway y Jewett 2009).

El análisis de ventaja mecánica se efectuó en todas las falanges ungueales de los perezosos fósiles (Tabla 9) y las que fue posible obtener en los organismos actuales (Tabla 10). No se utilizaron las garras de organismos actuales en este estudio ya que, es imposible poder visualizar la ubicación del fulcro en ellas por la piel que las recubre. Esto es debido a que el fulcro, en falanges y garras, se encuentra, en visión lateral, en la mitad de la altura del borde

de la carilla que articula con la falange media (Fig. 4). Por lo tanto, solo fue posible realizar dicho análisis en algunas especies actuales en estudio como *B. variegatus*, *D. hybridus*, *D. novemcinctus*, *M. tridactyla*, *P. maximus* y *T. tetradactyla*. Para el caso de las especies fósiles, este análisis se pudo efectuar en todas sus falanges ungueales.

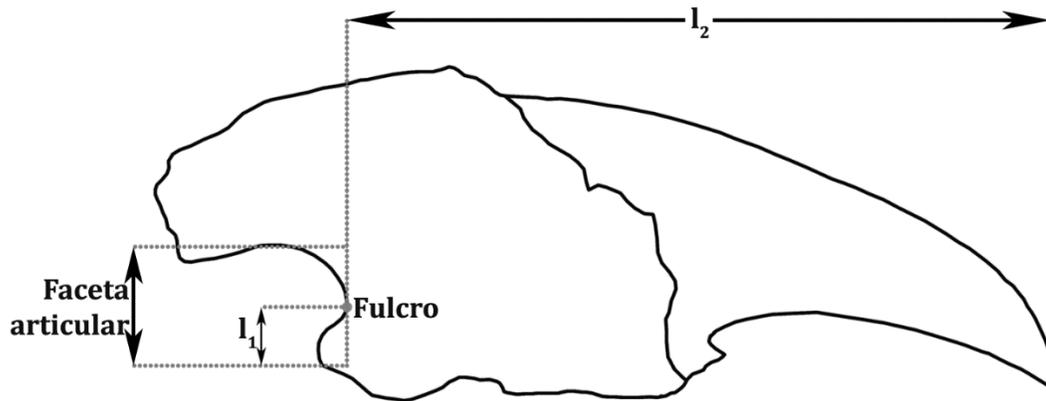


Fig. 4: Esquema ventaja mecánica con los brazos de palanca  $l_1$  y  $l_2$  señalizados junto con su fulcro.

Finalizados los cálculos de ventaja mecánica y obtenidos los resultados se procedió a calcular la media para cada especie, al igual que en el análisis de las curvaturas (Tabla 11). Una vez calculadas, se graficaron de la misma forma que las curvaturas -en base a los hábitos-, a través de los diagramas de cajas (Tukey 1977), para de esta forma tener una mejor visualización de los datos (Fig. 18). Para realizar dichos gráficos se utilizó el programa estadístico JMP (*Statistical Discovery*).

Luego, a través del mismo programa estadístico, se procedió a evaluar el tipo de distribución (Fig. 19), normal o no, de los datos a través del método de Shapiro-Wilk (Shapiro y Wilk 1965); y posteriormente, debido a que los resultados obtenidos fueron paramétricos, se efectuó el ANOVA.

### ***Indicador de capacidad atlética. –***

Como se explicó anteriormente, este indicador permite evidenciar la resistencia o la debilidad de una estructura a ciertas actividades debido a las fuerzas que se le aplican. La ecuación a utilizar

$$Z/mgx \quad (1)$$

(Alexander 1983 y 1985; Fariña 1995) se compone del módulo de sección ( $Z$ ) de la estructura, el peso del individuo ( $mg$ ) y el largo de la estructura ( $x$ ).  $Z$  fue obtenido a través del programa Section (*Burning Logic*) de forma automática, señalizando la sección transversal de la falange o garra en una fotografía con perspectiva proximal. El peso se obtuvo de multiplicar la masa ( $m$ ) de los individuos estudiados, tomada de Robinson y Redford 1986; Jackson et al. 1996; Fariña et al. 1998; Lambert y Holling 1998; Vizcaíno et al. 1999; Vizcaíno et al. 2006; Pérez et al. 2009; Hayssen 2010; Kasper et al. 2012; Montalvo et al. 2012; Superína et al. 2014, por la aceleración gravitatoria ( $g$ ) de valor  $9.8 \text{ m/s}^2$  (Serway y Jewett 2009).

Este análisis fue realizado en todos los individuos fósiles, pero no fue posible en todos los individuos actuales por razones similares a las del análisis de ventaja mecánica. En este caso, es necesario tener una visión de la totalidad de la cara proximal de las falanges ungueales o garras que, en el caso de los organismos actuales, no es posible observar por encontrarse articuladas las falanges. Los organismos actuales en los que se pudieron realizar el análisis fueron: *B. variegatus*, *C. centralis*, *C. didactylus*, *C. hoffmanni*, *C. didactylus*, *D. hybridus*, *M. tridactyla* y *T. tetradactyla* (Tabla 12).

Los datos obtenidos para el ICA (Tabla 13) y las masas de los organismos fueron logaritmizados y graficados en un sistema de coordenadas cartesianas con la masa como eje de las  $x$  y el ICA como eje de las  $y$  (Fig. 20). Gracias a esta regresión lineal fue posible observar la relación inversamente proporcional de los datos de ICA y masa de los organismos fósiles y actuales. Se calculó el  $r^2$  para determinar en qué grado se ajustaban las dos variables a una regresión lineal, y, para conocer el grado de predicción de resultados del modelo.

## ***Teoría de elasticidad. -***

Según esta teoría, cualquier cuerpo sólido que presente la propiedad de elasticidad, puede volver a su estado inicial luego de que se le retira una fuerza externa que se le había aplicado (Timoshenko y Goodier 1951). Sin embargo, una vez superado cierto límite (punto de fluencia) el material deja de comportarse de forma linealmente elástica y no vuelve al estado inicial (Fig. 5). En la región elástica del gráfico es en donde se concentra el problema de elasticidad lineal, y, en donde el sólido se comporta elásticamente (Timoshenko y Goodier 1951; Gere y Timoshenko 1990; Richmond et al. 2005). Esta etapa, en el caso unidimensional, es explicada por la ley de Hooke que define que, la tensión aplicada en el material es directamente proporcional a la deformación por una constante de proporcionalidad,  $E$ . Dicha ley puede ser expresada mediante la ecuación

$$\sigma = E \cdot \varepsilon \quad (2)$$

en donde  $\sigma$  es la tensión, la constante de proporcionalidad  $E$  es el módulo de Young o módulo de elasticidad y  $\varepsilon$  es la deformación (Timoshenko y Goodier 1951; Gere y Timoshenko 1990).

El parámetro denotado como  $E$  es una medida de la rigidez de los materiales y define la relación entre la deformación y la tensión de un material bajo la acción de fuerzas externas (Truesdell 1983). Por su parte, el coeficiente denotado como  $\nu$  es una medida sin unidades del efecto de Poisson que sufre cualquier objeto cuando se encuentra bajo compresión o tracción. Este coeficiente puede ser definido por la ecuación

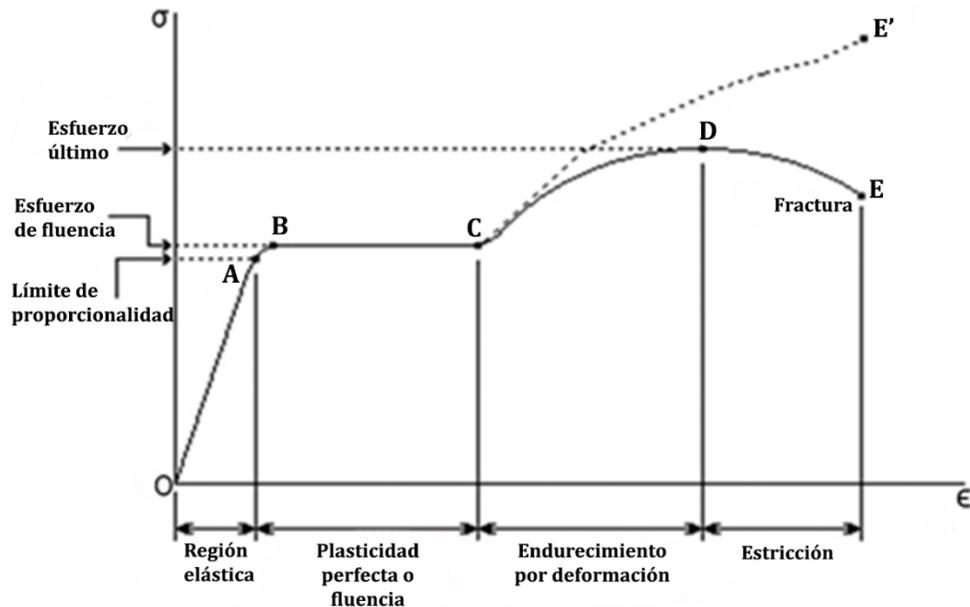
$$\nu = - d\varepsilon_{trans}/d\varepsilon_{axial} \quad (3)$$

en la cual están representadas las deformaciones transversal y axial a la fuerza aplicada que sufre el material, de aquí que el coeficiente no presenta unidades (Boresi y Schmidt 1993; Mott y Roland 2013).

Es importante indicar que se consideró que el material que forma las estructuras en estudio es isotrópico, así como también se consideró que la estructura es homogénea. Un material isotrópico cumple que la relación tensión deformación es la misma en todas las direcciones, y una estructura homogénea presenta propiedades físicas (como relación tensión-

deformación) uniformes en toda su extensión (Timoshenko y Goodier 1951; Olivella y Bosch 2002).

Las estructuras biológicas pueden ser consideradas heterogéneas y anisotrópicas (Peterson y Dechow 2003; Wang y Dechow 2006; Dechow et al. 2010). Dada la complejidad asociada a este tipo de modelos (Manning et al. 2009; Bright y Rayfield 2011) en este trabajo se considerará isotropía y homogeneidad, lo cual es considerado también en un gran número de referencias (Mazzetta 2002; Mazzetta et al. 2004 a y b, 2009; Richmond et al. 2005; Manning et al. 2009; Goussard et al. 2010; Marcé-Nogué et al. 2012, Marcé-Nogué et al. 2013; Lautenschlager 2014; Marcé-Nogué et al. 2015; Serrano-Fochs et al. 2015). Adicionalmente, estudios previos demuestran que los resultados obtenidos a través de modelos simples presentan un alto grado de exactitud (Timoshenko y Goodier 1951; Wroe et al. 2007; Moreno et al. 2008; Bright y Rayfield 2011).



**Fig. 5:** Diagrama de tensión-deformación para un material elástico perfectamente plástico (ej. acero al carbono), modificado de Gere y Timoshenko (1990).

## 1. Estado de elasticidad unidimensional. –

Al analizar la elasticidad de un sistema es posible comprender cómo éste reacciona a la aplicación de ciertos estímulos externos, como es el caso de fuerzas. El estado de elasticidad unidimensional es el análisis más sencillo, debido a que se basa en un sistema de una dimensión. Por ejemplo, el caso de una barra prismática con sección transversal constante en toda su longitud y ocupando una región  $\Omega$  del espacio (Fig. 6). En éste, las fuerzas axiales aplicadas ( $P$ ) producen un alargamiento uniforme de la misma, causando que la barra se encuentre bajo tensión (Gere y Timoshenko 1990).

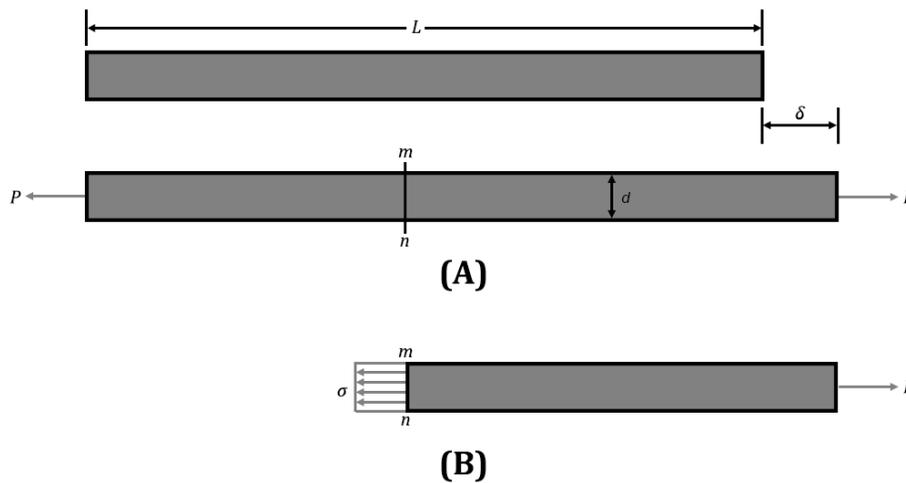


Fig. 6: Esquema de un sistema unidimensional bajo tensión, modificado de Gere y Timoshenko (1990).

Estas tensiones a las que se encuentra sometida la barra prismática son normales a la sección transversal de área ( $A$ ) y generan una tensión interna en el cuerpo (Timoshenko y Goodier 1951; Gere y Timoshenko 1990), siendo necesario un corte imaginario  $mn$  para observarlo (Fig. 6A). Al quitar el extremo izquierdo de la barra es posible observar la representación de las fuerzas dadas por la acción de la parte izquierda sobre la derecha (Fig. 6B). Éstas son equivalentes a la fuerza  $P$  y tienen una distribución continua y uniforme en toda la sección transversal (Timoshenko y Goodier 1951; Gere y Timoshenko 1990). Entonces, la tensión se define como la fuerza por unidad de área y como las fuerzas son equivalentes a  $P$  se obtiene

$$\sigma = \frac{P}{A} \quad (4)$$

En el caso contrario en que el sentido de las fuerzas se invierta entonces las tensiones pasan a ser de compresión. Cualquiera de estas tensiones, al actuar de forma perpendicular a la sección transversal, puede ser llamada tensión normal. Por lo tanto, las tensiones normales pueden ser de tracción o compresión, existiendo distinción también bajo los signos convencionales, las tensiones de tracción son positivos y las de compresión negativos (Timoshenko y Goodier 1951; Gere y Timoshenko 1990).

Teniendo en cuenta la ecuación (4) es posible obtener la ecuación de equilibrio de la barra prismática (Fig. 6)

$$\sigma \cdot A - P = 0 \quad (5)$$

Esta ecuación permite, a través del conocimiento de la fuerza externa aplicada, saber cuál es la tensión de tracción interna que presenta la barra, estando ésta en equilibrio.

En la fig. 6A se puede observar cómo la barra sufre una variación de longitud, en este caso se alarga porque sufre una tensión de tracción, pero en el caso de una tensión de compresión ésta se acortaría. Esta variación de la longitud se representa con la letra griega  $\delta$  (delta). Si se asume que el material es uniforme en toda la barra, entonces, la longitud y la variación de longitud son proporcionales (Timoshenko y Goodier 1951; Gere y Timoshenko 1990). El cociente entre ellas se conoce como la deformación y se expresa mediante la siguiente ecuación,

$$\varepsilon = \frac{\delta}{L} \quad (6)$$

conocida como ecuación de relación deformación/desplazamiento. Se puede obtener la deformación despejándola de la ecuación (2)

$$\varepsilon = \frac{\sigma}{E} \quad (7)$$

y despejando  $\sigma$  de la ecuación (5) la ecuación (7) resulta en

$$\varepsilon = \frac{P}{A \cdot E} \quad (8)$$

De esta forma, se obtiene la ecuación constitutiva, la cual permite conocer cuánto se deforma la barra frente a la aplicación de fuerzas externas.

Por último, si se quiere conocer si la barra prismática sufrió algún desplazamiento, entonces, se igualan las ecuaciones (6) y (8), se despeja  $\delta$  y se obtiene la ecuación de relación desplazamiento/fuerza

$$\delta = \frac{P.L}{A.E} \quad (9)$$

## 2. Estado de elasticidad tridimensional. -

La Ley de Hooke fue formulada para casos unidimensionales, por lo tanto, para el caso de un sólido ocupando una región  $\Omega$  en un sistema cartesiano tridimensional  $(x, y, z)$  se deberán tener en cuenta las tensiones internas que actúan en las tres dimensiones (Fig. 7A). Éstas ocurren en cada punto del cuerpo y la representación de la distribución de las tensiones en el medio continuo, para cada punto, se realiza a través del tensor de tensiones (Boresi et al. 1993; Berrocal 2004)

$$T = \begin{bmatrix} \sigma_x & \tau_{xy} & \tau_{xz} \\ \tau_{yx} & \sigma_y & \tau_{yz} \\ \tau_{zx} & \tau_{zy} & \sigma_z \end{bmatrix} \quad (10)$$

En este tensor,  $\sigma_x$ ,  $\sigma_y$  y  $\sigma_z$  representan las tensiones normales, con la misma dirección que los ejes cartesianos, en las caras del prisma pequeño, que representa un punto en el sólido, y perpendiculares al eje  $x$ ,  $y$  y  $z$  respectivamente. Por su parte, los  $\tau$  en la matriz representan las tensiones de cizalla en cada cara del prisma. La primera letra del subíndice indica en qué cara se ubica, donde el eje con la misma letra es perpendicular a ésta, y la segunda indica la dirección, siendo el vector paralelo al eje de la letra indicada (Boresi et al. 1993). Si se consideran las ecuaciones de equilibrio de momentos respecto al centro del prisma, las tensiones son iguales en cada cara del mismo, se obtienen las relaciones

$$\tau_{xy} = \tau_{yx} ; \tau_{xz} = \tau_{zx} ; \tau_{yz} = \tau_{zy} \quad (11)$$

por lo tanto, la matriz quedaría simétrica (Boresi et al. 1993; Berrocal 2004)

$$T = \begin{bmatrix} \sigma_x & \tau_{xy} & \tau_{xz} \\ \tau_{xy} & \sigma_y & \tau_{yz} \\ \tau_{xz} & \tau_{yz} & \sigma_z \end{bmatrix} \quad (12)$$

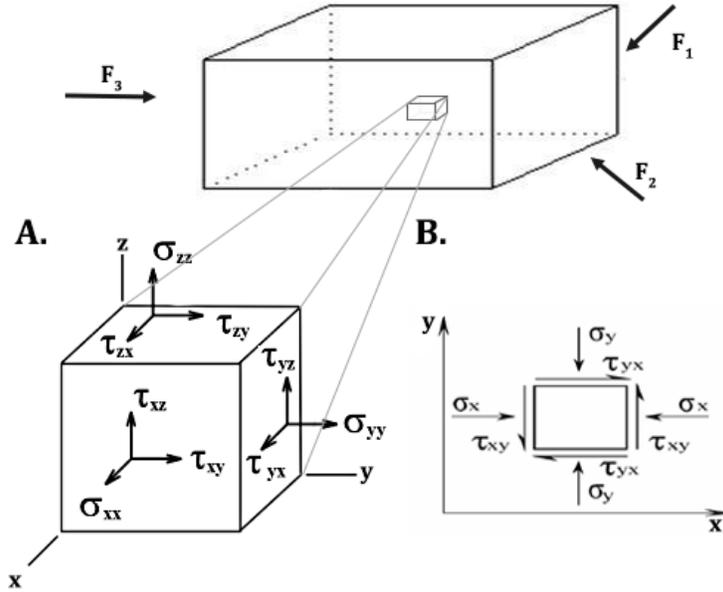


Fig. 7: Esquema del tensor de tensiones para un prisma pequeño (punto) en un sólido  $\Omega$  en 3D (A) y el esquema en un estado plano, 2D (B). Modificado de Gere y Timoshenko (1990).

Para el caso tridimensional la deformación también constará de un tensor, llamado tensor de deformación ( $D$ )

$$D = \begin{bmatrix} \varepsilon_{xx} & \frac{1}{2}\gamma_{xy} & \frac{1}{2}\gamma_{xz} \\ \frac{1}{2}\gamma_{yx} & \varepsilon_{yy} & \frac{1}{2}\gamma_{yz} \\ \frac{1}{2}\gamma_{zx} & \frac{1}{2}\gamma_{zy} & \varepsilon_{zz} \end{bmatrix} \quad (13)$$

Las deformaciones  $\varepsilon_{xx}$ ,  $\varepsilon_{yy}$  y  $\varepsilon_{zz}$  son deformaciones normales a las respectivas caras, y el resto de las deformaciones son de distorsión o cizalla (Burnner 1979; Berrocal 2004), similar al caso del tensor de tensiones. En este caso, debido a la hipótesis de pequeñas deformaciones, la ecuación de relación deformación/desplazamiento se denota como

$$D = \frac{1}{2}(\nabla u + \nabla u^T) \quad (14)$$

(Olivella y de Saracíbar Bosch 2002; Slaughter 2012), donde  $u$  representa el desplazamiento de cada punto dentro del sólido.

Por otro lado, la ecuación de equilibrio, en este caso, se divide en dos ecuaciones, que, si se cumplen para un punto dentro de un sólido 3D, entonces, éste estaría en equilibrio. La primera ecuación es

$$\nabla \cdot T + b = 0 \quad (15)$$

donde el primer término es la divergencia del tensor de tensiones, y  $b$  es el campo vectorial de fuerzas de volumen externas que actúan sobre cada punto del sólido (Olivella y de Saracíbar Bosch 2002). Esta ecuación puede ser llamada de equilibrio puntual o equilibrio (Olivella y de Saracíbar Bosch 2002), y es equivalente a la ecuación de equilibrio del sistema unidimensional (5). La segunda ecuación para que exista equilibrio es la ecuación de equilibrio de momentos o de contorno

$$T^T = T \quad (16)$$

(Olivella y de Saracíbar Bosch 2002), en donde se cumplen las tres condiciones expuestas en la ecuación (11). En este caso, simplemente se afirma que el tensor de tensiones transpuesto debe ser igual al tensor de tensiones original.

Por otra parte, para poder evaluar la deformación que sufre un cuerpo tridimensional debido a fuerzas externas se utiliza la ecuación constitutiva

$$T = \frac{E\nu}{(1+\nu)(1-2\nu)} \cdot tr(D)I + \frac{E}{1+\nu} \cdot D \quad (17)$$

En ésta,  $tr(D)$  hace referencia a la suma de las deformaciones principales de la matriz del tensor de deformaciones para un punto ( $\epsilon_{xx} + \epsilon_{yy} + \epsilon_{zz}$ ), aunque también puede ser representada como

$$tr(D) = \frac{\Delta V}{V} \quad (18)$$

donde  $\Delta V$  es la variación volumétrica del prisma pequeño dentro del sólido y  $V$  es el volumen de ese sólido (Slaughter 2012).

Entonces, además de las ecuaciones presentadas también hay que agregar las condiciones de contorno y las tensiones aplicadas, para de esta manera poder resolver el problema de elasticidad tridimensional.

Las condiciones de contorno se representan como

$$u = 0, \quad \text{en } \Gamma_u \quad (19)$$

en donde  $\Gamma_u$  es el contorno del sólido  $\Omega$  en que los puntos  $u$  se encuentran fijos, no presentan movimiento (Slaughter 2012). En adición a esto, para completar las condiciones de contorno se deberán presentar las tensiones aplicadas, denotadas como

$$\sigma_{[n]} = \vec{f}, \quad \text{en } \Gamma_f \quad (20)$$

en donde  $\Gamma_f$  es la superficie del sólido  $\Omega$  en donde se aplica la fuerza  $\vec{f}$ .

Por lo tanto, las ecuaciones necesarias para el estudio de un volumen  $\Omega$  son:

$$\left\{ \begin{array}{l} D = \frac{1}{2}(\nabla u + \nabla u^T), \quad \text{en } \Omega \\ \nabla \cdot T + b = 0, \quad \text{en } \Omega \\ T = \frac{E\nu}{(1+\nu)(1-2\nu)} \cdot \text{tr}(D)I + \frac{E}{1+\nu} \cdot D, \quad \text{en } \Omega \\ u = 0, \quad \text{en } \Gamma_u \\ \sigma_{[n]} = \vec{f}, \quad \text{en } \Gamma_f \end{array} \right. \quad (21)$$

### **3. Principio de trabajo virtual. -**

Este principio permite resolver el problema de elasticidad, ecuaciones (21), a través de técnicas numéricas. A través del cálculo del trabajo virtual, es posible calcular el tensor de tensiones para cada punto del sólido  $\Omega$ . Por lo tanto, la ecuación de trabajo virtual por la cual se resuelve el tensor de tensiones es

$$\int_{\Omega} T : D_v \, dv = \int_{\delta\Omega} f \cdot v \, \forall v \quad (22)$$

en donde  $T$  es el tensor de tensiones para cada punto dentro del volumen  $\Omega$ ,  $D_v$  es la deformación virtual,  $\delta\Omega$  es el contorno del volumen,  $f$  son las fuerzas superficiales y  $v$  es el desplazamiento virtual que sufre el volumen (Olivella y Bosch 2002; Slaughter 2012).

#### ***4. Tensión de Von Mises. –***

Esta tensión se utiliza debido a que es un excelente predictor de fallo plástico como ocurre comúnmente en hueso, y se le llama criterio de Von Mises. Esto ocurre cuando la deformación elástica supera determinado valor propio del material (Hill 1950; Ford y Alexander 1963; Rayfield 2011). Esto es, cuando el material deja de comportarse elásticamente al pasar el punto de fluencia, deformándose permanentemente. Si la presión continúa aumentando, las deformaciones permanentes aumentan hasta provocar la fractura del material.

La tensión de Von Mises es una función de tensiones principales  $\sigma_1$ ,  $\sigma_2$  y  $\sigma_3$ , que se centra en resolver si el material sufre una falla o no cuando se le aplica una o más fuerzas. En el caso de un estudio en 2D, como el del presente trabajo, el tensor de tensión presenta 3 componentes  $\sigma_x$ ,  $\sigma_y$  y  $\tau_{xy}$  a partir de las cuales es posible calcular las tensiones principales (Hill 1950; Ford y Alexander 1963; Rayfield 2011). El tensor de tensión, entonces, define el estado de tensión de cualquier punto dentro de un material en estado de deformación (Hughes 1987; Gere y Timoshenko 2001; Atkin y Fox 2005). De esta forma, el criterio de Von Mises se expresa como

$$\sigma_{VM} = \sqrt{\frac{(\sigma_1 - \sigma_2)^2 + (\sigma_2 - \sigma_3)^2 + (\sigma_1 - \sigma_3)^2}{2}} \quad (28)$$

y, si éste supera el límite elástico del material del objeto entonces, éste fallará (Olivella y Bosch 2002; Wunderlich y Pilkey 2002).

#### ***Método de elementos finitos. –***

Este método, como ya se mencionó, es utilizado para estimar tensiones y deformaciones de estructuras para poder observar y entender su comportamiento (Hughes 1987; Borelli y Schimdt 2003; Nikishkov 2004; Richmond et al. 2005; Rayfield 2007; Goussard et al. 2010; Parr et al. 2012; Serrano-Fosch et al. 2015). Como se mencionó en la introducción, el MEF, integra varios problemas discretos, más sencillos de calcular matemáticamente, que en conjunto componen la estructura compleja en su totalidad (Rayfield 2007). En estos análisis

es necesario el modelaje digital de la estructura en estudio y su importación al programa que hará el análisis por el MEF. En el programa FreeFem++ (Hecht 2012) al modelo se le integran las propiedades del material que conforman dicha estructura, su movilidad y las fuerzas aplicadas a ésta, para poder obtener los resultados del análisis.

El análisis de elementos finitos a realizar en este trabajo será aplicado a un estado plano de tensiones, es decir, un sólido cuya geometría tiene un plano de simetría y está sometido a esfuerzos contenidos en dicho plano. Teniendo en cuenta lo expuesto en la sección del estado de elasticidad tridimensional, en este caso solo estarían presentes los planos  $x$  e  $y$  (Fig. 7B), por lo tanto, la matriz del tensor de tensiones no presentará tensiones relacionadas de ninguna forma al eje  $z$  (Gere y Timoshenko 1990)

$$T = \begin{bmatrix} \sigma_x & \tau_{xy} \\ \tau_{yx} & \sigma_y \end{bmatrix} \quad (23)$$

Si, a su vez, se asume que hay un equilibrio de momentos, al igual que en el caso 3D, entonces

$$\tau_{xy} = \tau_{yx} \quad (24)$$

Por lo tanto, la matriz podrá ser representada por un vector

$$T = \begin{bmatrix} \sigma_x \\ \sigma_y \\ \tau_{xy} \end{bmatrix} \quad (25)$$

De la misma forma, el tensor de deformación, a diferencia del estado tridimensional, se representa como

$$D = \begin{bmatrix} \varepsilon_x \\ \varepsilon_y \\ \gamma_{xy} \end{bmatrix} \quad (26)$$

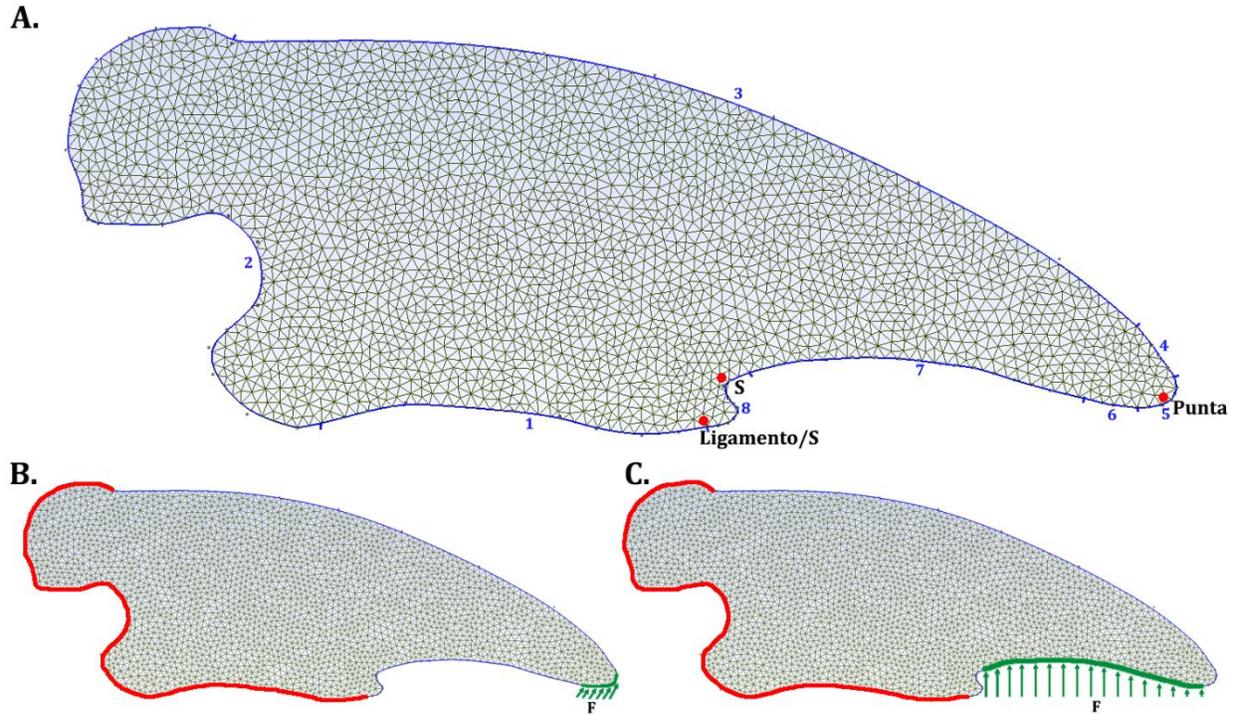
Entonces, al momento de aplicar el MEF a un estado plano, teniendo en cuenta los tensores presentados, las ecuaciones de deformación/desplazamiento, de equilibrio, constitutiva y las condiciones de contorno serían las siguientes

$$\left\{ \begin{array}{l} D = \frac{1}{2}(\nabla u + \nabla u^T), \quad en \Omega \\ \nabla \cdot T + b = 0, \quad en \Omega \\ T = \frac{E}{(1-\nu^2)} \cdot \begin{bmatrix} 1 & \nu & 0 \\ \nu & 1 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{1}{2}(1-\nu) \end{bmatrix} \cdot D, \quad en \Omega \\ u = \bar{u}, \quad en \Gamma_u \\ \sigma_{[n]} = \vec{f}, \quad en \Gamma_f \end{array} \right. \quad (27)$$

### 1. Procedimiento del MEF. -

Se trazó la silueta de todas las falanges en las fotografías digitales a través del programa Adobe Photoshop (*Adobe Systems*). El archivo de imagen jpeg se importó al programa para crear mallas de elementos finitos Gmsh (Geuzaine y Remacle 2009). En éste se copió la silueta hecha anteriormente con la herramienta de agregar puntos y luego uniéndolos para formar la silueta. Las uniones fueron hechas en varios tramos para tener distintos sectores en la silueta a la hora de aplicar fuerzas o fijarlos, evitar su movimiento, cuando se analiza por el MEF. Luego se transformó la silueta en una superficie plana 2D y se realizó un mallado de esa superficie con la opción de “crear malla”, para entonces obtener el conjunto de elementos finitos triangulares utilizados para aplicar el MEF (Fig. 8A).

De acuerdo a la densidad del mallado, cantidad de elementos que lo conforman, se pueden obtener resultados de valores y distribución de tensiones más o menos precisos. A medida que se aumenta la densidad del mallado, mayor cantidad de elementos, se mejoran los resultados y éstos son más precisos. En este caso, se fue aumentando el número de elementos para conseguir, en los diagramas de tensiones, ningún pico de tensión dado por un mallado incorrecto y un mapeado de colores suave, sin ningún cambio de color brusco. Una vez los modelos dejaron de presentar cambios al continuar aumentando la densidad, entonces, se utilizó el primer mallado antes de que dejaran de haber más cambios en los resultados.



**Fig. 8:** **A:** esquema del mallado 2D en una falange ungueal, con los bordes diferenciados y ubicación de los puntos donde se tomaron las tensiones de Von Mises. **B:** Bordes elásticamente fijos (rojo) y fuerzas aplicadas (verde) señaladas para simulación de excavado. **C:** Bordes fijos (rojo) y fuerzas aplicadas (verde) señaladas para simulación de trepado.

A todos los modelos fue necesario ingresarles las propiedades elásticas del material. Éstas incluyen a  $E$  con un valor para hueso de 10 GPa y a  $\nu$  con un valor para hueso de 0.4 (Reilly y Burstein 1975; Mazzetta 2002; Mazzetta et al. 2004 a y b, 2009). Se especificó también el valor de la fuerza y en el o los bordes de la falange en que se aplicó, además, se especificaron el o los bordes que permanecerían fijos durante el análisis. Estos bordes se vincularon, simulando la unión que hay en la articulación a través de ligamentos con un  $E$  de 344 MPa (Butler et al. 1986; Wegst y Ashby 2004). En este mismo archivo se detallaron los análisis a realizar, como observar el movimiento de la falange en el eje de las  $x$  e  $y$ , resolver el problema de elasticidad y calcular la tensión de Von Mises de la estructura.

Estos análisis fueron realizados en los individuos en que fue posible obtener la falange ungueal, *B. variegatus*, *C. centralis*, *C. didactylus*, *C. hoffmanni*, *C. didactylus*, *D. hybridus*, *D. novemcinctus*, *G. robustum*, *L. armatus*, *M. jeffersonii*, *M. americanum*, *M. darwinii*, *M. tridactyla*, *P. maximus*, *S. leptcephalum* y *T. tetradactyla*. Ya que era necesario que la silueta

fuera completa y, como ya fue explicado en el caso de algunos análisis anteriores, esto no es posible en las garras.

Estas falanges ungueales fueron estudiadas bajo dos análisis simulando dos actividades distintas, excavar y trepar. En éstos se varió la aplicación de la fuerza externa para que representaran las dos actividades mencionadas. En el caso de excavar la fuerza fue aplicada en los segmentos 5 y 6 del contorno de las falanges, mientras que, en el caso de trepar la fuerza fue aplicada en los segmentos 7 y 6 (Fig. 8B y C). Luego, se midió la tensión de Von Mises en tres puntos cercanos al borde inferior de las falanges (Tabla 15, 16 y 17). El primer punto se ubica en la unión de los segmentos de contorno 1 y 8 (Von Mises S/ligamento), el segundo se ubica sobre el segmento 8 (Von Mises S, ya que el borde tiene forma de “s”) y el tercer punto está ubicado en la punta de la falange, sobre el segmento 5 (Fig. 8A).

En primer lugar, es importante mencionar que a la hora de comparar estructuras biológicas de distintos tamaños es necesario realizar algún tipo de escalado. Por ejemplo, está comprobado que escalar la fuerza aplicada en relación al área, en un modelo 2D, permite una comparación fiable de las estructuras pertenecientes a distintas especies (Pierce et al. 2008 y 2009; Jasinoski et al. 2010, Marcé-Nogué et al. 2012, Marcé-Nogué et al. 2013); ya que en este caso la comparación ocurre en base a las diferencias de geometría y no de tamaño.

Por otro lado, se puede pensar que el suelo tiene una fuerza mediante la cual es posible removerlo, entonces, aplicaríamos esa misma fuerza a las garras sin escalarlas. Sin embargo, es dificultoso seleccionar una fuerza cuando, con las diferencias de tamaños que presentan las especies en este trabajo, el suelo presentaría propiedades diferentes. El sedimento que compone el suelo está compuesto por clastos grandes, conforman el esqueleto, y pequeños, conforman la matriz (Nichols 2009). Seguramente, un organismo lo suficientemente grande pueda remover los clastos grandes junto con los pequeños, mientras que un organismo pequeño pueda remover solo los clastos más pequeños.

Entonces, para la simulación de excavado, se realizó un escalado debido a las diferencias de tamaño de las falanges, buscando una comparación fiable entre ellas. En este caso se aplicó una fuerza de 1 N a *P. maximus* y, en base a la relación fuerza/área de este caso, el resto de las fuerzas fueron escaladas teniendo en cuenta el área de cada modelo 2D (Marcé-Nogué et

al. 2013). Utilizando la ecuación tomada de Marcé-Nogué et al. (2013) para el escalado de las fuerzas

$$F_B = \left( \sqrt{\frac{A_B}{A_A}} \right) \cdot \left( \frac{t_B}{t_A} \right) \cdot F_A \quad (28)$$

En ésta, el  $F_A$  es la fuerza inicial aplicada (1 N),  $A_A$  es el área de la garra de *P. maximus*,  $t_A$  es el espesor de la garra de *P. maximus*,  $F_B$  es la fuerza escalada resultante que se le aplica a la nueva garra,  $A_B$  es el área de la nueva garra y  $t_B$  es el espesor de la nueva garra.

Para el caso de la simulación del trepado, el escalado consistió en utilizar como fuerza externa aplicada el peso de cada organismo. Una vez obtenidos los valores de tensiones de Von Mises para cada simulación (Tabla 15 y 16) se analizaron a través del método de componentes principales (Fisher y Mackenzie 1923; Wold et al. 1987) en el programa Past (*Paleontological Statistics*).

Adicionalmente, se calculó la fuerza máxima que soportarían las falanges ungueales para la tracción y la compresión en las dos simulaciones realizada, excavado y trepado. Esto se realizó a través de una regla de tres entre los valores máximos de tensiones de compresión (-284 MPa) y tracción (172 MPa) obtenidos de la bibliografía, Alexander (1981) y Mazzetta et al. (2004 b) respectivamente, la fuerza aplicada y los valores máximos de tracción y compresión obtenidos en el MEF (Tabla 17 y 18).

## **Resultados**

### ***Curvaturas. –***

Una vez obtenidos los resultados de curvaturas para los organismos fósiles y actuales, y calculadas las medias respectivas, estos valores se detallaron en la tabla 5. Como se mencionó en la sección de Materiales y Métodos los resultados de curvaturas fueron obtenidos a través del método de Feduccia (1993) para las curvaturas internas y el método de Pike y Maitland (2004) para las externas. Estos valores de curvatura se encuentran en grados sexagesimales, la notación se realizó con coma por comodidad. Las tablas, además,

exhiben las colecciones a las que pertenecen los elementos y el número de colección respectivo, en caso de que tuvieran.

Al observar los valores de curvatura interna de los perezosos fósiles es posible evidenciar ciertas diferencias y solapamientos entre ellos. Comparando los rangos de ángulos de *G. robustum*, *L. armatus*, *M. jeffersonii* y *S. leptcephalum* se puede distinguir cierta diferencia entre estas especies. Sin embargo, *M. americanum* presenta un solapamiento con *L. armatus* y *M. jeffersonii*, por lo que entre estas tres especies no parecería existir mucha diferenciación. Esto puede ser observado en los rangos de curvatura de cada especie *G. robustum* presenta un intervalo de  $89,25^\circ - 87,51^\circ$ , *L. armatus*  $73,88^\circ - 41,51^\circ$ , *M. jeffersonii*  $73,53^\circ$ , *M. americanum*  $79,06^\circ - 58,13^\circ$  y *S. leptcephalum*  $0^\circ$ . Por el lado de las curvaturas externas, *G. robustum* presentan un intervalo de  $78,89^\circ - 75,14^\circ$ , *L. armatus*  $76,44^\circ - 40,32^\circ$ , *M. jeffersonii*  $88,22^\circ$ , *M. americanum*  $95,91^\circ - 88,34^\circ$  y *S. leptcephalum*  $0^\circ$ . Entonces, se puede observar como *L. armatus* y *G. robustum* presentan el mayor solapamiento, mientras que entre el resto de las especies existe una clara diferenciación (Tabla 1).

### 1. Análisis estadísticos en los organismos fósiles. –

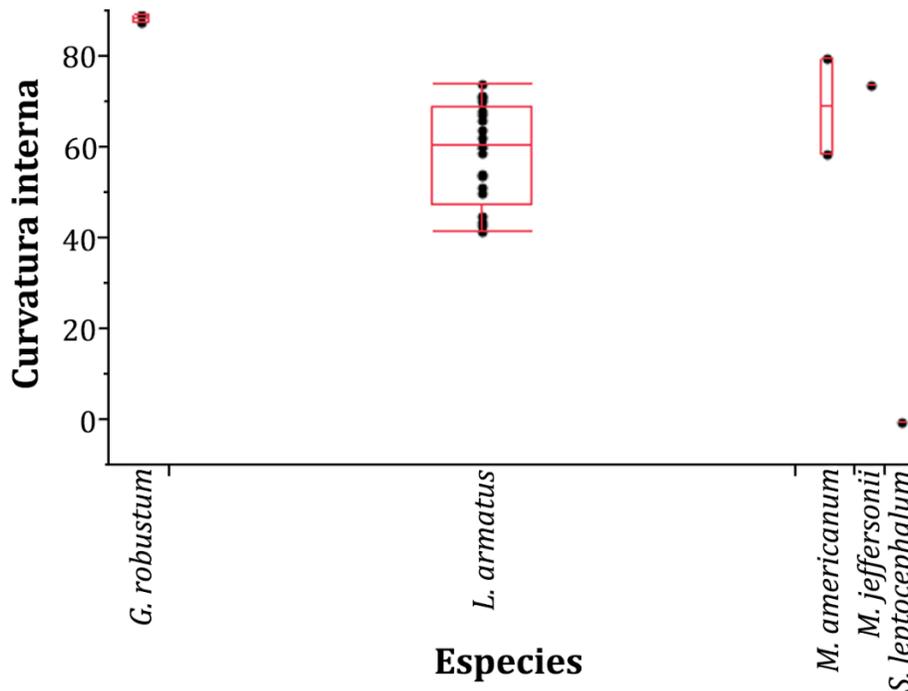


Fig. 9: Diagrama de caja de las curvaturas internas de los perezosos fósiles en estudio.

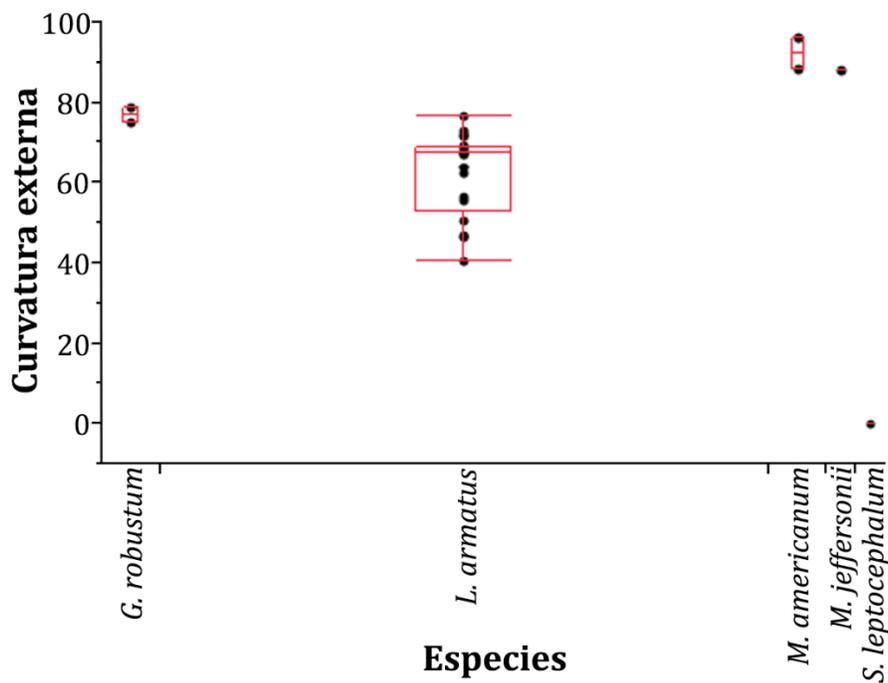
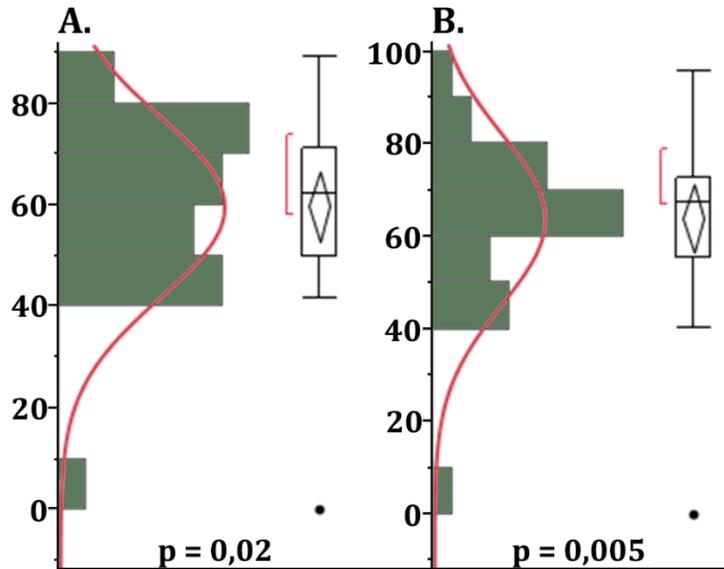


Fig. 10: Diagrama de caja de las curvaturas externas de los perezosos fósiles en estudio.

Estos datos de curvatura interna y externa de los fósiles se graficaron como diagramas de cajas (Fig. 9 y 10) para observar si era posible diferenciar unas especies de otras. En primer lugar, se estudió la distribución, a través del método de Shapiro-Wilk, de cada curvatura para observar si ésta era normal o no (Fig. 11). En los dos casos el método utilizado da valores de  $p$  menores a  $\alpha$ , por lo que las distribuciones no son normales. Por lo tanto, se efectuaron análisis estadísticos no paramétricos. En primer lugar, se realizó el método de Kruskal-Wallis para saber si los datos provienen de la misma distribución o no. El resultado obtenido fue que las curvaturas internas presentan un  $p = 0,04$  y las externas un  $p = 0,009$ , ambos menores a  $\alpha$ , por lo que se concluye que los datos provienen de distintas poblaciones.



**Fig. 11:** Diagrama de distribución de las curvaturas internas (A) y externas (B) de los perezosos fósiles en estudio, con los valores de  $p$  obtenidos por el método de Shapiro-Wilk.

Entonces, fue necesario realizar el método de Dunn para observar cómo se agruparían los datos de acuerdo a la similitud de las medias. En los dos casos de curvaturas no se pudieron diferenciar todas las especies de perezosos fósiles entre sí. Sin embargo, algunas especies sí lo hacen, aunque éstas varían si se observan las curvaturas internas o las externas. En el caso de las curvaturas internas *G. robustum* se diferencia de *L. armatus* y de *S. leptcephalum*, pero, para el resto de los agrupamientos posibles no existen diferencias significativas, provienen de una misma población de datos (Tabla 3). Por otra parte, en el caso de las curvaturas externas *S. leptcephalum* se diferencia significativamente de todos menos de *L. armatus* y, este último, se diferencia solo de *M. americanum*. Sin embargo, entre el resto de las especies no existen diferencias significativas (Tabla 4).

**Tabla 3:** Valores de p obtenidos por el método de Dunn a través de los datos de curvaturas internas de los fósiles. Los marcados en amarillo son los valores significativos, que indican una diferencia en la distribución de los datos.

|                         | <i>G.</i><br><i>robustum</i> | <i>L.</i><br><i>armatus</i> | <i>M.</i><br><i>jeffersonii</i> | <i>M.</i><br><i>americanum</i> | <i>S.</i><br><i>leptocephalum</i> |
|-------------------------|------------------------------|-----------------------------|---------------------------------|--------------------------------|-----------------------------------|
| <i>G. robustum</i>      |                              | 0,02                        | 0,72                            | 0,28                           | 0,01                              |
| <i>L. armatus</i>       | 0,02                         |                             | 0,20                            | 0,36                           | 0,15                              |
| <i>M. jeffersonii</i>   | 0,72                         | 0,20                        |                                 | 0,61                           | 0,05                              |
| <i>M. americanum</i>    | 0,28                         | 0,36                        | 0,61                            |                                | 0,08                              |
| <i>S. leptocephalum</i> | 0,01                         | 0,15                        | 0,05                            | 0,08                           |                                   |

**Tabla 4:** Valores de p obtenidos por el método de Dunn a través de los datos de curvaturas externas de los fósiles. Los marcados en amarillo son los valores significativos, que indican una diferencia en la distribución de los datos.

|                         | <i>G.</i><br><i>robustum</i> | <i>L.</i><br><i>armatus</i> | <i>M.</i><br><i>jeffersonii</i> | <i>M.</i><br><i>americanum</i> | <i>S.</i><br><i>leptocephalum</i> |
|-------------------------|------------------------------|-----------------------------|---------------------------------|--------------------------------|-----------------------------------|
| <i>G. robustum</i>      |                              | 0,06                        | 0,84                            | 0,66                           | 0,02                              |
| <i>L. armatus</i>       | 0,06                         |                             | 0,11                            | 0,01                           | 0,17                              |
| <i>M. jeffersonii</i>   | 0,84                         | 0,11                        |                                 | 0,88                           | 0,03                              |
| <i>M. americanum</i>    | 0,66                         | 0,01                        | 0,88                            |                                | 0,01                              |
| <i>S. leptocephalum</i> | 0,02                         | 0,17                        | 0,03                            | 0,01                           |                                   |

## 2. Análisis estadísticos organismos actuales. -

En el caso de la tabla 2, es muy difícil poder distinguir diferencias o similitudes entre organismos debido a la cantidad de datos. Por esta razón, fue necesario reducir la cantidad de datos calculando la media de cada curvatura en cada especie para que, de esta manera, fuera más sencillo su procesamiento (Tabla 5). Además, los datos de las medias de curvatura interna y externa fueron graficados en base a los hábitos ya mencionados como diagramas de cajas, para observarlos con mayor claridad (Fig. 12 y 13). Una vez graficados, para poder evidenciar y cuantificar las diferencias o similitudes entre curvaturas de distintos hábitos, fue necesario realizar varios métodos estadísticos.

**Tabla 5:** Valores de las medias de curvatura interna y externa de los organismos fósiles y actuales. También presenta los hábitos de los organismos actuales, algunos tomados de Vizcaíno et al. (1999).

| <b>Especies</b>             | <b>Media curvatura interna</b> | <b>Media curvatura externa</b> | <b>Hábito</b> |
|-----------------------------|--------------------------------|--------------------------------|---------------|
| <i>G. robustum</i>          | 88,38                          | 77,02                          | -             |
| <i>L. armatus</i>           | 58,47                          | 62,04                          | -             |
| <i>M. jeffersonii</i>       | 73,53                          | 88,22                          | -             |
| <i>M. americanum</i>        | 68,6                           | 92,13                          | -             |
| <i>S. leptcephalum</i>      | 0                              | 0                              | -             |
| <i>B. variegatus</i>        | 97,07                          | 108,11                         | Trepadores    |
| <i>C. centralis</i>         | 72,72                          | 85,72                          | C3            |
| <i>C. tatouay</i>           | 66,77                          | 74,05                          | C3            |
| <i>C. retusus</i>           | 78,26                          | 79,5                           | C3            |
| <i>C. vellerosus</i>        | 57,98                          | 77,78                          | C2            |
| <i>C. villosus</i>          | 66,75                          | 47,7                           | C2            |
| <i>Choloepus didactylus</i> | 90,77                          | 95,07                          | Trepadores    |
| <i>C. hoffmanni</i>         | 108,02                         | 121,33                         | Trepadores    |
| <i>C. chinga</i>            | 97,06                          | 84,43                          | C2            |
| <i>C. pearsoni</i>          | 85,02                          | 69,24                          | C3            |
| <i>Cyclopes didactylus</i>  | 127,07                         | 135,26                         | Trepadores    |
| <i>D. hybridus</i>          | 72,33                          | 68,83                          | C2            |
| <i>D. novemcinctus</i>      | 60,07                          | 60,22                          | C2            |
| <i>E. sexcinctus</i>        | 63,94                          | 69,97                          | C2            |
| <i>L. maximus</i>           | 0                              | 73,73                          | C3            |
| <i>L. geoffroyi</i>         | 79,13                          | 92,45                          | TG            |
| <i>M. tridactyla</i>        | 78,27                          | 88,92                          | TG            |
| <i>P. maximus</i>           | 79,39                          | 90,16                          | C3            |
| <i>T. tetradactyla</i>      | 116,86                         | 104,86                         | Trepadores    |
| <i>T. matacus</i>           | 60,78                          | 101,54                         | TG            |

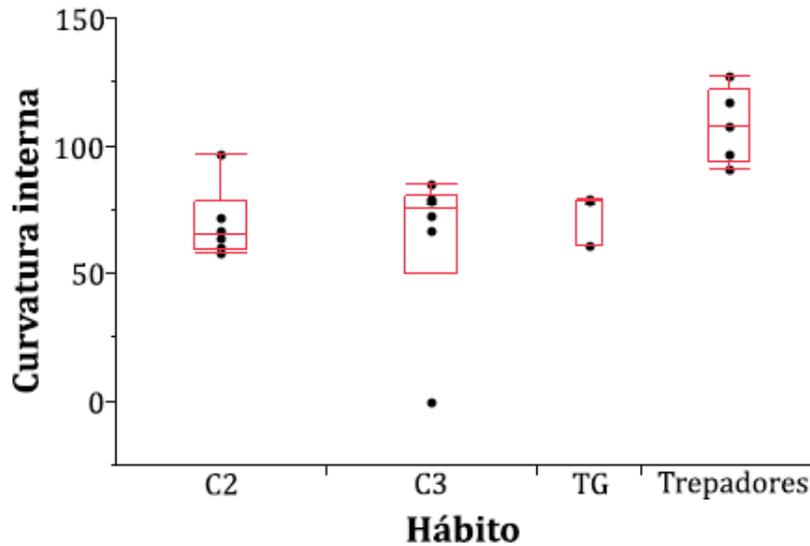


Fig. 12: Diagrama de cajas de las medias de los valores de curvatura interna, graficadas en base a los hábitos.

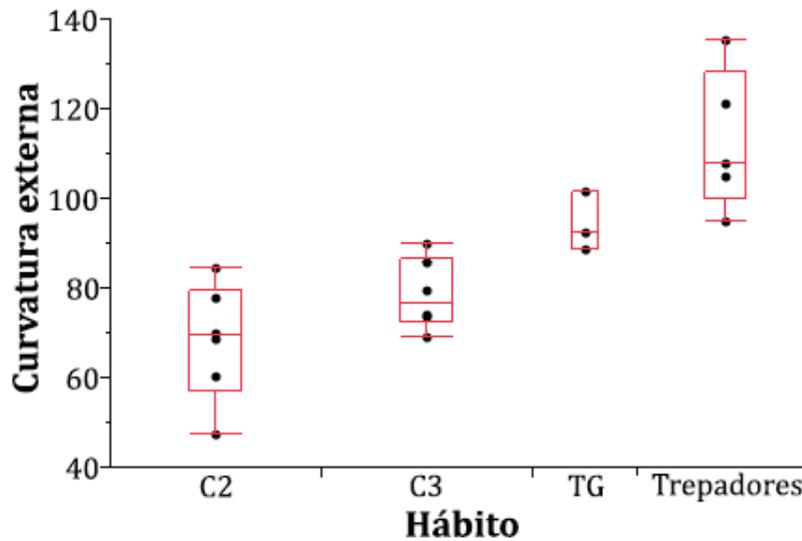
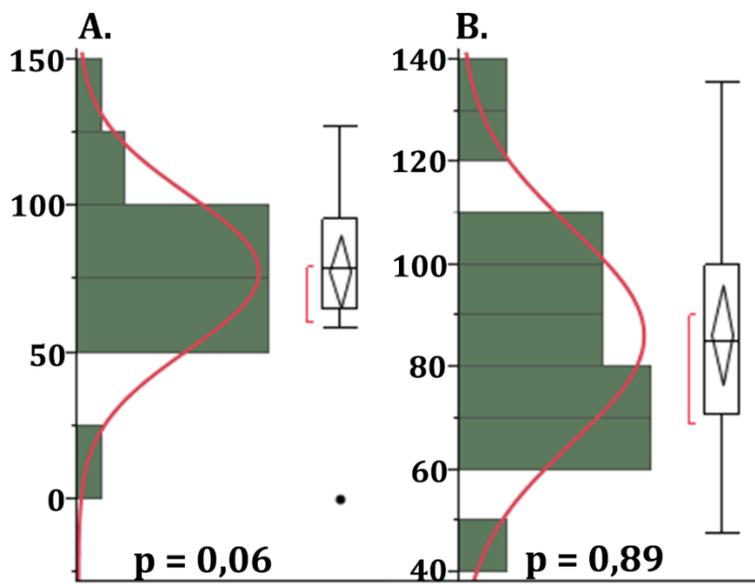


Fig. 13: Diagrama de cajas de las medias de los valores de curvatura externa, graficadas en base a los hábitos.

Cuando se realizó el análisis de normalidad de Shapiro-Wilk, para evaluar la normalidad de los datos, se obtuvo que la distribución de las curvaturas internas y externas es normal (Fig. 14). Por lo tanto, los valores de las dos curvaturas fueron analizados a través de métodos paramétricos. En primer lugar, para conocer si las distribuciones de los datos provienen de una única población, los dos grupos de datos de curvaturas fueron analizados a través del método paramétrico ANOVA.



**Fig. 14:** Diagrama de distribución de las medias de las curvaturas internas (A) y externas (B) de los organismos actuales en estudio, con los valores de p obtenidos por el método de Shapiro-Wilk.

En relación a los datos de curvatura interna, al analizarlos con el método de ANOVA, dando como resultado un  $p = 0,02$ , por lo tanto, los valores provienen de distribuciones diferentes. Entonces, ya que el valor de p fue significativo, fue necesario realizar el método paramétrico de Tukey. A través de éste se obtuvo que, los únicos grupos que se diferencian son las especies trepadoras de C2 y C3 (Tabla 6). En relación a los datos de curvatura externa, éstos fueron evaluados a través del método ANOVA también, el cual produjo un valor de p significativo,  $p = 0,0001$ , al igual que en el caso de las curvaturas internas. Consecuentemente se realizó, entonces, el método paramétrico de Tukey. Dicho método dio como resultado que los organismos de hábitos trepadores se diferencian significativamente de, nuevamente, de C2 y C3. Pero, además, las especies de hábito TG se diferencian significativamente de las C2, por su parte, el resto de los hábitos no presentan diferencias significativas (Tabla.7).

**Tabla 6:** Valores de p obtenidos por el método paramétrico de Tukey sobre los valores de curvatura interna en organismos actuales, el cual compara las medias de los distintos hábitos entre sí. Los coloreados de amarillo son significativos, indican una diferencia en la distribución de los datos.

| Hábitos           | Trepadores | TG   | C2   | C3   |
|-------------------|------------|------|------|------|
| <b>Trepadores</b> |            | 0,14 | 0,04 | 0,02 |
| <b>TG</b>         | 0,14       |      | 0,99 | 0,92 |
| <b>C2</b>         | 0,04       | 0,99 |      | 0,96 |
| <b>C3</b>         | 0,02       | 0,92 | 0,96 |      |

**Tabla 7:** Valores de p obtenidos por el método paramétrico de Tukey sobre los valores de curvatura externa en organismos actuales, el cual compara las medias de los distintos hábitos entre sí. Los coloreados de amarillo son significativos, indican una diferencia en la distribución de los datos.

| Hábitos           | Trepadores | TG   | C2     | C3    |
|-------------------|------------|------|--------|-------|
| <b>Trepadores</b> |            | 0,18 | 0,0001 | 0,001 |
| <b>TG</b>         | 0,18       |      | 0,03   | 0,30  |
| <b>C2</b>         | 0,0001     | 0,03 |        | 0,43  |
| <b>C3</b>         | 0,001      | 0,30 | 0,43   |       |

Por último, en relación a las curvaturas, se procedió a realizar un análisis por el método multivariado discriminante, utilizando como variables a los datos de curvaturas interna y externa (Fig. 15). A través de este método se buscó encontrar a qué hábitos los organismos fósiles podrían pertenecer, adjudicándole a cada agrupamiento una probabilidad entre 0 y 1, siendo la mayor la más probable. En la tabla 8 se puede observar la relación de los fósiles con cada grupo, para *G. robustum*, *L. armatus* y *S. leptcephalum* la mayor probabilidad es del hábito C2, por su parte, *M. jeffersonii* y *M. americanum* fueron asignados al hábito TG con una mayor probabilidad.

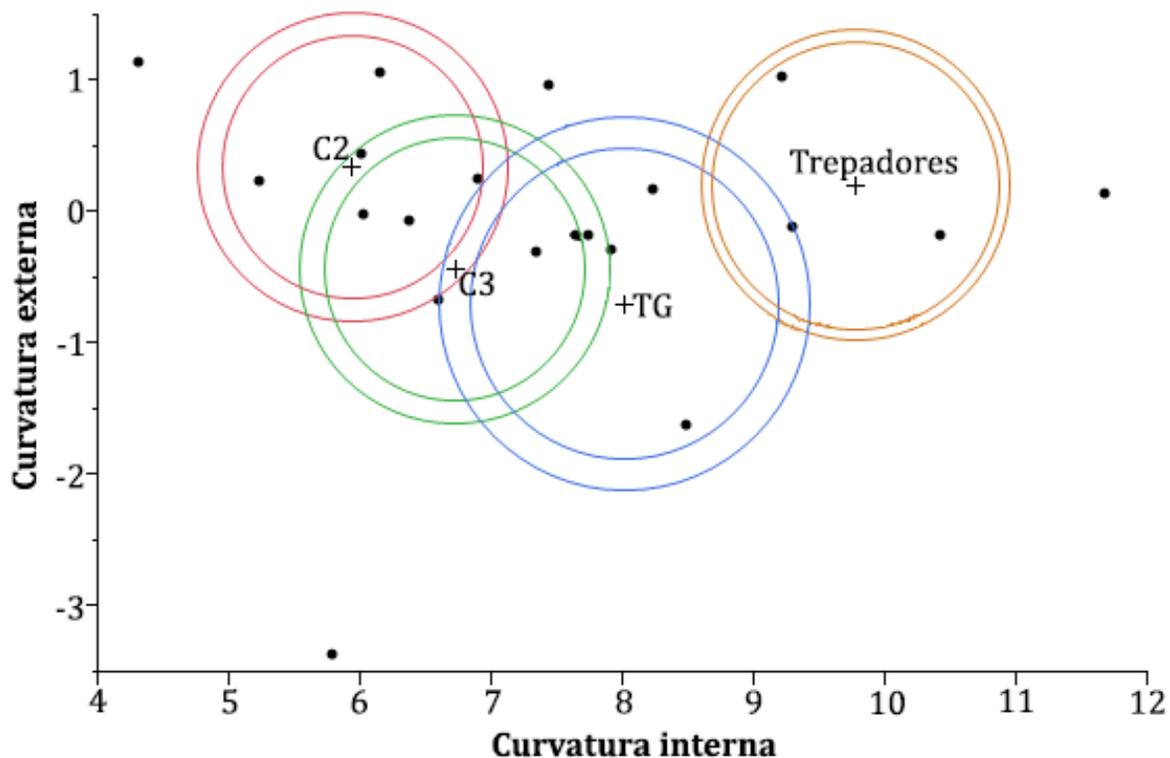


Fig. 15: Diagrama del método discriminante en base a las variables de curvatura interna y externa. Los círculos de colores representan la distribución potencial de los distintos hábitos.

Tabla 8: Probabilidades de agrupamiento de los organismos fósiles a los distintos hábitos, de acuerdo al método multivariado discriminante. Los marcados con amarillo son los valores de p más altos para cada especie, y los guiones se utilizan cuando la probabilidad es igual o muy cercana a cero.

| Hábitos    | <i>G. robustum</i> | <i>L. armatus</i> | <i>M. jeffersonii</i> | <i>M. americanum</i> | <i>S. leptcephalum</i> |
|------------|--------------------|-------------------|-----------------------|----------------------|------------------------|
| C2         | 0,51               | 0,68              | 0,12                  | -                    | 0,99                   |
| C3         | 0,36               | 0,30              | 0,38                  | 0,31                 | -                      |
| TG         | 0,12               | -                 | 0,46                  | 0,58                 | -                      |
| Trepadores | -                  | -                 | -                     | -                    | -                      |

### 3. Relación curvatura / masa. -

Una vez calculadas las medias de curvaturas para cada especie y obtenidos los valores de sus respectivas masas, se procedió a estudiar la posibilidad de que los datos presentaran una relación lineal. Al comenzar a observar los datos (Tabla 9), es posible intuir que es muy poco probable que exista una relación lineal entre ellos. Sin embargo, se procedió igualmente a

graficar las curvaturas internas y externas en base a las masas, figura 16 y 17 respectivamente, para tener un respaldo estadístico detrás de estas suposiciones. Los resultados obtenidos de  $r^2$  en cada regresión lineal respaldan la afirmación hecha anteriormente ya que los dos valores son muy cercanos a cero, por lo tanto, no es posible explicar esta relación bajo un modelo lineal.

**Tabla 9:** Valores de las medias de curvatura interna y externa de todos los organismos junto a sus masas y las respectivas referencias a estas últimas.

| <b>Especie</b>              | <b>Media curvatura interna</b> | <b>Media curvatura externa</b> | <b>Masa (kg)</b> | <b>Referencia masa</b>  |
|-----------------------------|--------------------------------|--------------------------------|------------------|-------------------------|
| <i>B. variegatus</i>        | 97,07                          | 108,11                         | 4,7              | Hayssen 2010            |
| <i>C. centralis</i>         | 72,72                          | 85,72                          | 1,55             | Vizcaíno et al. 1999    |
| <i>C. tatouay</i>           | 69,07                          | 74,05                          | 6,2              | Vizcaíno et al. 1999    |
| <i>C. retusus</i>           | 78,26                          | 79,5                           | 0,13             | Superína et al. 2014    |
| <i>C. vellerosus</i>        | 57,98                          | 77,78                          | 1,1              | Vizcaíno et al. 1999    |
| <i>C. villosus</i>          | 66,75                          | 47,69                          | 4,5              | Vizcaíno et al. 1999    |
| <i>Choloepus didactylus</i> | 90,77                          | 95,07                          | 4,2              | Robinson y Redford 1986 |
| <i>C. hoffmanni</i>         | 93,26                          | 104,72                         | 9                | Robinson y Redford 1986 |
| <i>C. chinga</i>            | 97,06                          | 84,43                          | 1,97             | Kasper et al. 2012      |
| <i>C. pearsoni</i>          | 85,02                          | 69,24                          | 0,212            | Pérez et al. 2009       |
| <i>Cyclopes didactylus</i>  | 127,07                         | 135,26                         | 0,4              | Robinson y Redford 1986 |
| <i>D. hybridus</i>          | 72,33                          | 68,83                          | 2,04             | Vizcaíno et al. 1999    |
| <i>D. novemcinctus</i>      | 60,07                          | 60,22                          | 3,3              | Vizcaíno et al. 1999    |
| <i>E. sexcinctus</i>        | 63,94                          | 69,97                          | 8,19             | Vizcaíno et al. 1999    |
| <i>G. robustum</i>          | 88,38                          | 77,02                          | 1700             | Vizcaíno et al. 2006    |
| <i>L. maximus</i>           | 0                              | 73,73                          | 4,6              | Jackson et al. 1996     |
| <i>L. armatus</i>           | 58,48                          | 62,04                          | 3400             | Fariña et al. 1998      |
| <i>L. geoffroyi</i>         | 79,13                          | 92,45                          | 4                | Montalvo et al. 2012    |
| <i>M. jeffersonii</i>       | 73,53                          | 88,22                          | 1320             | Lambert y Holling 1998  |
| <i>M. americanum</i>        | 68,6                           | 92,13                          | 4000             | Fariña et al. 1998      |
| <i>M. darwinii</i>          | 84,39                          | 69,71                          | 1600             | Vizcaíno et al. 2006    |
| <i>M. tridactyla</i>        | 77,46                          | 88,92                          | 27               | Robinson y Redford 1986 |
| <i>N. shastensis</i>        | 120,14                         | 123,6                          | 614              | Lambert y Holling 1998  |
| <i>P. maximus</i>           | 79,39                          | 90,16                          | 45,19            | Vizcaíno et al. 1999    |
| <i>S. leptcephalum</i>      | 0                              | 0                              | 1057             | Fariña et al. 1998      |
| <i>T. tetradactyla</i>      | 116,86                         | 104,86                         | 4,6              | Robinson y Redford 1986 |
| <i>T. matacus</i>           | 60,78                          | 101,54                         | 1,53             | Vizcaíno et al. 1999    |

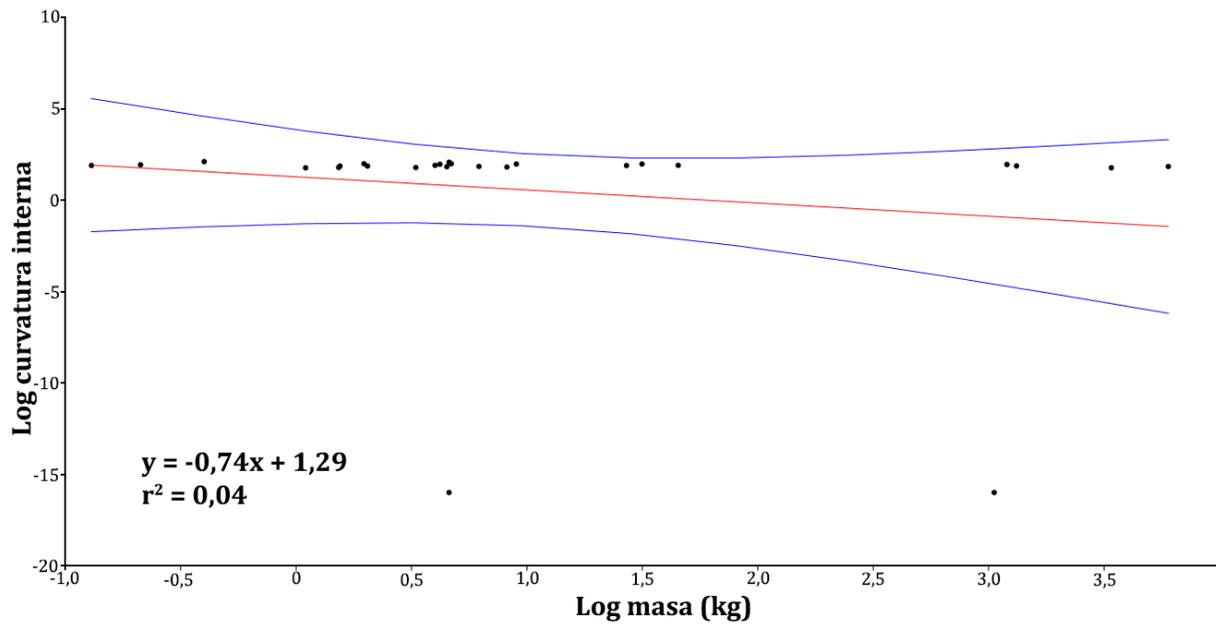


Fig. 16: Regresión lineal entre los logaritmos de las curvaturas internas y las masas. Se encuentra expresada la ecuación de la curva, el  $r^2$  y, además, la curva tiene representado su intervalo de confianza del 95%.

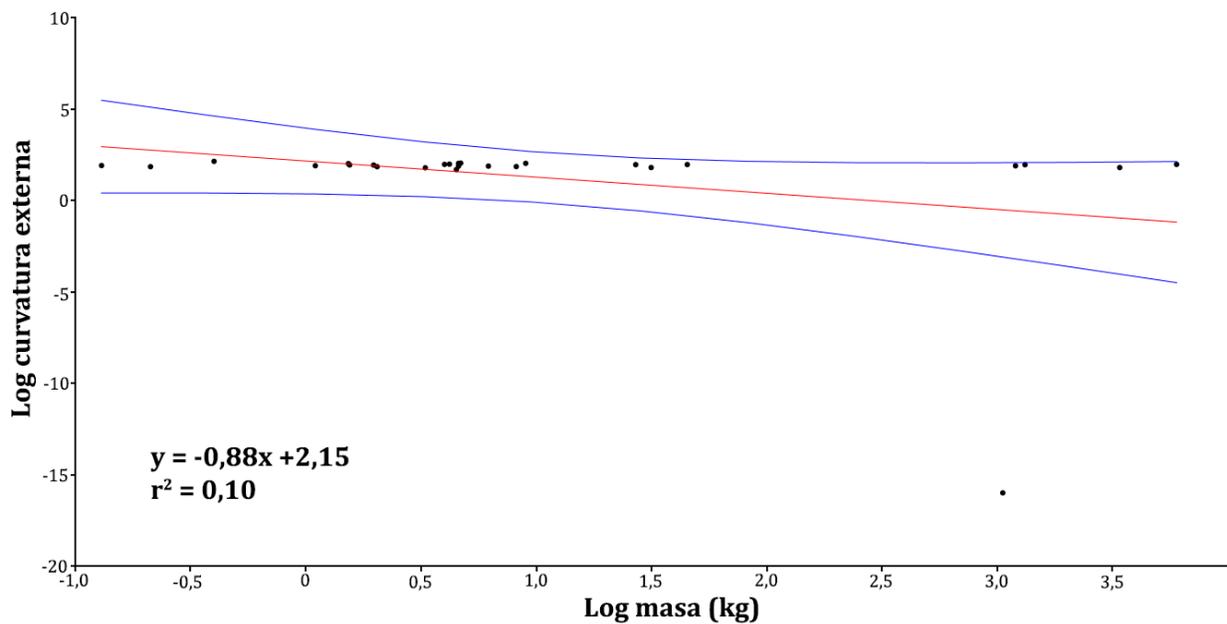


Fig. 17: Regresión lineal entre los logaritmos de las curvaturas externas y las masas. Se encuentra expresada la ecuación de la curva, el  $r^2$  y, además, la curva tiene representado su intervalo de confianza del 95%.

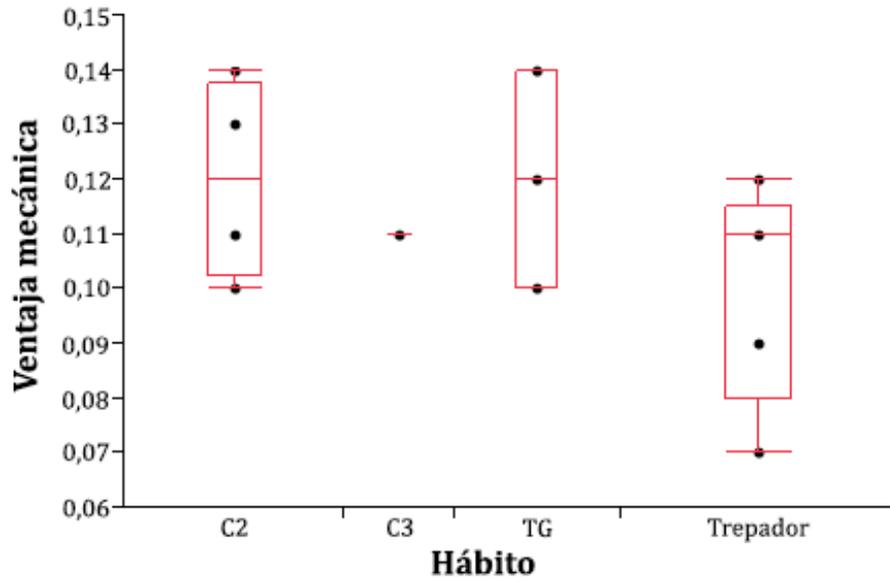
## ***Ventaja mecánica. –***

Una vez obtenidos los resultados de ventaja mecánica de los organismos fósiles (Tabla 10) y los actuales (Tabla 11), se les calculó la media para cada especie (Tabla 12), con el fin de disminuir la cantidad de datos al igual que con las curvaturas.

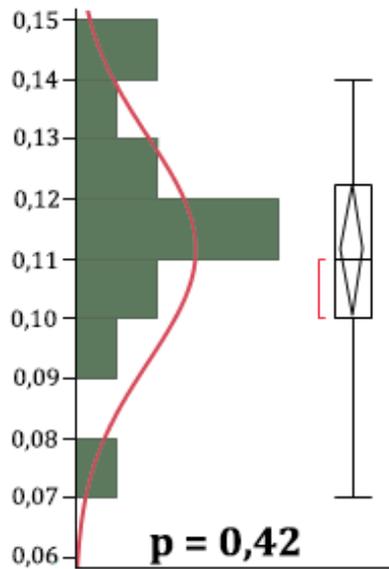
**Tabla 12:** Valores de las medias de ventaja mecánica para los organismos fósiles y actuales. También presenta los hábitos de los organismos actuales y los predichos por el método multivariado discriminante para los fósiles.

| <b>Especies</b>            | <b>Medias ventaja mecánica</b> | <b>Hábito</b> |
|----------------------------|--------------------------------|---------------|
| <i>G. robustum</i>         | 0,14                           | C2            |
| <i>L. armatus</i>          | 0,13                           | C2            |
| <i>M. jeffersonii</i>      | 0,1                            | TG            |
| <i>M.americanum</i>        | 0,14                           | TG            |
| <i>S. leptcephalum</i>     | 0,10                           | C2            |
| <i>B. variegatus</i>       | 0,07                           | Trepador      |
| <i>C. centralis</i>        | 0,11                           | C3            |
| <i>Cholepus didactylus</i> | 0,09                           | Trepador      |
| <i>C. hoffmanni</i>        | 0,11                           | Trepador      |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 0,11                           | Trepador      |
| <i>D. hybridus</i>         | 0,11                           | C2            |
| <i>M. tridactyla</i>       | 0,12                           | TG            |
| <i>P. maximus</i>          | 0,11                           | C3            |
| <i>T. tetradactyla</i>     | 0,12                           | Trepador      |

Una vez obtenidas todas las medias de las ventajas mecánicas se pasó a graficarlas en base a los hábitos para observar los datos más claramente (Fig. 18). Seguidamente se estudió el tipo de distribución que presentan dichos datos (Fig. 19), a través del método de Shapiro-Wilk se obtuvo que los datos de ventaja mecánica provienen de una distribución normal ya que  $p$  es mayor que  $\alpha$ ,  $p = 0,42$ . Debido a que los datos provienen de una distribución normal se utilizó el método paramétrico ANOVA. Una vez efectuado, éste da como resultado un  $p = 0,38$  y, por lo tanto, los datos no presentan diferencias significativas en sus medias, sino que provienen de una misma población. Por esa razón, no es necesario realizar el método paramétrico de Tukey.



**Fig. 18:** Diagramas de caja de los valores de ventaja mecánica en base a los hábitos de los organismos actuales y a los predichos por el análisis multivariado discriminante de los fósiles.



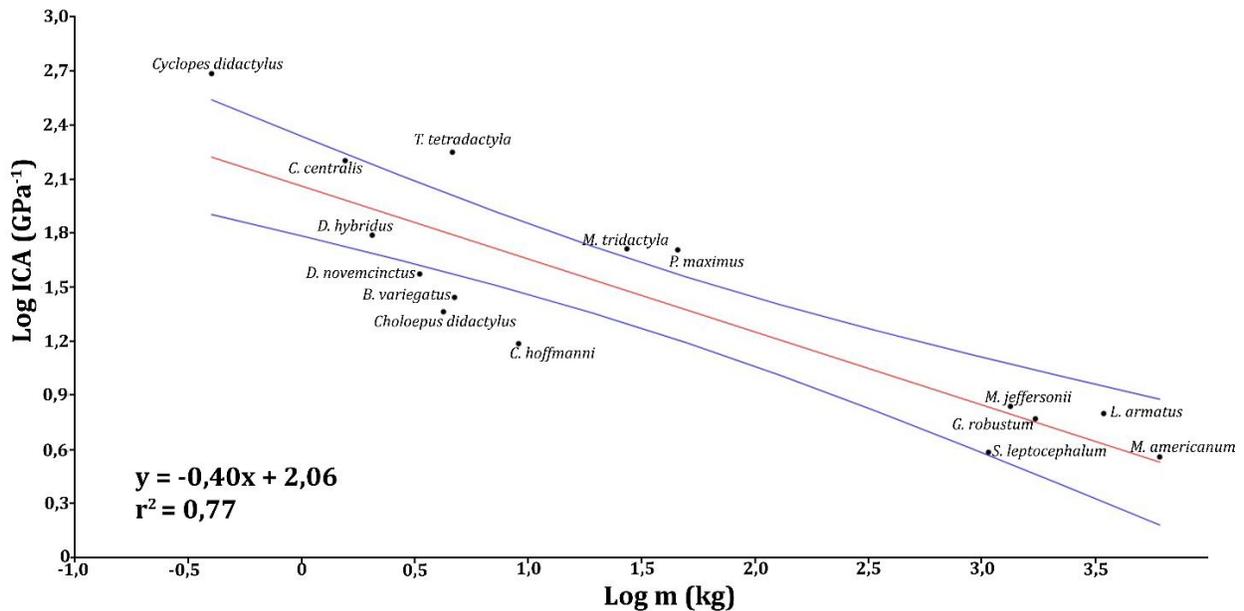
**Fig. 19:** Diagrama de distribución de las ventajas mecánicas de algunos organismos fósiles y actuales, con el valor de p obtenido por el método de Shapiro-Wilk.

## ***Indicador de capacidad atlética. –***

El cálculo del ICA se efectuó bajo el sistema internacional de unidades. Las que corresponden a esta variable se expresan como la inversa de la presión (Pa<sup>-1</sup>). Posteriormente, se convirtieron a la inversa de giga pascales (GPa<sup>-1</sup>) para mayor comodidad (Tabla 13). Más adelante se les aplicó el logaritmo al ICA y a las masas de los individuos y se procedió a graficarlos en una regresión lineal (Fig. 20). A través de ésta se pudo develar que el tipo de relación existente entre el ICA y la masa, en términos generales, es inversamente lineal. A medida que la masa aumenta el ICA disminuye y viceversa. Esta relación está respaldada por un  $r^2 = 0,79$ , es decir, un valor muy cercano a uno, por lo que, este modelo se ajusta muy bien a una regresión lineal, y, si redondeamos, presenta un grado de predicción del 80%.

**Tabla 13:** Valores de ICA, masa (m), largo de falange ungueal (l), altura de la falange (h) y módulo de sección (Z) para todos los organismos fósiles y algunos actuales.

| <b>Especies</b>             | <b>m (kg)</b> | <b>l (m)</b> | <b>h (m)</b> | <b>Z (m<sup>3</sup>)</b> | <b>ICA (Pa<sup>-1</sup>)</b> | <b>ICA (GPa<sup>-1</sup>)</b> |
|-----------------------------|---------------|--------------|--------------|--------------------------|------------------------------|-------------------------------|
| <i>B. variegatus</i>        | 4,7           | 0,0585       | 0,0084       | 7,50E-08                 | 2,7822E-08                   | 27,82                         |
| <i>C. centralis</i>         | 1,55          | 0,03065      | 0,0101       | 7,43667E-08              | 1,59731E-07                  | 159,73                        |
| <i>Choloepus didactylus</i> | 4,2           | 0,04945      | 0,00765      | 4,71E-08                 | 2,31408E-08                  | 23,14                         |
| <i>C. hoffmanni</i>         | 9             | 0,0342       | 0,00693      | 4,64167E-08              | 1,53879E-08                  | 15,39                         |
| <i>Cyclopes didactylus</i>  | 0,4           | 0,0162       | 0,0054       | 3,085E-08                | 4,85796E-07                  | 485,80                        |
| <i>D. hybridus</i>          | 2,04          | 0,0142       | 0,0052       | 1,75E-08                 | 6,16444E-08                  | 61,64                         |
| <i>D. novemcinctus</i>      | 3,3           | 0,0169       | 0,004        | 2,05E-08                 | 3,75083E-08                  | 37,51                         |
| <i>G. robustum</i>          | 1700          | 0,1655       | 0,0483       | 1,62E-05                 | 5,88943E-09                  | 5,89                          |
| <i>L. armatus</i>           | 3400          | 0,21         | 0,064        | 4,41E-05                 | 6,29815E-09                  | 6,30                          |
| <i>M. jeffersonii</i>       | 1320          | 0,1887       | 0,0502       | 1,69E-05                 | 6,90919E-09                  | 6,91                          |
| <i>M. americanum</i>        | 6000          | 0,3106       | 0,1041       | 6,61E-05                 | 3,62046E-09                  | 3,62                          |
| <i>M. tridactyla</i>        | 27            | 0,0728       | 0,0204       | 9,97E-07                 | 5,17524E-08                  | 51,75                         |
| <i>P. maximus</i>           | 45,19         | 0,1052       | 0,0255       | 2,38E-06                 | 5,10313E-08                  | 51,03                         |
| <i>S. leptcephalum</i>      | 1057          | 0,1705       | 0,0348       | 6,78E-06                 | 3,8378E-09                   | 3,84                          |
| <i>T. tetradactyla</i>      | 4,6           | 0,045        | 0,0093       | 3,61E-07                 | 1,77857E-07                  | 177,86                        |



**Fig. 20:** Regresión lineal del indicador de capacidad atlética (ICA) contra la masa (m). Se encuentra expresada la ecuación de la curva, el  $r^2$  y, además, la curva tiene representado su intervalo de confianza del 95%.

En el gráfico, se puede observar también, como algunas especies no caen dentro del intervalo de confianza y se sitúan por debajo o por encima de éste. Cuando éstas se sitúan por debajo, manifiestan que su ICA es menor a lo esperado para su masa corporal y, cuando se sitúa por encima su ICA es mayor a lo esperable según su masa corporal. En pocas palabras, si una especie se sitúa por debajo del intervalo de confianza, la resistencia de su garra va a ser menor a la esperada y, si se sitúa por encima va a ser mayor a la esperada.

## ***Elementos finitos. –***

### ***1. Tensiones de Von Mises. –***

En primer lugar, se realizó el análisis de elementos finitos en un conjunto de barras de sección transversal rectangular y de dimensiones variables. De esta forma, se buscó verificar si mediante las tensiones de Von Mises es posible realizar distinciones entre grupos. Estas vigas rectas presentaban un  $E$  de 10 GPa y se les aplicó una fuerza de 1 N.

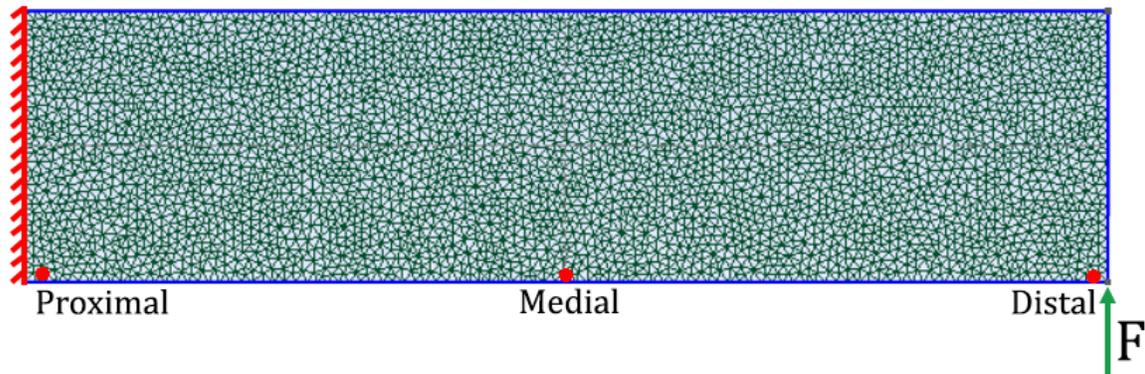
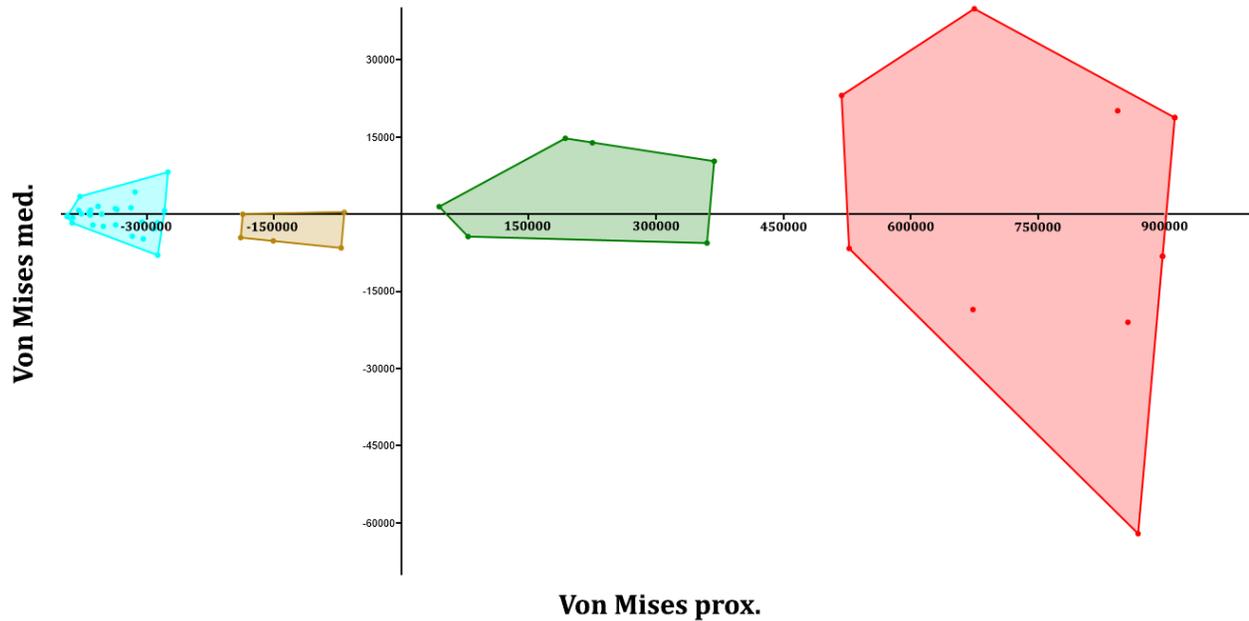


Fig. 21: Esquema de una viga recta mallada, señalado el borde fijo (rojo), la fuerza aplicada (verde) y los puntos de donde se tomaron las medidas de las tensiones de Von Mises.

Las vigas de largo, espesor y altura variables fueron analizadas con el programa FreeFem++ (Hecht 2012), con una fuerza aplicada en su extremo más distal y su extremo proximal fijo (Fig. 21). Una vez obtenidos los resultados de las tensiones de Von Mises, se tomaron los valores sobre el borde inferior cerca del extremo más distal de la viga (extremo libre), en la mitad y cerca del extremo proximal (extremo fijo) (Fig. 21), tabla 14. Después, los valores fueron analizados mediante el análisis multivariado de componentes principales para observar cómo se agruparían las vigas según las semejanzas de acuerdo a dichos valores (Fig. 22).



**Fig. 22:** Gráfico componentes principales de vigas rectas de acuerdo a los valores de Von Mises. Los componentes Von Mises proximal (eje x) y Von Mises medio (eje y) fueron los principales obtenidos en el análisis.

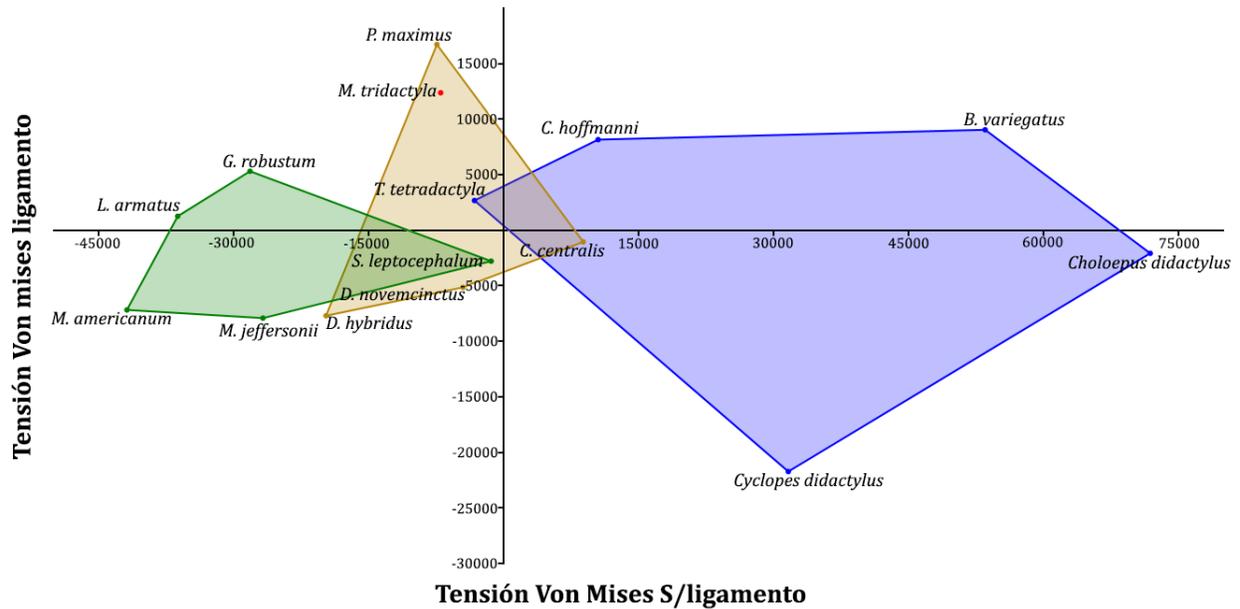
Al realizar el análisis de los datos a través del método de componentes principales, los dos datos principales seleccionados por el método fueron los de Von Mises proximal y de Von Mises medio. Cuando son graficados es posible observar una separación muy clara en cuatro grupos de vigas, presentando mayores tensiones el grupo rojo y decreciendo hasta el grupo celeste con menores tensiones. Observando la figura 22 y las dimensiones de las vigas en la tabla 14 es posible apreciar que, las vigas más esbeltas son las que se encuentran en el grupo rojo y a medida que nos acercamos al grupo celeste van siendo cada vez más robustas. Por lo tanto, el análisis multivariado brinda un resultado correcto, ya que era esperable que las vigas más esbeltas presentaran las tensiones más altas, a diferencia de las más robustas en donde las tensiones serían más bajas.

Posteriormente, se procesaron todos los modelos 2D de las falanges ungueales en el programa FreeFem++ (*Frédéric Hecht*) y se obtuvieron los diagramas de Von Mises para cada especie. Estos diagramas se dividen en la forma en que se le aplicó la fuerza (Fig. 8B y C) y en ellos se tomaron los valores de tensiones en tres puntos (Tabla 15 16), Von Mises S/ligamento, Von Mises S y Von Mises punta (Fig. 8A). En la parte ventral de la punta

emulando la excavación, para organismos fósiles (Fig. 25) y para organismos actuales (Fig. 26), y en el arco interno emulando el aferrarse a una rama al trepar, en el caso de las especies fósiles (Fig. 27) y en el caso de las actuales (Fig. 28).

**Tabla 15:** Valores de tensión de Von Mises tomados en tres posiciones en las falanges ungueales de cada especie, para el caso de la simulación de la excavación con escalado.

| <b>Especie</b>              | <b>VonMises S/ligamento (Pa)</b> | <b>VonMises S (Pa)</b> | <b>VonMises punta (Pa)</b> |
|-----------------------------|----------------------------------|------------------------|----------------------------|
| <i>B. variegatus</i>        | 89172,90                         | 75962,10               | 9908,10                    |
| <i>C. centralis</i>         | 53238,20                         | 47534,10               | 9506,82                    |
| <i>Choloepus didactylus</i> | 110581,00                        | 73720,80               | 11058,10                   |
| <i>C. hoffmanni</i>         | 50795,60                         | 56439,60               | 11287,90                   |
| <i>Cyclopes didactylus</i>  | 82836,50                         | 38459,80               | 11833,80                   |
| <i>D. hybridus</i>          | 30303,90                         | 29221,70               | 8658,27                    |
| <i>D. novemcinctus</i>      | 42973,00                         | 38014,60               | 9916,86                    |
| <i>G. robustum</i>          | 17131,30                         | 37117,90               | 11420,90                   |
| <i>L. armatus</i>           | 11650,40                         | 29958,20               | 11650,40                   |
| <i>M. jeffersonii</i>       | 24109,70                         | 25895,60               | 9822,47                    |
| <i>M. americanum</i>        | 10094,60                         | 20189,10               | 7969,40                    |
| <i>M. tridactyla</i>        | 33217,80                         | 52594,90               | 12456,70                   |
| <i>P. maximus</i>           | 31032,10                         | 56153,40               | 14777,20                   |
| <i>S. leptcephalum</i>      | 44690,40                         | 41711,10               | 7448,41                    |
| <i>T. tetradactyla</i>      | 40683,90                         | 45769,40               | 8475,81                    |

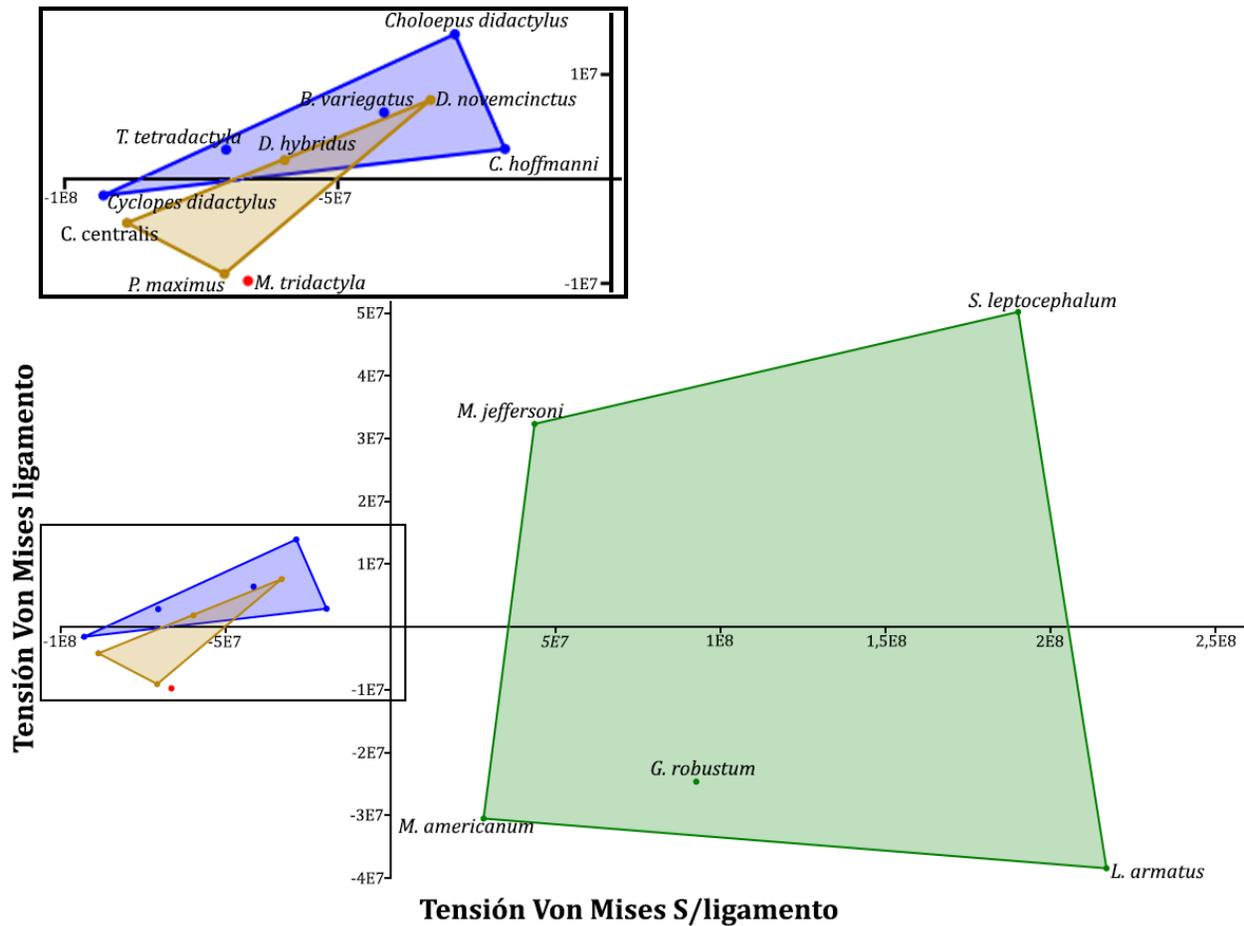


**Fig. 23:** Gráfico de componentes principales de falanges ungueales de acuerdo a los valores de Von Mises obtenidos en la simulación de excavado con escalado. Los componentes Von Mises S/ligamento (eje x) y Von Mises S (eje y) fueron los principales obtenidos en el análisis.

Una vez obtenidos los valores de tensiones de Von Mises simulando el excavar, se procedió a analizarlos a través del método de componentes principales. Este método generó un gráfico en base a los datos de tensiones de Von Mises S/ligamento y Von Mises S, seleccionados como los componentes principales, o sea, los que mejor explican la distribución de los datos (Fig. 23). En el gráfico puede observarse cierto solapamiento de los distintos grupos de excavadores (mostaza), trepadores (azul) y fósiles (verde). A su vez, *M. tridactyla* (rojo), considerado como terrestre generalizado, presenta solapamiento con el grupo de excavadores, al igual que el perezoso fósil *S. leptcephalum* y el oso hormiguero arborícola *T. tetradactyla*.

**Tabla 16:** Valores de tensión de Von Mises tomados en tres posiciones en las falanges ungueales de cada especie, para el caso de la simulación de trepar.

| <b>Especie</b>              | <b>VonMises S/ligamento (Pa)</b> | <b>VonMises S (Pa)</b> | <b>VonMises punta (Pa)</b> |
|-----------------------------|----------------------------------|------------------------|----------------------------|
| <i>B. variegatus</i>        | 5,01E+07                         | 3,08E+07               | 1,93E+06                   |
| <i>C. centralis</i>         | 9,12E+06                         | 5,40E+06               | 3,38E+05                   |
| <i>Choloepus didactylus</i> | 6,46E+07                         | 3,45E+07               | 2,15E+06                   |
| <i>C. hoffmanni</i>         | 6,34E+07                         | 4,88E+07               | 2,44E+06                   |
| <i>Cyclopes didactylus</i>  | 7,91E+06                         | 5,10E+05               | 2,55E+05                   |
| <i>D. hybridus</i>          | 3,39E+07                         | 2,13E+07               | 1,25E+06                   |
| <i>D. novemcinctus</i>      | 5,70E+07                         | 3,59E+07               | 2,11E+06                   |
| <i>G. robustum</i>          | 1,24E+08                         | 1,47E+08               | 3,87E+06                   |
| <i>L. armatus</i>           | 2,03E+08                         | 2,44E+08               | 5,96E+06                   |
| <i>M. jeffersonii</i>       | 1,29E+08                         | 7,20E+07               | 3,79E+06                   |
| <i>M. americanum</i>        | 7,39E+07                         | 1,06E+08               | 2,96E+06                   |
| <i>M. tridactyla</i>        | 2,10E+07                         | 2,49E+07               | 7,78E+05                   |
| <i>P. maximus</i>           | 1,84E+07                         | 2,14E+07               | 6,12E+05                   |
| <i>S. leptcephalum</i>      | 2,46E+08                         | 1,62E+08               | 7,70E+06                   |
| <i>T. tetradactyla</i>      | 2,70E+07                         | 1,31E+07               | 7,71E+05                   |



**Fig. 24:** Gráfico de componentes principales de falanges ungueales de acuerdo a los valores de Von Mises obtenidos en la simulación de trepado. Los componentes Von Mises S/ligamento (eje x) y Von Mises S (eje y) fueron los principales obtenidos en el análisis.

Al analizar mediante el método de componentes principales las tensiones de Von Mises de las falanges ungueales se obtuvo el gráfico de la figura 24. Los componentes principales seleccionados por el método fueron los mismos que en el caso anterior, Von Mises S/ligamento y Von Mises S. Se puede observar en el gráfico cierto solapamiento entre los grupos de excavadores (mostaza) y trepadores (azul), que consiste en que las dos especies de *Dasyus* caen dentro de la región de trepadores. Por su parte, *M. tetradactyla* (rojo), terrestre generalizado, se separa mínimamente del resto de los excavadores, a diferencia de la simulación de excavado (Fig. 23). Por otro lado, en este caso, los fósiles (verde) quedan bien separados del resto.

## 2. Fuerza máxima en tracción y compresión. -

Otra posibilidad que presenta el MEF es la de calcular las fuerzas máximas de tracción y compresión que pueden soportar las falanges ungueales de cada especie en las dos simulaciones realizadas. Este cálculo se realiza a través de una regla de tres mediante la fuerza aplicada, las tensiones de tracción y compresión máximas obtenidas y las tensiones de tracción (172 MPa) y compresión (-284 MPa) máximas del hueso (Alexander 1981; Mazzetta et al. 2004 b). En las siguientes dos tablas (Tabla 17 y 18) se registraron los resultados obtenidos de las fuerzas máximas de tracción y compresión que soportarían las falanges ungueales.

**Tabla 17:** Valores de fuerzas aplicadas, tensiones máximas de tracción y compresión obtenidas para cada especie y los valores de fuerzas máximas para el caso del excavado. Los valores de tensiones máximas de tracción y compresión para el hueso son 172 y -284 MPa respectivamente (Alexander 1981; Mazzetta et al. 2004 b).

| <b>Especie</b>              | <b>Tracción max. (KPa)</b> | <b>Compresión max. (KPa)</b> | <b>Fuerza aplicada (N)</b> | <b>Fuerza max. tracc. (N)</b> | <b>Fuerza max. comp. (N)</b> |
|-----------------------------|----------------------------|------------------------------|----------------------------|-------------------------------|------------------------------|
| <i>B. variegatus</i>        | 131                        | -22                          | 0,07                       | 98                            | 988                          |
| <i>C. centralis</i>         | 79                         | -11                          | 0,09                       | 192                           | 2200                         |
| <i>Choloepus didactylus</i> | 144                        | -21                          | 0,06                       | 72                            | 815                          |
| <i>C. hoffmanni</i>         | 85                         | -12                          | 0,07                       | 141                           | 1719                         |
| <i>Cyclopes didactylus</i>  | 107                        | -13                          | 0,04                       | 61                            | 840                          |
| <i>D. hybridus</i>          | 55                         | -7                           | 0,02                       | 76                            | 10407                        |
| <i>D. novemcinctus</i>      | 86                         | -11                          | 0,03                       | 59                            | 774                          |
| <i>G. robustum</i>          | 51                         | -10                          | 3,51                       | 11802                         | 98603                        |
| <i>L. armatus</i>           | 49                         | -11                          | 4,75                       | 16683                         | 125281                       |
| <i>M. jeffersonii</i>       | 42                         | -7                           | 4,00                       | 16286                         | 152624                       |
| <i>M. americanum</i>        | 28                         | -6                           | 8,74                       | 53157                         | 429087                       |
| <i>M. tridactyla</i>        | 63                         | -51                          | 0,44                       | 1194                          | 2418                         |
| <i>P. maximus</i>           | 64                         | -21                          | 1,00                       | 2686                          | 13693                        |
| <i>S. leptcephalum</i>      | 90                         | -12                          | 2,65                       | 5049                          | 62471                        |
| <i>T. tetradactyla</i>      | 72                         | -12                          | 0,10                       | 240                           | 2303                         |

**Tabla 18:** Valores de fuerzas aplicadas, tensiones de tracción y compresión obtenidas para cada especie y los valores de fuerzas máximas para el caso del trepado. Los valores de tensiones máximas de tracción y compresión para el hueso son 172 y -284 MPa respectivamente (Alexander 1981; Mazzetta et al. 2004 b).

| <b>Especie</b>              | <b>Tracción max. (MPa)</b> | <b>Compresión max. (MPa)</b> | <b>Fuerza aplicada (N)</b> | <b>Fuerza max. tracc. (N)</b> | <b>Fuerza max. comp. (N)</b> |
|-----------------------------|----------------------------|------------------------------|----------------------------|-------------------------------|------------------------------|
| <i>B. variegatus</i>        | 19                         | -39                          | 46,06                      | 425                           | 332                          |
| <i>C. centralis</i>         | 3                          | -9                           | 15,19                      | 871                           | 463                          |
| <i>Choloepus didactylus</i> | 18                         | -65                          | 41,16                      | 385                           | 180                          |
| <i>C. hoffmanni</i>         | 25                         | -81                          | 88,2                       | 609                           | 310                          |
| <i>Cyclopes didactylus</i>  | 0,3                        | -9                           | 3,92                       | 1963                          | 131                          |
| <i>D. hybridus</i>          | 16                         | -35                          | 19,99                      | 220                           | 96                           |
| <i>D. novemcinctus</i>      | 24                         | -59                          | 32,34                      | 236                           | 155                          |
| <i>G. robustum</i>          | 50                         | -139                         | 16660                      | 57425                         | 34039                        |
| <i>L. armatus</i>           | 77                         | -190                         | 33320                      | 74140                         | 49805                        |
| <i>M. jeffersonii</i>       | 32                         | -69                          | 12936                      | 69749                         | 53399                        |
| <i>M. americanum</i>        | 25                         | -93                          | 39200                      | 271871                        | 120095                       |
| <i>M. tridactyla</i>        | 12                         | -24                          | 264,6                      | 3824                          | 3171                         |
| <i>P. maximus</i>           | 6                          | -18                          | 442,86                     | 13270                         | 7146                         |
| <i>S. leptcephalum</i>      | 86                         | -151                         | 10358,6                    | 20669                         | 19482                        |
| <i>T. tetradactyla</i>      | 6                          | -13                          | 45,08                      | 1233                          | 977                          |

## **Discusión**

### **Curvaturas. –**

#### **1. Análisis estadísticos. –**

En el caso de las especies actuales, separadas en base a sus hábitos, también fueron analizadas las medidas de curvaturas mediante métodos estadísticos. En los dos casos, curvaturas internas y externas, el método utilizado fue el paramétrico de Tukey (Tabla 6 y 7 respectivamente). En el primer caso, fue posible la diferenciación de los organismos con hábito trepador de las especies de hábito cavador. En el segundo caso, nuevamente, se diferenciaron las especies de hábito trepador de las cavadoras, y, además, los terrestres generalizados se diferenciaron de los cavadores C2 solamente. Entonces, mediante las dos

medidas de curvaturas fue posible diferenciar hábitos muy dispares entre sí, como es el caso de especies trepadoras con especies cavadoras.

En las curvaturas externas, es posible observar como en el caso del hábito C2 hay una gran variación en las curvaturas, mientras que en el caso de C3 la variación es mucho menor para el mismo número de datos (Fig. 17). Por su parte, el hábito TG también presenta una variación pequeña en comparación con C2 y, entonces, la diferencia entre sus medias, calculada mediante el método de Tukey, es significativa. Sin embargo, ya que los organismos TG no presentan características morfológicas definidas para un tipo de actividad (Eisenberg 1981), es altamente probable que si se agregaran más datos la variación pasaría a ser mayor y no se encontrarían grandes diferencias entre los hábitos TG y C2.

A su vez, los organismos de C2 no son excavadores estrictos como los C3 (Vizcaíno et al. 1999), por lo que la variación presente en C2 puede ser explicada también por características morfológicas no enteramente definidas. Asimismo, en el caso de las especies C3, organismos exclusivamente cavadores, hábito muy específico, se observa una variación muy pequeña en la distribución de los datos.

Por otra parte, mediante el análisis no paramétrico de Dunn realizado en los datos de curvaturas internas (Tabla 3) y externas (Tabla 4) de las especies fósiles, fue posible evidenciar si los organismos en estudio presentaban o no diferencias significativas entre sí. En ninguno de los dos casos ocurre una diferenciación entre todas las especies, en el caso de las curvaturas internas *G. robustum* se diferencia claramente de *L. armatus* y de *S. leptcephalum*, mientras que los emparejamientos restantes no presentan diferencias significativas. En el caso de las curvaturas externas, *S. leptcephalum* no se diferencia de *L. armatus* pero sí del resto de las especies y *M. americanum* se diferencia, además de *S. leptcephalum*, de *L. armatus*, pero entre el resto de los organismos no hay diferencias. Por lo tanto, a través de las medidas de curvaturas no es posible la distinción de las especies de perezosos pleistocenos entre sí.

## **2. Método multivariado. –**

Luego, con los datos de curvaturas medias internas y externas de las especies actuales y fósiles, se procedió a realizar el método estadístico multivariado discriminante. Mediante éste, fue posible adjudicar las especies fósiles a los hábitos con los que se trabajó (Trepadores, TG, C2 y C3), con una probabilidad asociada (Tabla 7). En el caso de las tres especies de milodóntidos, éstas fueron asociadas con mayor probabilidad al hábito C2, *G. robustum* presenta una probabilidad de 0,51, *L. armatus* de 0,68 y *S. leptcephalum* de 0,99. Para estos perezosos se ha propuesto que habrían sido capaces de levantarse sobre sus patas traseras y apoyarse en su cola, dejando libre sus patas delanteras para realizar otras actividades (Owen 1842, 1851). Por ejemplo, para alimentarse de ramas altas (Winge 1941; Coombs 1983; Cuenca Anaya 1995) o para adoptar una postura defensiva, al igual que *M. tridactyla*, *P. maximus* y *T. tetradactyla* (de Azara 1838; Cabrera 1929; Taylor 1978; Wetzel 1982; McDonald et al. 2008). Otros trabajos, enfocados en la biomecánica de los miembros posteriores concluyen que estas tres especies de perezosos pleistocenos habrían sido capaces de lograr una postura bípeda (Toledo 1996; Bargo et al. 2000).

Congruentemente, para poder excavar, es necesario que los miembros anteriores se encuentren libres del peso del animal, por lo que se requeriría una postura bípeda, aunque no necesariamente debe ser completamente erecta (Vizcaíno 1990; Bargo et al. 2000). Un buen análogo actual para esta postura es *P. maximus*, que apoya solo la punta de las garras de las patas anteriores y toda la planta de las patas posteriores (Frechkop 1949, 1950; Bargo et al. 2000; Vizcaíno y Milne 2002; Vizcaíno et al. 2003). Por lo tanto, el excavar parecería ser un hábito locomotor viable para estos perezosos milodóntidos. Incluso se ha señalado que los milodóntidos presentan varias adaptaciones para excavar y desenraizar varios tipos de plantas (Owen 1842, 1851; Winge 1941; Cuenca Anaya 1995).

Adicionalmente, *G. robustum*, *L. armatus* y *S. leptcephalum* presentan un olécranon muy desarrollado, lo que sugiere que el antebrazo está mejor preparado para realizar fuerza que velocidad, ya que aumenta el momento de brazo del tríceps (extensor del antebrazo), propio de mamíferos cavadores como muchos armadillos (Bargo et al. 2000; Vizcaíno et al. 2001). Consecuentemente, de acuerdo a los cálculos del IFA para estas especies en Bargo et al. (2000), estas especies presentan IFAs acordes con especies de armadillos cavadores.

Además, dejando de lado características físicas de estos organismos, se han encontrado icnofósiles que otorgan pruebas directas de que estos perezosos excavaron el sustrato. En la región Pampeana, Argentina, son comunes de encontrar grandes cuevas pleistocenas (Frenguelli 1921; Imbelloni et al. 1990; Quintana 1992; Zárate et al. 1998; Dondas et al. 2009). En particular, en Mar del Plata, se han encontrado paleocuevas pertenecientes a la formación Miramar (Pleistoceno), que por sus dimensiones y marcas de garras en las paredes y techo se las atribuye a *G. robustum* y a *S. leptcephalum* (Quintana 1992, Zárate et al. 1998; Dondas et al. 2009).

Una posibilidad para la creación de estas cuevas por parte de *G. robustum* y *S. leptcephalum* sería la de poder escapar de predadores pleistocenos como por ejemplo *Smilodon* (masa de 350 kg; Fariña et al. 1998). Esto es diferente en el caso de *L. armatus*, que, debido a su gran masa (3400 kg), como adulto no sería una posible presa para predadores (Vizcaíno et al. 2001). Otra posibilidad involucraría factores climáticos y fisiológicos, los xenartros actuales presentan baja temperatura corporal, bajas tasas metabólicas basales y alta conductancia térmica; por lo que se podría pensar que los perezosos pleistocenos también (Vizcaíno et al. 2001).

Entonces, una forma de soportar estaciones adversas sería resguardándose en cuevas, donde las condiciones son más estables y favorables, hasta incluso éstas ayudan a reducir la necesidad de agua (Barboza 1995). Sea cual sea la razón del uso de las cuevas, aparentemente éste era un hábito muy común en perezosos, ya que una gran cantidad de restos, entre ellos de milodóntidos, se encuentran en cuevas naturales (Vizcaíno et al. 2001). Existen ejemplos en Brasil (Lund 1842; Winge 1915; Cartelle 1991), Argentina (Moreno y Woodward 1899; Scillato-Yané 1976) y América del Norte (Akersten y McDonald 1991; McDonald et al. 1996).

Por lo tanto, de acuerdo a los resultados obtenidos en este trabajo, los de otros trabajos y las evidencias preservadas en el registro fósil, podemos afirmar con bastante seguridad que, las tres especies de perezosos milodóntidos excavaban. Por su parte, *G. robustum* y *S. leptcephalum* excavarían, no solo para la remoción de plantas para su alimentación, sino

también para crear cuevas o madrigueras. Por otro lado, *L. armatus* excavaría solo para la búsqueda de alimento y no para resguardo.

En relación a *M. jeffersonii* y *M. americanum*, ambos fueron adjudicados al hábito TG debido a que fue la relación con la mayor probabilidad obtenida, 0,46 y 0,58 respectivamente. En *M. americanum* era esperable este resultado, ya que, debido a su tamaño, un hábito trepador queda descartado. Por otra parte, un hábito cavador también se descarta porque su olécranon poco desarrollado se relaciona con una optimización de la velocidad y no la fuerza (Fariña y Blanco 1996), a diferencia de organismos cavadores.

Podría haber sido esperable que *M. jeffersonii* se agrupara con C2 debido a la similitud en tamaño con *G. robustum* y *S. leptcephalum*, pero no fue así. A diferencia de estos dos milodóntidos, no existe evidencia directa para *M. jeffersonii*, ya que no ha habido un hallazgo como el de las cuevas de Mar del Plata (Zárate et al. 1998), y tampoco se han realizado estudios biomecánicos en las extremidades anteriores como en perezosos pleistocenos de Sud América (Fariña y Blanco 1996; Bargo et al. 2000).

Sin embargo, sí existe cierta diferencia morfológica que permite realizar una distinción burda en cuanto al tipo de hábito locomotor. El olécranon, a diferencia de los milodóntidos, se encuentra muy poco desarrollado en este megaloníquido (Leidy 1855; Pujos et al. 2007), lo cual no es propio de organismos cavadores (Bargo et al. 2000; Vizcaíno et al. 2001). Por lo tanto, se podría pensar en *M. jeffersonii* como un perezoso herbívoro (France et al. 2007), ramoneador en bosques de galería asociados a sistemas fluviales (Stock 1925; McDonald y Anderson 1983; McDonald y Ray 1990; McDonald 1996; Gillette et al. 1999; Schubert et al. 2004), no cavador y sin una característica morfológica hacia un hábito locomotor específico.

### **3. Relación curvatura / masa. -**

Como era esperable, los resultados obtenidos al analizar estadísticamente si existe una relación lineal entre las curvaturas y la masa de un organismo demostraron que tal relación no existe entre estas medidas. El soporte estadístico que refuta la idea de una relación lineal entre estas medidas es muy bueno, un  $r^2$  de 0,03 para las curvaturas internas y un  $r^2$  de 0,1

para las externas. Como se puede observar, los dos valores son muy cercanos a cero, por esta razón, este modelo no explica su relación. Por lo tanto, no se encontrarán mamíferos de mucha masa con curvaturas de ángulos mayores y organismos de masas pequeñas curvaturas de ángulos menores, o viceversa. Es posible de observar esto a simple vista en los perezosos fósiles, como no se pueden ordenar las masas de menor a mayor y que las curvaturas queden en orden descendente o ascendente.

### ***Ventaja mecánica. –***

Los resultados de los análisis estadísticos realizados en la ventaja mecánica de las falanges ungueales no mostraron diferencias entre estos valores para los distintos tipos de hábitos locomotores. Entonces, éstos no son diferenciables calculando la ventaja mecánica de las falanges. Sin embargo, sí lo son en el caso del mismo cálculo, también llamado IFA, en las ulnas de armadillos, perezosos fósiles y otros mamíferos (Vizcaíno et al. 1999; Bargo et al. 2000; Vizcaíno y Milne 2002). Por lo tanto, para este caso, las falanges ungueales no son descriptivas del tipo de hábito locomotor de los organismos.

### ***Indicador de capacidad atlética. –***

Mediante este análisis fue posible obtener que las falanges ungueales de los perezosos fósiles en estudio presentarían resistencias esperables para animales de sus masas corporales. Esto puede ser observado en la figura 20, en donde los perezosos terrestres caen dentro del rango de confianza de la curva, soportada por una probabilidad de casi uno.

Por otro lado, el valor absoluto de la pendiente es de 0,4 (Figura 20), un coeficiente congruente con el esperado para la variación de la masa en relación a la similitud geométrica en mamíferos de 0,33 (Alexander et al. 1979; Alexander y Jayes 1983; Fariña et al. 1997). La similitud geométrica entre dos cuerpos tiene lugar cuando la forma de uno puede hacerse idéntica a la del otro multiplicando todas sus medidas lineales por un factor constante (Duncan 1953; Alexander y Jayes 1983). Así, se consideró que las falanges ungueales de los xenartros son geoméricamente similares entre sí.

De acuerdo a la similitud geométrica encontrada, es posible aventurar que estos organismos presentan, además, similitud dinámica (Alexander y Jayes 1983; Alexander 1984). Ésta propone que, en un sistema de dos cuerpos en movimiento, el movimiento de uno puede ser convertido de forma idéntica al otro multiplicando todas las dimensiones lineales por un factor constante, todos los intervalos de tiempo por otro factor constante y todas las fuerzas por un tercer factor constante (Duncan 1953; Alexander y Jayes 1983). Además, animales diferentes presentan un gasto energético similar al realizar un mismo movimiento, por lo tanto, se estarían comportando de acuerdo a la hipótesis de similitud dinámica (Heglund et al. 1982; Alexander y Jayes 1983). Entonces, se puede afirmar que los movimientos realizados por las falanges ungueales de los fósiles serían muy similares a los de los xenartros actuales, respaldando, de esta manera, las comparaciones hechas a través de las curvaturas para dilucidar el tipo de hábito locomotor de los perezosos fósiles.

## ***Elementos finitos. –***

### ***1. Tensiones de Von Mises. –***

Antes de analizar las falanges a través del MEF, se esperaba que las tensiones de Von Mises permitieran diferenciar las falanges ungueales de acuerdo a los hábitos locomotores considerados. Inclusive, reafirmando esta hipótesis, en el análisis de las vigas rectas se dio una separación entre las que presentaban tensiones de Von Mises más altas, las más esbeltas, y las que presentaban tensiones más bajas (Fig. 22), las más robustas. Considerando estos resultados, se esperaba con mayor seguridad una separación de las falanges a través de las simulaciones de excavado (Fig. 23) y de trepado (Fig. 24).

Cuando se observa el gráfico de la simulación de excavado (Fig. 23) se puede observar que se da cierta separación entre hábitos locomotores, aunque no en todos los casos. Entre las especies excavadoras y trepadoras hay un solapamiento, dado por *T. tetradactyla*, que cae dentro del grupo de excavadores, y *C. centralis*, que cae en el grupo de trepadores. Sin embargo, esto no es sorprendente para *T. tetradactyla*, ya que este utiliza sus garras para desprender corteza o destruir ramas en descomposición para obtener alimento (Emmons y Feer 1999; Medri et al. 2006), actividad tan exigente como la de excavar el sustrato.

Contrariamente, esto sí fue sorprendente para *C. centralis*, ya que es reconocido como un armadillo altamente especializado para excavar de acuerdo a observaciones y análisis biomecánicos (Vizcaíno et al. 1999; Gardner 2008).

Por otra parte, en esta misma simulación, *M. tridactyla*, considerado de hábito terrestre generalizado, se encontró solapado con el grupo de excavadores (Fig. 23). Esto era esperable, ya que al presentar un hábito locomotor terrestre generalizado puede realizar distintas actividades, inclusive una tan exigente como excavar, tanto el suelo como las paredes de los nidos de termitas (Redford 1985; Emmons et al. 2004; Gambaryan et al. 2009; Schmidt 2012).

En el caso de los fósiles, hubo un solapamiento entre *S. leptocephalum* y los excavadores, algo tampoco llamativo de acuerdo a todos los estudios ya expuestos en secciones anteriores que consideran altamente probable que este perezoso fuese excavador (Quintana 1992, Zárate et al. 1998; Bargo et al. 2000; Vizcaíno et al. 2001; Dondas et al. 2009). Los otros perezosos fósiles, aunque no se solapan con los excavadores, sí presentan tensiones de Von Mises menores en el punto S/ligamento que las especies excavadores actuales. Las tensiones en el punto S caen dentro del rango de las encontradas en los excavadores. Por lo tanto, se puede aventurar que los perezosos fósiles eran capaces de realizar algún tipo de actividad exigente con sus garras.

En el caso de la simulación de trepado, nuevamente ocurre cierto solapamiento entre especies excavadoras y trepadoras (Fig. 24). En ésta, *D. hybridus* y *D. novemcinctus* se ubican dentro del grupo de trepadores, algo llamativo ya que las dos especies de armadillos son considerados como excavadores de acuerdo a observaciones y análisis biomecánicos (Vizcaíno et al. 1999; González et al. 2001; Fernandes et al. 2004; Milne et al. 2009). Esto podría ser explicado por la geometría que presentan las falanges ungueales de estas dos especies, ya que en vista lateral presentan baja altura en comparación con la del resto de los excavadores. Por lo tanto, en esta simulación, en donde la fuerza está aplicada perpendicular a la curvatura interna, estas falanges presentarán una menor cantidad de material, en comparación con el resto de los excavadores, para resistir dicha fuerza.

En el caso de los fósiles, todas las especies quedan agrupadas sin solapamiento con ningún otro grupo, lo cual era completamente esperable ya que el hábito de trepado para estos mega mamíferos está totalmente descartado debido, obviamente, a su gran tamaño (Owen 1942; Owen 1951). Por su parte, *M. tridactyla* de hábito terrestre generalizado se ubicó separado del resto de los agrupamientos, pero muy cercano al excavador altamente especializado *P. maximus* (Nowak 1991; Vizcaíno et al. 1999). Aunque presenten hábitos locomotores diferentes, esta cercanía entre las dos especies, también observada en la simulación de excavado, puede estar dada por la presencia de un hábito en común. *P. maximus*, al igual que *M. tridactyla*, utiliza sus garras para romper las paredes de termiteros en busca de alimento (Redford 1985).

Adicionalmente a lo visto y discutido hasta ahora en los gráficos de las dos simulaciones realizadas (Fig. 23 y 24), hay una especie que presenta una distribución muy interesante. Si se observa la distribución de *Cyclopes didactylus* en ambos gráficos, podemos advertir que siempre se sitúa un tanto alejado del resto de los trepadores, presentando tensiones de Von Mises mucho más bajas que éstos. Aumentando, entonces, la posibilidad de solapamiento con los excavadores.

Inclusive, ciertas tensiones de Von Mises son menores a las del grupo de excavadores, lo cual hablaría de una mayor resistencia. En el caso de la simulación de trepado, es el organismo con las tensiones más bajas en todos los trepadores y se asemeja a las de los excavadores. En la figura 23 también se aleja del resto de los trepadores, en particular a través de la tensión de Von Mises en el punto S, la cual es muchísimo menor a la de los demás.

Esta resistencia superior por parte de un organismo exclusivamente trepador y muy pequeño no sería esperable sin conocer algo más acerca de esta especie. *Cyclopes didactylus*, con una masa de 400 g (Robinson y Redford 1986) y un cuerpo y cola con largo de alrededor 16 cm y 18 cm respectivamente (Hayssen et al. 2012), presenta unas garras anteriores del dedo III muy desarrolladas para su pequeño tamaño (1,5 cm de largo). Por consiguiente, estas garras con forma de gancho, en las cuales fueron basados los análisis, no parecen estar adaptadas solo para trepar.

Una rápida comparación con las restantes garras mucho menos desarrolladas de esta especie puede verificar esto. Otra actividad que este animal desempeña con dichas garras, y que explica este desarrollo excesivo de la estructura, es la de obtener alimento que consiste, en su mayoría, de hormigas. Para esto, *Cyclopes* utiliza su fuerte garra para hacer un orificio en tallos huecos para luego introducir su lengua y capturar las hormigas (Best y Harada 1985; Montgomery 1985 a y b).

## **2. Fuerza máxima tracción y compresión. -**

Por último, se calculó, en las dos simulaciones, las fuerzas máximas de tracción y compresión que soportarían las falanges ungueales de cada especie (Tabla 17 y 18). Es interesante mencionar que para la simulación de excavación en todos los casos la fuerza máxima de tracción es menor que la de compresión, por lo que la fractura de la estructura ocurriría por tracción. Por otro lado, en el caso de la simulación de trepado se da la situación contraria, la fuerza máxima de compresión es menor a la de tracción en todos los casos. Por lo tanto, en este caso, la estructura se fracturaría por compresión.

Estos resultados son razonables ya que en la simulación de excavado las garras están traccionando contra el suelo, presentando una fuerza aplicada con una componente normal y una horizontal. Esta última, es la responsable de que la tensión de tracción sea mayor en esta simulación, ya que genera picos de tracción sobre la cara interna de la garra, donde se midió la curvatura interna. Contrariamente, en la de trepado, las garras presentan solo un componente normal de la fuerza al soportar el peso del organismo. Esto genera que la garra se deforme elevando la punta de ésta, lo cual produce picos de tensiones de compresión en la cara superior donde se mide la curvatura externa.

Como era esperable, los perezosos fósiles fueron los que presentaron fuerzas máximas mayores debido al tamaño de sus estructuras. En general los trepadores presentaban fuerzas máximas menores que el resto, pero en la simulación de trepado *Cyclopes didactylus* y *T. tetradactyla* presentaban valores mayores. Probablemente debido a que sus hábitos involucran otras actividades más exigentes que trepar. Sin embargo, en la simulación de excavado solo *T. tetradactyla* se diferencia del resto de los trepadores.

Luego, los excavadores presentaban diferencias grandes entre las fuerzas máximas que pueden relacionarse no solo con el hábito, sino también con el tamaño. *D. hybridus* (2,04 kg), *D. novemcinctus* (3,3 kg) y *C. centralis* (1,55 kg) presentan valores mucho menores que *P. maximus* (45,19 kg), debido a la gran diferencia de tamaño. Pero, los tres pequeños armadillos excavadores se diferencian entre sí a través del hábito, los dos *Dasyopus* suelen excavar, pero esta actividad no conforma una parte esencial de su alimentación (C2), mientras que *C. centralis* basa su alimentación en la excavación (C3), Vizcaíno et al. (1999).

Por su parte, *M. tridactyla* se encuentra siempre con fuerzas máximas mayores a las de *T. tetradactyla*, y el resto de los trepadores, y menores a las de *P. maximus*, altamente especializado cavador (C3). Recordando que *M. tridactyla* es un animal terrestre generalizado entonces, era esperable que los valores de fuerzas máximas fueran intermedios a los dos grupos especializados en distintas actividades. Estos valores remarcan la gran versatilidad que posee esta especie, pudiendo realizar actividades tan distantes como excavar y trepar (Redford 1985; Young et al. 2003; Emmons et al. 2004; Gambaryan et al. 2009; Schmidt 2012).

## ***Conclusiones***

Mediante los estudios realizados en este proyecto, fue posible aportar mayor información sobre los hábitos locomotores de algunas especies de perezosos fósiles, pertenecientes a las familias Mylodontidae, Megalonychidae y Megatheridae. En particular de los milodóntidos *G. robustum*, *L. armatus* y *S. leptcephalum*, el megaloníquido *M. jeffersonii* y el megaterino *M. americanum*.

Cuando se analizaron estadísticamente las curvaturas de los organismos actuales, solo fue posible realizar una diferenciación entre hábitos locomotores muy diferentes entre sí, como trepar y excavar. En el caso de actividades menos dispares, como distintos grupos de excavadores (C2 y C3), no fue posible diferenciarlos mediante las curvaturas. Por lo tanto, esta característica de las garras/falanges ungueales permite una clasificación a grosso modo de hábitos locomotores.

Igualmente, fue posible, conociendo los hábitos de los organismos actuales, adjudicar los fósiles a éstos mediante el análisis estadístico multivariado discriminante de las curvaturas. Así, se obtuvo que las tres especies de milodóntidos se inclinarían hacia hábitos cavadores (C2), mientras que *M. jeffersonii* y *M. americanum* lo harían hacia los terrestres generalizados (TG), como lo es *M. tridactya*. Estos resultados en los milodóntidos eran los esperables, ya que esta familia tiende a presentar características propias de organismos cavadores, según estudios anteriores.

Por otro lado, *M. jeffersonii* no se ubicó junto con los milodóntidos como se había supuesto lo haría de acuerdo a la similitud en tamaño con *G. robustum* y *S. leptcephalum* y la similitud en la geometría de la falange ungueal con *G. robustum*. Por su parte, *M. americanum* sí se ubicó con el grupo de TG como se esperaba debido a estudios ya realizados sobre esta especie.

Finalmente, al analizar las curvaturas internas de los fósiles, solo fue posible diferenciar a *G. robustum* de *S. leptcephalum* y de *L. armatus*. Para el caso de las externas *S. leptcephalum* se diferenció de todos menos de *L. armatus* y este último, se diferenció solo de *M. americanum*. Por consiguiente, no fue posible diferenciar de forma significativa a todas las especies de perezosos fósiles entre sí. Dependiendo si se analizaban las curvaturas internas o externas variaba las especies que se diferenciaban.

Mediante los resultados de ventaja mecánica, sin embargo, no fue posible realizar ningún tipo de diferenciación. Todas las especies actuales y fósiles, analizadas mediante métodos estadísticos, presentaban valores de ventaja mecánica muy similares, que provenían de una misma distribución. Esto manifiesta que las falanges ungueales estudiadas presentan la misma efectividad a la hora de transmitir fuerzas.

Según los resultados obtenidos del ICA los xenartros actuales y los fósiles en estudio presentan similitud geométrica, por lo que presentarían resistencias esperables para animales de su porte. De acuerdo a evidencias empíricas de organismos con similitud geométrica y a la hipótesis de que el gasto energético es el mismo al realizar los mismos movimientos, entonces, estos organismos también presentarían similitud dinámica. Lo cual, respalda todas las comparaciones realizadas en este trabajo.

Para el caso del MEF, se logró cierta distinción de las especies actuales en base a los hábitos locomotores de trepado, excavado y TG en las dos simulaciones realizadas, más allá de algunos solapamientos justificables. En el caso de la simulación de trepado, los fósiles, de manera esperable, presentan tensiones de Von Mises muy altas y se separan claramente de los otros grupos. Para el caso de la simulación de excavado, *S. leptcephalum* se solapa con el grupo de excavadores, mientras que el resto de los perezosos fósiles presentan en el punto S tensiones de Von Mises parecidas a los excavadores y en el punto S/ligamento tensiones incluso menores. Por tanto, aunque no fue posible clasificarlos a todos en los grupos de hábitos presentes en este trabajo, sí se puede afirmar que eran capaces de realizar actividades exigentes.

Por otro lado, cuando se analizó la relación entre la masa y las curvaturas de las garras/falanges ungueales no se encontró una relación lineal entre ellas.

Por último, se calcularon las fuerzas de compresión y tracción máximas de las falanges ungueales. Los resultados obtenidos fueron que, las especies fósiles presentan los valores más grandes, lo cual es razonable con los tamaños de estos perezosos. Luego, en general, los trepadores presentaron fuerzas más pequeñas que los excavadores, con las excepciones de *Cyclopes didactylus* y *T. tetradactyla*.

Los excavadores, por su parte, presentan muchas diferencias entre sí, posiblemente debido a las diferencias de tamaño entre las especies. De este grupo, los *Dasypus* presentan las menores fuerzas, solapándose con los trepadores. Finalmente, *M. tridactyla* (TG) presenta fuerzas máximas que le permitirían trepar o excavar sin problemas.

## ***Bibliografía***

Akersten W. A. y McDonald H. G. (1991). *Nothrotheriops* from the Pleistocene of Oklahoma and paleogeography of the genus. *The Southwestern Naturalist*, 178-185.

Alexander R., Maloiy G. M. O., Njau R. y Jayes A. S. (1979). Mechanics of running of the ostrich (*Struthio camelus*). *Journal of Zoology*, 187(2), 169-178.

Alexander R. (1983). On the massive legs of a moa (*Pachyornis elephantopus*, Dinornithes). *Journal of Zoology*, 201(3), 363-376.

Alexander R. y Jayes A. S. (1983). A dynamic similarity hypothesis for the gaits of quadrupedal mammals. *Journal of zoology*, 201(1), 135-152.

Alexander R. (1985). Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 83(1), 1-25.

Azara F. D. (1838). *The Natural History of the Quadrupeds of Paraguay and the River La Plata*. Vol. I. W. P. Hunter, translator. Adam and Charles Black, Edinburgh.

Bargo M. S., Vizcaíno S. F., Archuby F.M. y Blanco R.E. (2000). Limb Bone Proportions, Strength and Digging in some Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene) Mylodontid Ground Sloths (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(3): 601-610.

Barboza P.S. (1995). The wombat digs in. *Natural History* 12, 26-29 pp.

Bargo M. S. y Vizcaíno S. F. (2008). Paleobiology of Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana* 45(1): 175-196.

Berrocal, L. O. (2004). *Elasticidad*. McGraw-hill.

Best R. C. y Harada A. Y. (1985). Food habits of the silky anteater (*Cyclopes didactylus*) in the central Amazon. *Journal of Mammalogy*, 66(4), 780-781.

Birn-Jeffery A. V., Miller C. E., Naish D., Rayfield E. J., Hone D. W. E. (2012) Pedal Claw Curvature in Birds, Lizards and Mesozoic Dinosaurs – Complicated Categories and Compensating for Mass-Specific and Phylogenetic Control. *PLoS ONE* 7(12): e50555. doi:10.1371/journal.pone.0050555.

Blanco R.E. y Rinderknecht A. (2008). Estimation of hearing capabilities of Pleistocene ground sloths (Mammalia, Xenarthra) from middle-ear anatomy. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28(1):274-276.

Boresi A. P., Schmidt R. J. y Sidebottom O. M. (1993). *Advanced mechanics of materials* (Vol. 6). New York: Wiley.

Boresi A. P. y Schmidt R. J. (2003). *Advanced mechanics of materials*. John Wiley & Sons, vol. 117, pp. 122.

Brassey C. A. y Gardiner J. D. (2015). An advanced shape-fitting algorithm applied to quadrupedal mammals: improving volumetric mass estimates. *Royal Society open science*, 2(8), 150302.

Bright J. A. y Rayfield E. J. (2011). Sensitivity and ex vivo validation of finite element models of the domestic pig cranium. *Journal of Anatomy*, 219(4), 456-471.

Brunner F.K. (1979). On the analysis of geodetic networks for the determination of the incremental strain tensor. *Survey Rev.* XXV, 192.

Butler D. L., Kay M. D. y Stouffer D. C. (1986). Comparison of material properties in fascicle-bone units from human patellar tendon and knee ligaments. *Journal of Biomechanics*, 19(6), 425-432.

Cabrera A. (1929). A propósito de la Biología de los Xenartros. *Real. Soc. Española Hist. Nat.*, 4: 123-126.

Cameron A. C. y Windmeijer F. A. (1997). An R-squared measure of goodness of fit for some common nonlinear regression models. *Journal of Econometrics*, 77(2), 329-342.

Cartelle C. (1991). Um novo Mylodontinae (Edentata, Xenarthra) do Pleistoceno final da região intertropical brasileira. *Annais da Academia Brasileira de Ciências* 63,161-170.

Christiansen P. y Fariña R. A. (2003). Mass estimation of two fossil ground sloths (Mammalia, Xenarthra, Mylodontidae). *Senckenbergiana Lethaia*, (83 (1)), 95-101.

Cohen J., Cohen P., West S. G. y Aiken L. S. (2003). Applied multiple regression/correlation analysis for the behavioral sciences (3rd ed.). Mahwah, NJ: Erlbaum.

Cohen J., Cohen P., West S. G. y Aiken L. S. (2003). Applied multiple correlation/regression analysis for the behavioral sciences. UK: Taylor & Francis.

Coombs M. C. (1983). Large mammalian clawed herbivores: A comparative study. Transactions of the American Philosophical Society 73(7):1-96.

Cuenca Anaya J. (1995). El aparato locomotor de los escelidoterios (Edentata, Mammalia) y su paleobiología. Adjuntament de Valencia, Colección "Estudis" 6, 452 pp.

de Azara F. (1838). The Natural History of the Quadrupeds of Paraguay and the River la Plata. A. & C. Black.

Dececchi T.A. y Larsson H.C.E. (2011). Assessing Arboreal Adaptations of Bird Antecedents: Testing the Ecological Setting of the Origin of the Avian Flight Stroke. PLoS ONE 6: e22292.

Dechow P. C., Wang Q. y Peterson J. (2010). Edentulation alters material properties of cortical bone in the human craniofacial skeleton: functional implications for craniofacial structure in primate evolution. The Anatomical Record, 293(4), 618-629.

Dondas A., Isla F. I. y Carballido J. L. (2009). Paleocaves exhumed from the Miramar Formation (Ensenadan Stage-age, Pleistocene), Mar del Plata, Argentina. *Quaternary International* 210: 44–50.

Dubost G. (1968). Les mammiferes souterrains. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 1968, 5, 1-2, 9g-197.

Duncan W. J. (1953). *Physical similarity and dimensional analysis*. London: Edward Arnold.

Dunn O.J. (1961). Multiple Comparisons among Means, *Journal of the American Statistical Association*, 56:293, 52-64.

Dunn O.J. (1964). Multiple Comparisons Using Rank Sums, *Technometrics*, 6:3, 241-252.

Eisenberg J. F. (1981). *The Mammalian Radiations*: Chicago, Illinois, University of Chicago Press. P. 610.

Emmons L. H. y Feer F. (1999). *Mamíferos de los bosques húmedos de América tropical: una guía de campo*. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia: Editorial FAN.

Emmons L. H., Flores R. P., Alpirre S. A. y Swarner M. J. (2004). Bathing behavior of giant anteaters (*Myrmecophaga tridactyla*). *Edentata*, 41-43.

Fariña R. A. (1995). Limb bone strength and habits in large glyptodonts. *Lethaia*, 28(3), 189-196.

Fariña R. A. (1996). Trophic relationships among Lujanian mammals. *Evolutionary Theory*, 11(2): 125-134.

Fariña R.A. y Blanco R.E. (1996). *Megatherium*, the stabber. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 1725-1729.

Fariña R. A., Vizcaíno S. F. y Blanco R. E. (1997). Scaling of the indicator of athletic capability in fossil and extant land tetrapods. *Journal of theoretical Biology*, 185(4), 441-446.

Fariña R.A., Vizcaíno S.F., Bargo M.S. (1998). Body mass estimations in Lujanian (Late Pleistocene - Early Holocene of South America) Mammal Megafauna. *Mastozoología Neotropical*; 5(2): 87-108.

Fariña R.A., Vizcaíno S.F. y De Iuliis G. (2013). *Megafauna: Giant beasts of Pleistocene South America*. Indiana, Bloomington, primera edición, pp. 182-183.

Feduccia A. (1993). Evidence from Claw Geometry Indicating Arboreal Habits of *Archaeopteryx*. *Science* 259: 790–793.

Fernandes G. F., Deps P., Tomimori-Yamashita J. y Camargo Z. P. (2004). IgM and IgG antibody response to *Paracoccidioides brasiliensis* in naturally infected wild armadillos (*Dasypus novemcinctus*). *Sabouraudia*, 42(4), 363-368.

Fisher R. A. y Mackenzie W. A. (1923). Studies in crop variation. II. The manurial response of different potato varieties. *The Journal of Agricultural Science*, 13(3), 311-320.

Ford H. y Alexander J. M. (1963). *Advanced mechanics of materials*.

France C. A., Zelanko P. M., Kaufman A. J. y Holtz T. R. (2007). Carbon and nitrogen isotopic analysis of Pleistocene mammals from the Saltville Quarry (Virginia, USA): Implications for trophic relationships. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 249(3), 271-282.

Frenguelli J. (1928). Los terrenos de la costa atlántica en los alrededores de Miramar (Provincia de Buenos Aires) y sus correlaciones. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* XXIV: 325-485.

Gambaryan P. P. (1974). *How Mammals Run*. New York: John Wiley. 334 pp.

Gambaryan P. P., Zherebtsova O. V., Perepelova A. A. y Platonov V. V. (2009). Pes muscles and their action in giant anteater *Myrmecophaga tridactyla* (Myrmecophagidae, Pilosa) compared with other plantigrade mammals. *Russian Journal of Theriology*, 8(1), 1-15.

Gardner A. L. (Ed.). (2008). *Mammals of South America, volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats* (Vol. 2). University of Chicago Press.

Gere J. M. y Timoshenko S. P. (1990). *Mechanics of materials* PWS.

Geuzaine C. y Remacle J. F. (2009). Gmsh: A 3-D finite element mesh generator with built-in pre-and post-processing facilities. *International journal for numerical methods in engineering*, 79(11), 1309-1331.

Gillette D. D., McDonald H. G., y Hayden M. C. (1999). The first record of Jefferson's ground sloth, *Megalonyx jeffersonii*, in Utah (Pleistocene, Rancholabrean Land Mammal Age). Utah Geological Survey Miscellaneous Publication 99-1.

González E. M., Soutullo A. y Altuna C. A. (2001). The burrow of *Dasyopus hybridus* (Cingulata: Dasyopodidae). *Acta Theriologica*, 46(1), 53-59.

Goussard F., Germain D., Delmer C. y Moreno K. (2010). Finite element analysis: A promising tool for the reconstruction of extinct vertebrate graviportal taxa. A preliminary study based on the metacarpal arrangement of *Elephas maximus*. *Comptes Rendus Palevol*, 9(6), 455-461.

Greaves W. S. (1980). The mammalian jaw mechanism the high glenoid cavity. *Amer. Nat.*, 116:432-4.

Hayssen V. (2010). *Bradypus variegatus* (Pilosa: Bradypodidae). *Mammalian Species*, 42(1), 19-32.

Hayssen V., Miranda F. y Pasch B. (2012). *Cyclopes didactylus* (Pilosa: Cyclopedidae). *Mammalian Species*, 44(1), 51-58.

Hecht F. (2012). New development in FreeFem++. *Journal of numerical mathematics*, 20 (3-4), 251-266.

Heglund N. C., Cavagna G. A. y Taylor C. R. (1982). Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. Ill. Energy changes of the center of mass as a function of speed and body size in birds and mammals. *J. exp. Biol.* 79: 41-56.

Hildebrand M. (1974). *Analysis of vertebrate structure*. John Wiley and Sons, New York, 710 pp.

Hildebrand M. y Hildebrand V. (1994). *Analysis of vertebrate structure*, 4th Edition. John Wiley & Sons, Inc., New York: 1-672.

Hill R. (1950). C. A theory of the plastic bulging of a metal diaphragm by lateral pressure. *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science*, 41(322), 1133-1142.

Hughes T. J. (1987). *The finite element method Linear static and dynamic finite element analysis*. Prentice-Hall Inc. Englewood Cliffs, New Jersey.

Hutton J. (1788). X. *Theory of the Earth; or an Investigation of the Laws observable in the Composition, Dissolution, and Restoration of Land upon the Globe*. *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh*, 1(2), 209-304.

Imbellone P., Teruggi M. y Mormeneo L. (1990). Crotovinas en sedimentos cuaternarios bonaerenses. II Reunión Argentina de Sedimentología, Actas: 125-129. Buenos Aires.

Jackson J. E., Branch L. C. y Villarreal D. (1996). *Lagostomus maximus*. Mammalian Species, (543), 1-6.

Jasinowski S. C., Rayfield E. J. y Chinsamy A. (2010). Functional implications of dicynodont cranial suture morphology. *Journal of Morphology*, 271(6), 705-728.

Kasper C. B., Soares J. B. G. y Freitas T. R. O. (2012). Differential patterns of home-range, net displacement and resting sites use of *Conepatus chinga* in southern Brazil. *Mammal. Biol.*, 77:358–362.

Kendall P. C., Marrs-Garcia A., Nath S. R. y Sheldrick R. C. (1999). Normative comparisons for the evaluation of clinical significance. *Journal of Consulting and Clinical Psychology*, 67, 285-299.

Klecka W.R. (1980). Discriminant analysis. Quantitative Applications in the Social Sciences Series, No. 19. Thousand Oaks, CA: Sage Publications.

Kruskal W. H. y Wallis W. A. (1952). Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American statistical Association*, 47(260), 583-621.

Lachenbruch P.A. (1975). Discriminant analysis. NY: Hafner.

Lambert W. D. y Holling C. S. (1998). Causes of ecosystem transformation at the end of the Pleistocene: evidence from mammal body-mass distributions. *Ecosystems*, 1(2), 157-175.

Lautenschlager S. (2014). Morphological and functional diversity in therizinosaur claws and the implications for theropod claw evolution. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281(1785), 20140497.

Leidy J. (1855). *A memoir on the extinct sloth tribe of North America* (Vol. 72). Smithsonian institution.

Lessertisseur J. y Saban, R. (1967). Squelette appendiculaire. In *Traite de Zoologie* (ed. P. P. Grassé), vol. 16, no. 1, pp. 709-1078. Paris: Masson et Cie.

Lund P.W. (1842). *Memórias sobre a Paleontologia Brasileira, Revistas e comentadas por Carlos de Paula Couto*. 589 pp. Rio de Janeiro, Ministerio da Educação e Saúde, Instituto Nacional do Livro, 1950.

Lyell C. (1830). 1833, *Principles of geology*. Murray, London, 3.

Macleod N. y Rose K.D. (1993). Inferring Locomotor Behavior in Paleogene Mammals Via Eigenshape Analysis. *American Journal of Science* 293-A: 300-355.

Manning P. L., Margetts L., Johnson M. R., Withers P. J., Sellers W. I., Falkingham P. L., Mummery P. M., Barrett P. M. y Raymont D. R. (2009). Biomechanics of Dromaeosaurid

Dinosaur Claws: Application of X-Ray Microtomography, Nanoindentation, and Finite Element Analysis. *The Anatomical Record*, 292(9), 1397-1405.

Marcé Nogué J., DeMiguel D., Fortuny J., de Esteban-Trivigno S., y Gil L. (2012). New equations and methods for solving the size effects in the comparison of 2D Finite Element Analysis. In *Royo-Torres, R., Gascó, F. and Alcalá, L., coord.(2012). 10th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists.; Fundamental! 20: 1-290.* (p. 141).

Marcé Nogué J., DeMiguel D., Fortuny Terricabras J., Trivigno E., y Gil Espert L. (2013). Quasi-homothetic transformation for comparing the mechanical performance of planar models in biological research. *Palaeontologia electronica*, 16(3), 1-15.

Marcé-Nogué J., Fortuny J., de Esteban-Trivigno S., Sánchez M., Gil L., y Galobart À. (2015). 3D Computational mechanics elucidate the evolutionary implications of orbit position and size diversity of early amphibians. *PloS one*, 10(6), e0131320.

Marshall L.G. y Cifelli, R.L. (1990). Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic land mammal age fauna, South America. *Paleovertebrata* 19, 169-210.

Maynard Smith J. y Savage R. J. G. (1959). The mechanics of mammalian jaws. *Sch. Sci. Rev.* 40, 289-301.

Mazzetta G. V. (2002). Mecánica locomotora y mandibular de dinosaurios saurisquios de America del Sur. Ph.D. dissertation Universidad de la República, Montevideo, Uruguay, 227 pp.

Mazzetta G. V., Blanco R. E. y Cisilino A. P. (2004 a). Modelización con elementos finitos de un diente referido al género *Giganotosaurus* Coria y Salgado, 1995 (Theropoda: Carcharodontosauridae). *Ameghiniana* (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.) - 41 (4): 619-626.

Mazzetta G. V., Cisilino A. P. y Blanco R. E. (2004 b). Distribución de tensiones durante la mordida en la mandíbula de *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, 1985 (Theropoda: Abelisauridae). *Ameghiniana* (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.) - 41 (4): 605-617.

Mazzetta G. V., Cisilino A. P., Blanco R. E., y Calvo N. (2009). Cranial mechanics and functional interpretation of the horned carnivorous dinosaur *Carnotaurus sastrei*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(3), 822-830.

McDonald H. G y Anderson D. (1983). A well-preserved ground sloth (*Megalonyx*) cranium from Turin, Monona County, Iowa. *Proceedings of the Iowa Academy of Science* 90:134-1.

McDonald H. G. y Ray C. E. (1990). The extinct sloth, *Megalonyx* (Mammalia: Xenarthra), from the United States Mid-Atlantic continental shelf. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 103, 1-5.

McDonald H. G. (1996). Biogeography and paleoecology of ground sloths in California, Arizona and Nevada. *San Bernardino County Museum Association Quarterly*, 43(1), 61-65.

McDonald H. G., Jefferson G. T. y Force C. (1996). Pleistocene distribution of the ground sloth *Nothrotheriops shastensis* (Xenarthra, Megalonychidae). 1996 Desert Research Symposium, San Bernardino County Museum Association Quarterly 43 (2), 151-152.

McDonald H. G., Vizcaíno S. F y Bargo M. S. (2008). Skeletal anatomy and the fossil history of the Vermilingua. *The biology of the Xenarthra (SF Vizcaino and WJ Loughry, eds.)*. University Press of Florida, Gainesville, 64-78.

McKenna M. C. y Bell S. K. (1997). Classification of mammals: above the species level. Columbia University Press.

Medri I. M., Miranda Mourao G. y Guimarães Rodríguez F. H. (2006). Mamíferos do Brasil. Eds. Reis N. R., Peracchi A. L., Pedro W. A., Passos de Lima I. *Editorial Londrina*. Pp.437.

Milne N., Vizcaíno S. F., y Fernicola J. C. (2009). A 3D geometric morphometric analysis of digging ability in the extant and fossil cingulate humerus. *Journal of Zoology*, 278(1), 48-56.

Montalvo C.I., Bisceglia S., Kin, M.S. y Sosa R.A. (2012). Taphonomic analysis of rodent bone accumulations produced by Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*, Carnivora, Felidae) in Central Argentina. *Journal of Archaeological Science*, 39(7), 1933-1941.

Montgomery G. G. (1985a). Impact of vermilinguas (Cyclopes, Tamandua: Xenarthra= Edentata) on arboreal ant populations.

Montgomery G. G. (1985b). Movements, foraging and food habits of the four extant species of neotropical vermilinguas (Mammalia; Myrmecophagidae).

Moreno F. P. y Woodward A. S. (1899). On a portion of mammalian skin named *Neomylodon listai*, from a cavern near Consuelo Cove Last Hope Inlet, Patagonia. - Proceedings of the Zoological Society of London, 144-156.

Mott P. H. y Roland C. M. (2013). Limits to Poisson's ratio in isotropic materials—general result for arbitrary deformation. *Physica Scripta*, 87(5), 055404.

Murphy K. P. (2012). Machine learning: a probabilistic perspective. MIT press.

Nevo E. (1979). Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. Annual Review of Ecology and Systematics 10, 269–308.

Nichols, G. (2009). *Sedimentology and stratigraphy*. John Wiley & Sons.

Nikishkov G. P. (2004). Introduction to the finite element method. University of Aizu.

Nowak R.M. (1991). *Walker's mammals of the world*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Olivella X. O. y de Saracíbar Bosch C. A. (2002). *Mecánica de medios continuos para ingenieros* (Vol. 92). Univ. Politèc. de Catalunya.

Östrom J. H. (1985). The meaning of *Archaeopteryx*. In The beginnings of birds: proceedings of the international *Archaeopteryx* conference. Eichstätt, Germany (pp. 161-175).

Owen R. (1842). *Description of the Skeleton of an Extinct Gigantic Sloth: Mylodon Robustus, Owen, with Observations on the Osteology, Natural Affinities, and Probable Habits of the Megatherioid Quadrupeds in General*. R. and JE Taylor, sold by J. van Voorst.

Owen R. (1851). On the *Megatherium* (*Megatherium americanum*, Blumenbach). Part I. Preliminary observations on the exogenous processes of vertebrae. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 141, 719-764.

Parr W. C. H., Wroe S., Chamoli U., Richards H. S., McCurry M. R., Clausen P. D. y McHenry C. (2012). Toward integration of geometric morphometrics and computational biomechanics: new methods for 3D virtual reconstruction and quantitative analysis of Finite Element Models. *Journal of Theoretical Biology*, 301, 1-14.

Patterson L.G. y Pascual R. (1972). The fossil mammal fauna of South America. In *Evolution, mammals and southern continents* (ed. A. Keast, F.C. Erk, B. Glass), pp. 247-309. Albany: State University of New York Press.

Pérez W., Lima M., Machado A. y Izquierdo G. (2009). Gross anatomy of the intestine and their peritoneal folds in the tucu-tucu (*Ctenomys pearsoni*). *Braz. j. morphol. sci*, 26(3-4), 159-163.

Peterson J. y Dechow P. C. (2003). Material properties of the human cranial vault and zygoma. *The Anatomical Record*, 274(1), 785-797.

Pierce S. E., Angielczyk K. D. y Rayfield E. J. (2008). Patterns of morphospace occupation and mechanical performance in extant crocodylian skulls: a combined geometric morphometric and finite element modeling approach. *Journal of morphology*, 269(7), 840-864.

Pierce S. E., Angielczyk K. D. y Rayfield E. J. (2009). Shape and mechanics in thalattosuchian (Crocodylomorpha) skulls: implications for feeding behaviour and niche partitioning. *Journal of Anatomy*, 215(5), 555-576.

Pike A.V.L. y Maitland D.P. (2004). Scaling of bird claws. *Journal of Zoology* 262: 73-81.

Pujos F., De Iuliis G., Argot C., & Werdelin L. (2007). A peculiar climbing Megalonychidae from the Pleistocene of Peru and its implication for sloth history. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149(2), 179-235.

Pujos F., Gaudin T.J., De Iuliis G. y Cartelle C. (2012). Recent Advances on Variability, Morpho-Functional Adaptations, Dental Terminology, and Evolution of Sloths. *Journal of Mammalian Evolution*, 19: 159-169.

Quintana C. A. (1992). Estructura interna de una paleocueva, posiblemente de un Dasypodidae (Mammalia, Edentata), del Pleistoceno de Mar del Plata (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Ameghiniana* 29:87-91.

Rayfield E. J. (2007). Finite element analysis and understanding the biomechanics and evolution of living and fossil organisms. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 35, 541-576.

Rayfield E. J. (2011). Strain in the ostrich mandible during simulated pecking and validation of specimen-specific finite element models. *Journal of Anatomy*, 218(1), 47-58.

Redford K. H. (1985). Food habits of armadillos (Xenarthra: Dasypodidae). In *The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilingua*: 429–437. Montgomery, G.G. (Ed.). Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Richmond B. G., Wright B. W., Grosse I., Dechow P. C., Ross C. F., Spencer M. A. y Strait D. S. (2005). Finite element analysis in functional morphology. *The Anatomical Record*, 283(2), 259-274.

Robinson J. G. y Redford K. H. (1986). Body size, diet, and population density of Neotropical forest mammals. *The American Naturalist*, 128(5), 665-680.

Schmidt T. L. (2012). Ethogram of the giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla*) in captivity: an experience in the Temaikèn Foundation. *Edentata*, 13, 38-48.

Schubert B. W., Graham R. W., McDonald H. G., Grimm E. C. y Stafford T. W. (2004). Latest Pleistocene paleoecology of Jefferson's ground sloth (*Megalonyx jeffersonii*) and elk-moose (*Cervalces scotti*) in northern Illinois. *Quaternary Research*, 61(2), 231-240.

Scillato-Yanó G. J. (1976). Sobre algunos restos de *Mylodon* (?) *listai* (Edentata, Tardigrada) procedentes de la cueva 'Las Buitreras' (Provincia de Santa Cruz, Argentina). *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 10, 309-312.

Serrano-Fochs S., De Esteban-Trivigno S., Marcé-Nogué J., Fortuny J., & Fariña R. A. (2015). Finite element analysis of the Cingulata jaw: an ecomorphological approach to armadillo's diets. *PloS one*, 10(4), e0120653.

Serway R.A., Jewett Jr., J.W., Física para ciencias e ingeniería Volumen 1, México, 2009, séptima edición, pp. 282-284.

Shapiro S. S., y Wilk M. B. (1965). An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, 52(3/4), 591-611.

Slaughter W. S. (2012). The linearized theory of elasticity. Springer Science & Business Media.

Spiegel M. R., Schiller J. y Srinivasan R. A. (2007). Probabilidad y Estadística. Schaum's Outline of Theory and Problems of Probability and Statistics. Schaum (2ª edición). México D.F.: McGraw-Hill. pp. 335-371. ISBN 978-970-10-4231-1.

Steel R. G. y Torrie J. H. (1960). Principles and procedures of statistics. *Principles and procedures of statistics*. P.p. 187-287.

Stock C. (1925). Cenozoic gravigrade edentates of western North America. Carnegie Institute of Washington Publication 331: 1-206.

Superina M., Pagnutti N. y Abba A. M. (2014). What do we know about armadillos? An analysis of four centuries of knowledge about a group of South American mammals, with emphasis on their conservation. *Mammal Review*, 44(1), 69-80.

Tarver J.E., Dos Reis M., Mirarab S., Moran R.J., Parker S., O'Reilly J.E., King B.L., O'Connell M.J., Asher R.J., Warnow T. y Peterson K.J. (2016). The interrelationships of placental mammals and the limits of phylogenetic inference. *Genome biology and evolution*, 8(2), pp.330-344.

Taylor B. K. (1978). The anatomy of the forelimb in the anteater (Tamandua) and its functional implications. *Journal of Morphology*, 157(3), 347-367.

Tejedor Tejedor F. J. (1999). Análisis de varianza. Schaum. Madrid: La Muralla S.A. ISBN 84-7635-388-X.

Timoshenko S. y Goodier J. N. (1951). *Theory of Elasticity*, by S. Timoshenko and JN Goodier, McGraw-Hill book Company.

Toledo P. M. de. (1996). Locomotory patterns within the Pleistocene sloths. Ph.D. dissertation, University of Colorado, Boulder, 309 pp.

Truesdell C. (1983). *Rational mechanics*. Academic Press, New York.

Tukey J. (1949). "Comparing Individual Means in the Analysis of Variance". *Biometrics*. 5 (2): 99-114. JSTOR 3001913.

Tukey J. W. (1977). Exploratory data analysis. Addison-Wesley.

Turnbull W. D. (1970). Mammalian masticatory apparatus. *Fieldiana: Geol.* 18:149-356.

Uicker J. J., Pennock G. R. y Shigley J. E. (2003). *Theory of machines and mechanisms*. Oxford University Press, USA.

Varela L. y Fariña R. A. (2015). Masseter moment arm as a dietary proxy in herbivorous ungulates. *Journal of Zoology*, 296(4), 295-304.

Van Valkenburgh B. (1985). Locomotor Diversity Within Past and Present Guilds of Large Predatory Mammals. *Paleobiology*, Vol. 11, No. 4: 406-428.

Vizcaíno S.F. (1990). [Sistemática y evolución de los Dasypodinae Bonaparte, 1838 (Mammalia, Dasypodidae)]. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata: 1-244 pp. [Inédita].

Vizcaíno S. F., De Iuliis G., y Bargo M. S. (1998). Skull shape, masticatory apparatus, and diet of *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pamphathiidae): when anatomy constrains destiny. *Journal of Mammalian Evolution*, 5(4), 291-322.

Vizcaíno S.F., Fariña R.A. y Mazzetta G.V. (1999). Ulnar dimensions and fossoriality in armadillos. *Theriologica* 44: 309-320.

Vizcaíno S. F., Zárate M., Bargo M. S. y Dondas A. (2001). Pleistocene burrows in the Mar del Plata area (Argentina) and their probable builders. *Acta Palaeontologica Polonica* 46, 2, 289-301.

Vizcaíno S.F. y Milne N. (2002). Structure and function in armadillo limbs (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). *Journal of Zoology* 257: 117-127.

Vizcaíno S.F., Milne N. y Bargo M.S. (2003). Limb reconstruction of *Eutatus seguini* (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). Paleobiological implications. *AMEGHINIANA* (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.) - 40 (1): 89-101.

Vizcaíno S. F., Bargo M. S. y Cassini G. H. (2006). Dental occlusal surface area in relation to body mass, food habits and other biological features in fossil xenarthrans. *Ameghiniana*, 43(1), 11-26.

Vizcaino S. F., Blanco R. E., Bender J. B. y Milne, N. (2011). Proportions and function of the limbs of glyptodonts. *Lethaia*, 44(1), 93-101.

Wang Q. y Dechow P. C. (2006). Elastic properties of external cortical bone in the craniofacial skeleton of the rhesus monkey. *American journal of physical anthropology*, 131(3), 402-415.

Wegst U. G. K. y Ashby M. F. (2004). The mechanical efficiency of natural materials. *Philosophical Magazine*, 84(21), 2167-2186.

Wetzel R. M. (1982). Systematics, distribution, ecology and conservation of South American Edentates. Special Publication in Ecology, Pymatuning Laboratory of Ecology 6: 345-375.

Winge H. (1915). Jordfunde of nulevende Gumlere (Edentata) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. E. Museo Lundii 3 (2), I-32I.

Winge H. (1941). Edentates (Edentata); pp. 319-341 in S. Jensen, R. Sparck, and H. Volsoe (eds.), The Interrelationships of the Mammalia Genera. Reitzels Forlag, Copenhagen.

Wold S. Esbensen K. y Geladi P. (1987). Principal component analysis. *Chemometrics and intelligent laboratory systems*, 2(1-3), 37-52.

Wunderlich W. y Pilkey W. D. (2002). *Mechanics of structures: variational and computational methods*. CRC press.

Yalden D.W. (1985). Forelimb function in Archaeopteryx. In: Hecht MK, Ostrom JH, Viohl G, Wellnhofer P, editors. The Beginnings of Birds. Eichstätt Freunde des Jura-Museums Eichstätt. 91-97.

Young R. J., Coelho C. M. y Wieloch D. R. (2003). A note on the climbing abilities of giant anteaters, *Myrmecophaga tridactyla* (Xenarthra, Myrmecophagidae). *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão (Nova Série)*, 15, 41-46.

Zárate M. A., Bargo M. S., Vizcaino S. E., Dondas A. y Scaglia O. (1998). Estructuras biogénicas en el Cenozoico tardío de Mar del Plata (Argentina) atribuibles a grandes mamíferos. Revista de la Sociedad Argentina de Sedimentología 5(2):95-103.

# Apéndice

## Tabla 1

**Tabla 1:** Valores de curvatura interna y externa (en grados sexagesimales) para las falanges ungueales de especies de perezosos fósiles, con su colección y número respectivo detallados. Las siglas de las colecciones son: CAV (Colección Arroyo del Vizcaíno), MLP (Museo de La Plata), MNHN (Museo Nacional de Historia Natural), MPAC (Museo Paleontológico Armando Calcaterra) y USNM (United States National Museum, Smithsonian Institution).

| <b>Especies</b>        | <b>Curvatura interna</b> | <b>Curvatura externa</b> | <b>Colección</b> | <b>Nº colección</b> |
|------------------------|--------------------------|--------------------------|------------------|---------------------|
| <i>G. robustum</i>     | 89,25                    | 78,89                    | MNHN             | -                   |
| <i>G. robustum</i>     | 87,51                    | 75,14                    | MNHN             | -                   |
| <i>L. armatus</i>      | 54,01                    | 46,35                    | MPAC             | 614                 |
| <i>L. armatus</i>      | 41,51                    | 46,13                    | MPAC             | 904                 |
| <i>L. armatus</i>      | 53,62                    | 46,76                    | MPAC             | 1234                |
| <i>L. armatus</i>      | 51,05                    | 50,4                     | MPAC             | -                   |
| <i>L. armatus</i>      | 43,03                    | 40,32                    | MPAC             | -                   |
| <i>L. armatus</i>      | 45,13                    | 55,58                    | MNHN             | 1548                |
| <i>L. armatus</i>      | 43,02                    | 62,61                    | MNHN             | 1070                |
| <i>L. armatus</i>      | 49,92                    | 67,85                    | MNHN             | 1856                |
| <i>L. armatus</i>      | 58,7                     | 67,26                    | MNHN             | 24                  |
| <i>L. armatus</i>      | 66,92                    | 71,86                    | MNHN             | 1729                |
| <i>L. armatus</i>      | 70,85                    | 67,44                    | MNHN             | 1722                |
| <i>L. armatus</i>      | 70,13                    | 69,39                    | MNHN             | -                   |
| <i>L. armatus</i>      | 43,89                    | 67,29                    | MNHN             | 633                 |
| <i>L. armatus</i>      | 67,78                    | 68,62                    | MNHN             | 499                 |
| <i>L. armatus</i>      | 63,74                    | 72,77                    | MLP              | -                   |
| <i>L. armatus</i>      | 73,88                    | 67,58                    | MLP              | 9369                |
| <i>L. armatus</i>      | 71,21                    | 76,44                    | MLP              | 9508                |
| <i>L. armatus</i>      | 65,66                    | 66,83                    | MLP              | 9509                |
| <i>L. armatus</i>      | 71,31                    | 63,71                    | CAV              | 552                 |
| <i>L. armatus</i>      | 60,6                     | 71,4                     | CAV              | 791                 |
| <i>L. armatus</i>      | 62,14                    | 56,24                    | CAV              | 820                 |
| <i>M. jeffersonii</i>  | 73,53                    | 88,22                    | USNM             | 215022              |
| <i>M. americanum</i>   | 58,13                    | 88,34                    | MNHN             | 243                 |
| <i>M. americanum</i>   | 79,06                    | 95,91                    | MNHN             | 1807                |
| <i>S. leptcephalum</i> | 0                        | 0                        | MLP              | -                   |

## Tabla 2

**Tabla 2:** Valores de curvatura interna y externa (en grados sexagesimales) para las garras y falanges ungueales de especies de mamíferos actuales, con su colección y número respectivo detallados. Las siglas de las colecciones son: MCN (Museu de Ciências Naturais), MLP (Museo de La Plata), MNHN (Museo Nacional de Historia Natural), PUCRS (Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul), USNM (United States National Museum, Smithsonian Institution) y ZVCM (Colección de vertebrados de la Facultad de Ciencias).

| <b>Especies</b>             | <b>Curvatura interna</b> | <b>Curvatura externa</b> | <b>Colección</b> | <b>Nº Colección</b> |
|-----------------------------|--------------------------|--------------------------|------------------|---------------------|
| <i>B. variegatus</i>        | 139,41                   | 145,59                   | USNM             | 11841               |
| <i>B. variegatus</i>        | 87,94                    | 93,67                    | USNM             | 49589               |
| <i>B. variegatus</i>        | 87,59                    | 97,22                    | USNM             | 49589               |
| <i>B. variegatus</i>        | 89,6                     | 82,88                    | USNM             | 49590               |
| <i>B. variegatus</i>        | 90,51                    | 110                      | USNM             | 49591               |
| <i>B. variegatus</i>        | 110,38                   | 107,84                   | USNM             | 49591               |
| <i>B. variegatus</i>        | 90,51                    | 117,26                   | USNM             | 549523              |
| <i>B. variegatus</i>        | 80,61                    | 110,42                   | USNM             | 549523              |
| <i>C. centralis</i>         | 72,72                    | 85,72                    | USNM             | 574499              |
| <i>C. tatouay</i>           | 52,12                    | 70,8                     | MCN              | -                   |
| <i>C. tatouay</i>           | 64,27                    | 75,73                    | MCN              | -                   |
| <i>C. tatouay</i>           | 68,41                    | 71,64                    | PUCRS            | 716                 |
| <i>C. tatouay</i>           | 73,22                    | 69,96                    | PUCRS            | 716                 |
| <i>C. tatouay</i>           | 49,48                    | 75,47                    | MNHN             | 1404                |
| <i>C. tatouay</i>           | 60,96                    | 77,86                    | MNHN             | 1404                |
| <i>C. tatouay</i>           | 89,5                     | 74,32                    | MNHN             | 2961                |
| <i>C. tatouay</i>           | 76,2                     | 76,62                    | MNHN             | 2961                |
| <i>C. retusus</i>           | 78,98                    | 81,28                    | USNM             | 283134              |
| <i>C. retusus</i>           | 77,53                    | 77,72                    | USNM             | 283134              |
| <i>C. vellerosus</i>        | 39,15                    | 67,64                    | MNHN             | 2676                |
| <i>C. vellerosus</i>        | 76,81                    | 87,92                    | MNHN             | 2676                |
| <i>C. villosus</i>          | 73,93                    | 48,77                    | MNHN             | 896                 |
| <i>C. villosus</i>          | 59,57                    | 46,6                     | MNHN             | 896                 |
| <i>Choloepus didactylus</i> | 96,9                     | 94,02                    | USNM             | 256182              |
| <i>Choloepus didactylus</i> | 100,7                    | 96,61                    | USNM             | 256182              |
| <i>Choloepus didactylus</i> | 91,34                    | 99,6                     | USNM             | 256769              |
| <i>Choloepus didactylus</i> | 74,13                    | 90,06                    | USNM             | 257009              |
| <i>C. hoffmanni</i>         | 91,73                    | 92,36                    | USNM             | 21765               |
| <i>C. hoffmanni</i>         | 86,72                    | 114,46                   | USNM             | 154190              |
| <i>C. hoffmanni</i>         | 88,16                    | 92,71                    | USNM             | 154190              |
| <i>C. hoffmanni</i>         | 87,25                    | 97,83                    | USNM             | 260868              |
| <i>C. hoffmanni</i>         | 85,43                    | 91,09                    | USNM             | 260868              |
| <i>C. hoffmanni</i>         | 129,7                    | 136,9                    | USNM             | 15951               |

|                     |        |        |      |        |
|---------------------|--------|--------|------|--------|
| <i>C. hoffmanni</i> | 96,17  | 105,51 | USNM | 15954  |
| <i>C. hoffmanni</i> | 66,17  | 82,68  | USNM | 15960  |
| <i>C. hoffmanni</i> | 77,68  | 86,22  | USNM | 15960  |
| <i>C. hoffmanni</i> | 98,71  | 131,19 | USNM | 102084 |
| <i>C. hoffmanni</i> | 104,01 | 132,9  | USNM | 102084 |
| <i>C. hoffmanni</i> | 102,29 | 97,74  | USNM | 256180 |
| <i>C. hoffmanni</i> | 93,09  | 95,87  | USNM | 256180 |
| <i>C. hoffmanni</i> | 97,14  | 103,68 | USNM | 256181 |
| <i>C. hoffmanni</i> | 94,42  | 102,4  | USNM | 256181 |
| <i>C. hoffmanni</i> | 93,46  | 111,94 | USNM | 271137 |
| <i>C. chinga</i>    | 103,67 | 86,93  | MNHN | 294    |
| <i>C. chinga</i>    | 96,57  | 95,26  | MNHN | 294    |
| <i>C. chinga</i>    | 110,49 | 73,51  | MNHN | 880    |
| <i>C. chinga</i>    | 109,9  | 85,66  | MNHN | 880    |
| <i>C. chinga</i>    | 84,06  | 90,33  | MNHN | 1850   |
| <i>C. chinga</i>    | 87,58  | 89,45  | MNHN | 2957   |
| <i>C. chinga</i>    | 90,56  | 80,61  | MNHN | 3073   |
| <i>C. chinga</i>    | 93,65  | 73,68  | MNHN | 3073   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 68,61  | 66,1   | MNHN | 4208   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 69,28  | 66,51  | MNHN | 4208   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 77,62  | 59,13  | MNHN | 4209   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 70,12  | 69,78  | MNHN | 4209   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 93,05  | 66,23  | MNHN | 4211   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 104,47 | 70,53  | MNHN | 4211   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 75,79  | 66,36  | MNHN | 4217   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 94,64  | 76,17  | MNHN | 4217   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 111,76 | 83,6   | MNHN | 4218   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 105,5  | 71,59  | MNHN | 4218   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 82,63  | 59,03  | MNHN | 4220   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 69,7   | 57,84  | MNHN | 4226   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 91,83  | 79,05  | MNHN | 4226   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 75,92  | 71,47  | MNHN | 4227   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 78,54  | 71,01  | MNHN | 4227   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 67,42  | 74,15  | MNHN | 4235   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 92,27  | 76,48  | MNHN | 4235   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 87,64  | 61,99  | MNHN | 4236   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 80,89  | 76,51  | MNHN | 4242   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 75,15  | 73,59  | MNHN | 4242   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 92,45  | 65,01  | MNHN | 4243   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 81,77  | 65,03  | MNHN | 4244   |
| <i>C. pearsoni</i>  | 98,3   | 64,42  | MNHN | 4244   |

|                            |        |        |       |        |
|----------------------------|--------|--------|-------|--------|
| <i>C. pearsoni</i>         | 82,89  | 70,02  | MNHN  | 4251   |
| <i>C. pearsoni</i>         | 72,6   | 65,25  | MNHN  | 4251   |
| <i>C. pearsoni</i>         | 96,63  | 82,43  | MNHN  | 4252   |
| <i>C. pearsoni</i>         | 97,94  | 60,2   | MNHN  | 4254   |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 131,69 | 150,57 | USNM  | 270968 |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 124,9  | 150,55 | USNM  | 270968 |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 113,58 | 139,19 | USNM  | 314573 |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 125,23 | 129,77 | USNM  | 314573 |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 141,88 | 138,27 | USNM  | 314576 |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 142,25 | 133,16 | USNM  | 12097  |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 129,92 | 112,31 | USNM  | 14108  |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 124,19 | 154,09 | USNM  | 19472  |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 123,66 | 138,03 | USNM  | 248343 |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 118,68 | 119,57 | USNM  | 283876 |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 136,52 | 125,34 | USNM  | 292250 |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 115,66 | 136,31 | USNM  | 294075 |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 125,79 | 129,36 | USNM  | 310355 |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 113,19 | 132,05 | USNM  | 337712 |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 124,07 | 127,96 | USNM  | 575607 |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 141,83 | 147,69 | USNM  | 583067 |
| <i>D. hybridus</i>         | 68,16  | 65,09  | MNHN  | 688    |
| <i>D. hybridus</i>         | 68,99  | 67,1   | MNHN  | 1386   |
| <i>D. hybridus</i>         | 77,52  | 71,08  | MNHN  | 1386   |
| <i>D. hybridus</i>         | 73,36  | 65,66  | MNHN  | 1388   |
| <i>D. hybridus</i>         | 73,62  | 75,24  | MNHN  | 1388   |
| <i>D. novemcinctus</i>     | 67,53  | 70,97  | MNHN  | 83     |
| <i>D. novemcinctus</i>     | 53,9   | 73,48  | MNHN  | 83     |
| <i>D. novemcinctus</i>     | 76,07  | 54,28  | MNHN  | 828    |
| <i>D. novemcinctus</i>     | 67,79  | 62,7   | MNHN  | 828    |
| <i>D. novemcinctus</i>     | 58,78  | 48,79  | MNHN  | 959    |
| <i>D. novemcinctus</i>     | 56,19  | 62,83  | MNHN  | 959    |
| <i>D. novemcinctus</i>     | 52,62  | 51,26  | MNHN  | 1313   |
| <i>D. novemcinctus</i>     | 46,31  | 50,44  | USNM  | 53321  |
| <i>D. novemcinctus</i>     | 61,43  | 67,2   | USNM  | 564040 |
| <i>E. sexcinctus</i>       | 70,51  | 84,88  | MNHN  | 781    |
| <i>E. sexcinctus</i>       | 71,78  | 86,71  | MNHN  | 781    |
| <i>E. sexcinctus</i>       | 46,5   | 67,21  | MNHN  | 4697   |
| <i>E. sexcinctus</i>       | 60,88  | 52,62  | PUCRS | 707    |
| <i>E. sexcinctus</i>       | 75,42  | 73,68  | ZVCM  | 989    |
| <i>E. sexcinctus</i>       | 56,24  | 63,95  | ZVCM  | 2009   |
| <i>E. sexcinctus</i>       | 66,23  | 60,77  | ZVCM  | -      |

|                        |        |        |       |        |
|------------------------|--------|--------|-------|--------|
| <i>L. maximus</i>      | 0      | 72,12  | MNHN  | 3266   |
| <i>L. maximus</i>      | 0      | 68,18  | MNHN  | 3266   |
| <i>L. maximus</i>      | 0      | 76,63  | MNHN  | 4015   |
| <i>L. maximus</i>      | 0      | 78     | MNHN  | 4015   |
| <i>L. geoffroyi</i>    | 87,99  | 91,54  | ZVCM  | 2013   |
| <i>L. geoffroyi</i>    | 88,28  | 87,87  | ZVCM  | 2013   |
| <i>L. geoffroyi</i>    | 78,13  | 101,86 | ZVCM  | 3835   |
| <i>L. geoffroyi</i>    | 62,11  | 88,6   | ZVCM  | 3835   |
| <i>M. tridactyla</i>   | 74,85  | 79,75  | MCN   | -      |
| <i>M. tridactyla</i>   | 77,04  | 82,71  | MCN   | -      |
| <i>M. tridactyla</i>   | 53,47  | 47,71  | MCN   | 2654   |
| <i>M. tridactyla</i>   | 46,66  | 51,18  | MCN   | 2654   |
| <i>M. tridactyla</i>   | 65,42  | 83,83  | PUCRS | -      |
| <i>M. tridactyla</i>   | 79,1   | 95,46  | PUCRS | -      |
| <i>M. tridactyla</i>   | 63,92  | 87,2   | USNM  | 49980  |
| <i>M. tridactyla</i>   | 118,42 | 138,87 | USNM  | 151552 |
| <i>M. tridactyla</i>   | 112,19 | 115,29 | USNM  | 258580 |
| <i>M. tridactyla</i>   | 86,83  | 137,4  | USNM  | 269398 |
| <i>M. tridactyla</i>   | 86,53  | 82,38  | USNM  | 361028 |
| <i>M. tridactyla</i>   | 74,79  | 65,28  | USNM  | 406490 |
| <i>P. maximus</i>      | 78,76  | 93,65  | USNM  | 261024 |
| <i>P. maximus</i>      | 68,08  | 80,08  | USNM  | 270373 |
| <i>P. maximus</i>      | 71,37  | 88,46  | USNM  | 299630 |
| <i>P. maximus</i>      | 84,92  | 100,35 | PUCRS | 631    |
| <i>P. maximus</i>      | 93,82  | 88,25  | MLP   | -      |
| <i>T. tetradactyla</i> | 125,72 | 112,95 | MCN   | 532    |
| <i>T. tetradactyla</i> | 129,35 | 116,02 | MCN   | 532    |
| <i>T. tetradactyla</i> | 137,73 | 103,57 | MCN   | 3050   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 133,95 | 105,07 | MCN   | 3050   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 130,3  | 106,14 | MCN   | 3277   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 137,16 | 111,62 | MCN   | 3277   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 87,07  | 71,78  | MCN   | 3277   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 88,64  | 78,39  | MCN   | 3277   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 86,54  | 79,89  | MCN   | 3492   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 84,97  | 79,27  | MCN   | 3492   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 125,88 | 112,61 | PUCRS | 844    |
| <i>T. tetradactyla</i> | 129,34 | 115,73 | PUCRS | 844    |
| <i>T. tetradactyla</i> | 121,74 | 125,48 | PUCRS | 1798   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 126,77 | 125,42 | PUCRS | 1798   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 94,94  | 87,2   | MLP   | -      |
| <i>T. tetradactyla</i> | 121,75 | 106,19 | MNHN  | 2575   |

|                        |        |        |      |      |
|------------------------|--------|--------|------|------|
| <i>T. tetradactyla</i> | 127,39 | 106,76 | MNHN | 2575 |
| <i>T. tetradactyla</i> | 112,97 | 119,45 | MNHN | 2959 |
| <i>T. tetradactyla</i> | 117,79 | 126,26 | MNHN | 2959 |
| <i>T. tetradactyla</i> | 119,58 | 102,25 | MNHN | 7208 |
| <i>T. tetradactyla</i> | 114,45 | 110,02 | MNHN | 7208 |
| <i>T. matacus</i>      | 60,82  | 100,21 | ZVCM | 327  |
| <i>T. matacus</i>      | 60,74  | 102,87 | ZVCM | 327  |

---

## Tabla 10

**Tabla 10:** Valores de los brazos de palanca ( $l_1$  y  $l_2$ ) y de ventaja mecánica de las especies fósiles. También están presentes las colecciones de donde provienen los materiales y los respectivos números de colección, si poseían uno. Las siglas de las colecciones son: CAV (Colección Arroyo del Vizcaíno), MLP (Museo de La Plata), MNHN (Museo Nacional de Historia Natural), MPAC (Museo Paleontológico Armando Calcaterra) y USNM (United States National Museum, Smithsonian Institution).

| <b>Especies</b>        | <b>l1<br/>(cm)</b> | <b>l2<br/>(cm)</b> | <b>Ventaja<br/>mecánica</b> | <b>Colección</b> | <b>Nº de<br/>colección</b> |
|------------------------|--------------------|--------------------|-----------------------------|------------------|----------------------------|
| <i>G. robustum</i>     | 1,72               | 13,37              | 0,13                        | MNHN             | -                          |
| <i>G. robustum</i>     | 1,88               | 12,77              | 0,15                        | MNHN             | -                          |
| <i>L. armatus</i>      | 2,51               | 17,76              | 0,14                        | MPAC             | 614                        |
| <i>L. armatus</i>      | 2,15               | 18,58              | 0,12                        | MPAC             | 904                        |
| <i>L. armatus</i>      | 2,36               | 15,55              | 0,15                        | MPAC             | 1234                       |
| <i>L. armatus</i>      | 2,07               | 16,82              | 0,12                        | MPAC             | -                          |
| <i>L. armatus</i>      | 2,95               | 17,05              | 0,17                        | MPAC             | -                          |
| <i>L. armatus</i>      | 2,60               | 19,03              | 0,14                        | MNHN             | 1548                       |
| <i>L. armatus</i>      | 2,79               | 15,98              | 0,17                        | MNHN             | 1070                       |
| <i>L. armatus</i>      | 2,30               | 15,96              | 0,14                        | MNHN             | 1856                       |
| <i>L. armatus</i>      | 2,47               | 17,09              | 0,14                        | MNHN             | 24                         |
| <i>L. armatus</i>      | 2,48               | 17,41              | 0,14                        | MNHN             | 1729                       |
| <i>L. armatus</i>      | 2,57               | 18,81              | 0,14                        | MNHN             | 1122                       |
| <i>L. armatus</i>      | 2,48               | 16,86              | 0,15                        | MNHN             | -                          |
| <i>L. armatus</i>      | 2,68               | 16,96              | 0,16                        | MNHN             | 633                        |
| <i>L. armatus</i>      | 1,88               | 18,19              | 0,10                        | MNHN             | 499                        |
| <i>L. armatus</i>      | 1,43               | 15,41              | 0,09                        | MLP              | -                          |
| <i>L. armatus</i>      | 1,59               | 13,23              | 0,12                        | MLP              | 9369                       |
| <i>L. armatus</i>      | 1,50               | 15,85              | 0,09                        | MLP              | 9508                       |
| <i>L. armatus</i>      | 2,36               | 17,80              | 0,13                        | MLP              | 9509                       |
| <i>L. armatus</i>      | 2,05               | 19,81              | 0,10                        | CAV              | 552                        |
| <i>L. armatus</i>      | 1,93               | 16,28              | 0,12                        | CAV              | 791                        |
| <i>L. armatus</i>      | 2,68               | 18,88              | 0,14                        | CAV              | 820                        |
| <i>M. jeffersonii</i>  | 1,51               | 15,14              | 0,10                        | USNM             | 215022                     |
| <i>M. americanum</i>   | 3,41               | 24,00              | 0,14                        | MNHN             | 243                        |
| <i>M. americanum</i>   | 3,95               | 27,71              | 0,14                        | MNHN             | 1807                       |
| <i>S. leptcephalum</i> | 1,40               | 14,00              | 0,10                        | MLP              | -                          |

## Tabla 11

**Tabla 11:** Valores de los brazos de palanca ( $l_1$  y  $l_2$ ) y de ventaja mecánica de las especies actuales. También están presentes las colecciones de donde provienen los materiales y los respectivos números de colección, si poseían uno. Las siglas de las colecciones son: MCN (Museu de Ciências Naturais), MLP (Museo de La Plata), MNHN (Museo Nacional de Historia Natural), PUCRS (Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul), USNM (United States National Museum, Smithsonian Institution) y ZVCM (Colección de vertebrados de la Facultad de Ciencias).

| <b>Especies</b>            | <b>l1<br/>(cm)</b> | <b>l2<br/>(cm)</b> | <b>Ventaja<br/>Mecánica</b> | <b>Colección</b> | <b>Nº de<br/>colección</b> |
|----------------------------|--------------------|--------------------|-----------------------------|------------------|----------------------------|
| <i>B. variegatus</i>       | 0,35               | 6,17               | 0,06                        | USNM             | 49589                      |
| <i>B. variegatus</i>       | 0,31               | 6,02               | 0,05                        | USNM             | 49589                      |
| <i>B. variegatus</i>       | 0,41               | 4,79               | 0,09                        | USNM             | 49590                      |
| <i>B. variegatus</i>       | 0,34               | 5,57               | 0,06                        | USNM             | 49591                      |
| <i>B. variegatus</i>       | 0,3                | 4,33               | 0,07                        | USNM             | 549523                     |
| <i>B. variegatus</i>       | 0,31               | 4,83               | 0,06                        | USNM             | 549523                     |
| <i>C. centralis</i>        | 0,3                | 2,61               | 0,11                        | USNM             | 574499                     |
| <i>Cholepus didactylus</i> | 0,28               | 4,38               | 0,06                        | USNM             | 256182                     |
| <i>Cholepus didactylus</i> | 0,28               | 4,7                | 0,06                        | USNM             | 256182                     |
| <i>Cholepus didactylus</i> | 0,44               | 3,23               | 0,14                        | USNM             | 256769                     |
| <i>Cholepus didactylus</i> | 0,48               | 4,3                | 0,11                        | USNM             | 257009                     |
| <i>C. hoffmanni</i>        | 0,34               | 2,91               | 0,12                        | USNM             | 21765                      |
| <i>C. hoffmanni</i>        | 0,35               | 2,67               | 0,13                        | USNM             | 260868                     |
| <i>C. hoffmanni</i>        | 0,46               | 3,3                | 0,14                        | USNM             | 260868                     |
| <i>C. hoffmanni</i>        | 0,39               | 3,79               | 0,10                        | USNM             | 15954                      |
| <i>C. hoffmanni</i>        | 0,27               | 2,68               | 0,10                        | USNM             | 15960                      |
| <i>C. hoffmanni</i>        | 0,21               | 2,6                | 0,08                        | USNM             | 15960                      |
| <i>C. hoffmanni</i>        | 0,31               | 3,02               | 0,10                        | USNM             | 256180                     |
| <i>C. hoffmanni</i>        | 0,28               | 2,59               | 0,11                        | USNM             | 256180                     |
| <i>C. hoffmanni</i>        | 0,29               | 2,99               | 0,10                        | USNM             | 256181                     |
| <i>C. hoffmanni</i>        | 0,36               | 3,92               | 0,09                        | USNM             | 256181                     |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 0,13               | 1,2                | 0,11                        | USNM             | 14108                      |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 0,16               | 1,26               | 0,13                        | USNM             | 283876                     |
| <i>Cyclopes didactylus</i> | 0,1                | 1,18               | 0,08                        | USNM             | 583067                     |
| <i>D. hybridus</i>         | 0,14               | 1,26               | 0,11                        | MNHN             | 688                        |
| <i>D. hybridus</i>         | 0,13               | 1,29               | 0,10                        | MNHN             | 1386                       |
| <i>D. hybridus</i>         | 0,14               | 1,30               | 0,11                        | MNHN             | 1386                       |
| <i>D. hybridus</i>         | 0,12               | 1,12               | 0,11                        | MNHN             | 1388                       |
| <i>D. hybridus</i>         | 0,12               | 1,21               | 0,10                        | MNHN             | 1388                       |
| <i>D. hybridus</i>         | 0,14               | 1,25               | 0,11                        | ZVCM             | 5530                       |
| <i>D. hybridus</i>         | 0,16               | 1,15               | 0,14                        | ZVCM             | 5530                       |
| <i>D. hybridus</i>         | 0,15               | 1,23               | 0,13                        | ZVCM             | 5530                       |
| <i>M. tridactyla</i>       | 0,72               | 5,42               | 0,13                        | MCN              | 2654                       |

|                        |      |      |      |       |        |
|------------------------|------|------|------|-------|--------|
| <i>M. tridactyla</i>   | 0,63 | 5,67 | 0,11 | MCN   | 2654   |
| <i>M. tridactyla</i>   | 0,61 | 5,04 | 0,12 | MCN   | -      |
| <i>M. tridactyla</i>   | 0,72 | 5,71 | 0,13 | MCN   | -      |
| <i>M. tridactyla</i>   | 0,37 | 3,09 | 0,12 | PUCRS | -      |
| <i>M. tridactyla</i>   | 0,40 | 3,56 | 0,11 | PUCRS | -      |
| <i>M. tridactyla</i>   | 0,49 | 4,04 | 0,12 | USNM  | 49980  |
| <i>M. tridactyla</i>   | 0,61 | 5,51 | 0,11 | USNM  | 258580 |
| <i>P. maximus</i>      | 1,18 | 9,85 | 0,12 | USNM  | 261024 |
| <i>P. maximus</i>      | 0,96 | 9,21 | 0,10 | USNM  | 270373 |
| <i>P. maximus</i>      | 0,85 | 8,84 | 0,10 | USNM  | 270373 |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,39 | 2,46 | 0,16 | MCN   | 532    |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,30 | 2,35 | 0,13 | MCN   | 532    |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,32 | 2,08 | 0,15 | MCN   | 3050   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,27 | 2,08 | 0,13 | MCN   | 3050   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,35 | 3,56 | 0,10 | MCN   | 3277   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,33 | 3,55 | 0,09 | MCN   | 3277   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,40 | 3,38 | 0,12 | MCN   | 3492   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,40 | 3,43 | 0,12 | MCN   | 3492   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,35 | 2,75 | 0,13 | PUCRS | 844    |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,35 | 2,79 | 0,13 | PUCRS | 844    |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,32 | 2,60 | 0,12 | PUCRS | 1798   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,36 | 2,91 | 0,12 | PUCRS | 1798   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,44 | 3,52 | 0,12 | MNHN  | 2575   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,46 | 3,52 | 0,13 | MNHN  | 2575   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,44 | 3,88 | 0,11 | MNHN  | 2959   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,48 | 3,93 | 0,12 | MNHN  | 2959   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,37 | 3,10 | 0,12 | MNHN  | 7208   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,34 | 2,83 | 0,12 | MNHN  | 7208   |
| <i>T. tetradactyla</i> | 0,37 | 3,67 | 0,10 | MLP   | -      |

---

## Tabla 14

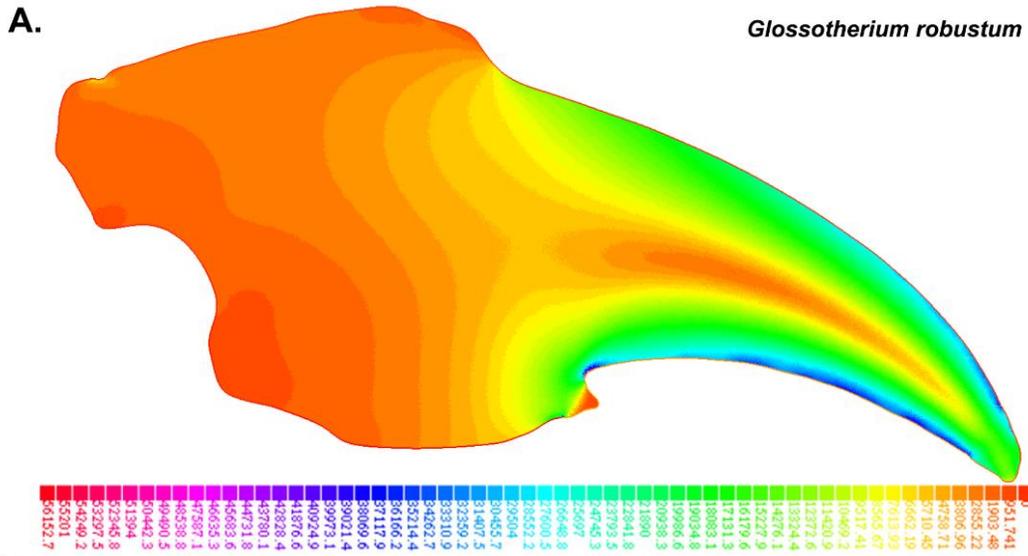
**Tabla 14:** Medidas de las vigas rectas, valores de tensiones de Von Mises en 3 puntos diferentes del borde inferior de las vigas y el valor de sigma x para cada una de ellas

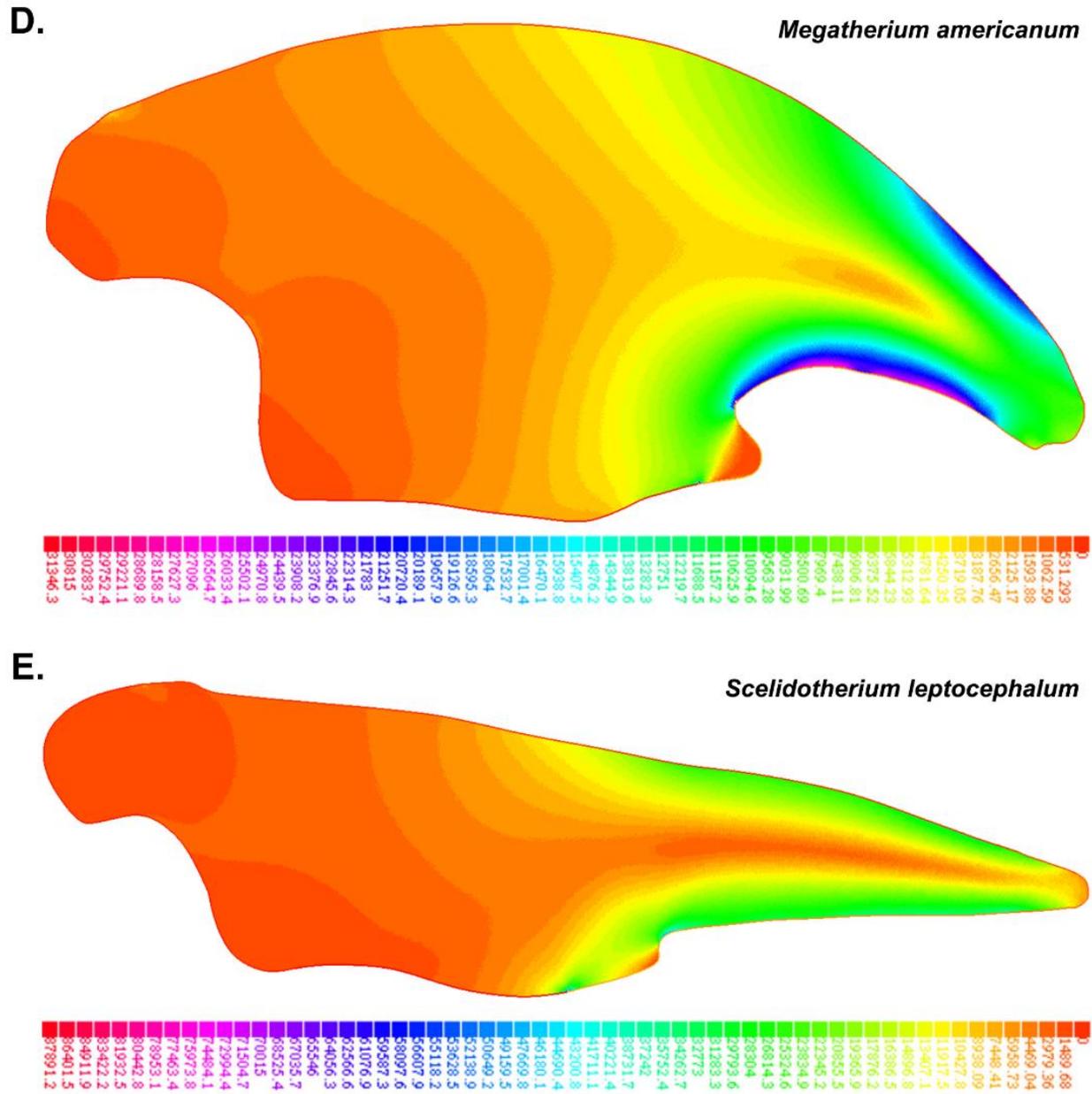
| Viga | Largo (m) | Altura (m) | Espesor (m) | Borde inferior         |                     |                      |
|------|-----------|------------|-------------|------------------------|---------------------|----------------------|
|      |           |            |             | VonMises proximal (Pa) | VonMises medio (Pa) | VonMises distal (Pa) |
| 1    | 0,3       | 0,01       | 0,01        | 1160000,00             | 550287,00           | 30571,50             |
| 2    | 0,27      | 0,01       | 0,01        | 967926,00              | 497043,00           | 26160,20             |
| 3    | 0,24      | 0,01       | 0,01        | 833691,00              | 438785,00           | 21939,20             |
| 4    | 0,21      | 0,01       | 0,01        | 685587,00              | 360835,00           | 18041,80             |
| 5    | 0,18      | 0,01       | 0,01        | 528820,00              | 300141,00           | 14292,40             |
| 6    | 0,15      | 0,01       | 0,01        | 404041,00              | 218401,00           | 10920,00             |
| 7    | 0,12      | 0,01       | 0,01        | 306048,00              | 156948,00           | 7847,38              |
| 8    | 0,09      | 0,01       | 0,01        | 200705,00              | 102926,00           | 5146,28              |
| 9    | 0,06      | 0,01       | 0,01        | 119139,00              | 73752,50            | 5673,27              |
| 10   | 0,03      | 0,01       | 0,01        | 41062,70               | 23163,60            | 3158,67              |
| 11   | 0,3       | 0,01       | 0,05        | 1130000,00             | 580859,00           | 30571,50             |
| 12   | 0,27      | 0,01       | 0,05        | 941766,00              | 549363,00           | 26160,20             |
| 13   | 0,24      | 0,01       | 0,05        | 811752,00              | 460724,00           | 27939,20             |
| 14   | 0,21      | 0,01       | 0,05        | 685587,00              | 378877,00           | 18041,80             |
| 15   | 0,18      | 0,01       | 0,05        | 557405,00              | 314434,00           | 14292,40             |
| 16   | 0,15      | 0,01       | 0,05        | 436801,00              | 229321,00           | 10920,00             |
| 17   | 0,12      | 0,01       | 0,05        | 306048,00              | 164795,00           | 7847,38              |
| 18   | 0,09      | 0,01       | 0,03        | 200705,00              | 108072,00           | 5146,28              |
| 19   | 0,06      | 0,01       | 0,03        | 119139,00              | 65242,60            | 5673,27              |
| 20   | 0,3       | 0,05       | 0,01        | 113360,00              | 59513,90            | 5667,99              |
| 21   | 0,27      | 0,05       | 0,01        | 99655,00               | 48612,20            | 4861,22              |
| 22   | 0,24      | 0,05       | 0,01        | 83932,00               | 47083,80            | 4094,24              |
| 23   | 0,21      | 0,05       | 0,01        | 69604,20               | 39046,20            | 3395,32              |
| 24   | 0,18      | 0,05       | 0,01        | 54206,50               | 29813,60            | 2710,33              |
| 25   | 0,15      | 0,05       | 0,01        | 42115,80               | 24216,60            | 3158,68              |
| 26   | 0,12      | 0,05       | 0,01        | 29869,10               | 20678,60            | 3063,50              |
| 27   | 0,09      | 0,05       | 0,01        | 42116,40               | 23164,00            | 3158,73              |
| 28   | 0,06      | 0,05       | 0,01        | 24292,20               | 13034,80            | 2962,46              |
| 29   | 0,3       | 0,05       | 0,05        | 116194,00              | 53845,90            | 5667,99              |
| 30   | 0,27      | 0,05       | 0,05        | 97224,40               | 51042,80            | 4861,22              |
| 31   | 0,24      | 0,05       | 0,05        | 88026,30               | 42989,60            | 4094,24              |
| 32   | 0,21      | 0,05       | 0,05        | 69604,20               | 35650,90            | 3395,32              |
| 33   | 0,18      | 0,05       | 0,05        | 56916,80               | 28548,40            | 4065,49              |

|    |      |      |      |            |           |          |
|----|------|------|------|------------|-----------|----------|
| 34 | 0,15 | 0,05 | 0,05 | 42115,80   | 23163,70  | 3158,68  |
| 35 | 0,12 | 0,05 | 0,05 | 29869,10   | 17615,10  | 3063,50  |
| 36 | 0,3  | 0,18 | 0,01 | 18380,90   | 10109,50  | 2297,61  |
| 37 | 0,3  | 0,15 | 0,01 | 24275,70   | 11841,80  | 2960,45  |
| 38 | 0,3  | 0,12 | 0,01 | 33077,80   | 18555,80  | 3227,10  |
| 39 | 0,3  | 0,09 | 0,01 | 49655,80   | 29066,80  | 3633,35  |
| 40 | 0,3  | 0,06 | 0,01 | 86775,30   | 52065,20  | 4338,77  |
| 41 | 0,3  | 0,01 | 0,18 | 1160000,00 | 611431,00 | 30571,50 |
| 42 | 0,3  | 0,01 | 0,15 | 1100000,00 | 611431,00 | 30571,50 |
| 43 | 0,3  | 0,01 | 0,12 | 1160000,00 | 611431,00 | 30571,50 |
| 44 | 0,3  | 0,01 | 0,09 | 1160000,00 | 642002,00 | 30571,50 |
| 45 | 0,3  | 0,01 | 0,06 | 1160000,00 | 642002,00 | 30571,50 |
| 46 | 0,3  | 0,09 | 0,05 | 46022,40   | 23011,20  | 3633,35  |
| 47 | 0,3  | 0,07 | 0,03 | 67748,20   | 38216,90  | 5211,40  |
| 48 | 0,3  | 0,05 | 0,02 | 110526,00  | 56679,90  | 5667,99  |
| 49 | 0,3  | 0,03 | 0,01 | 234877,00  | 120450,00 | 6022,50  |

---

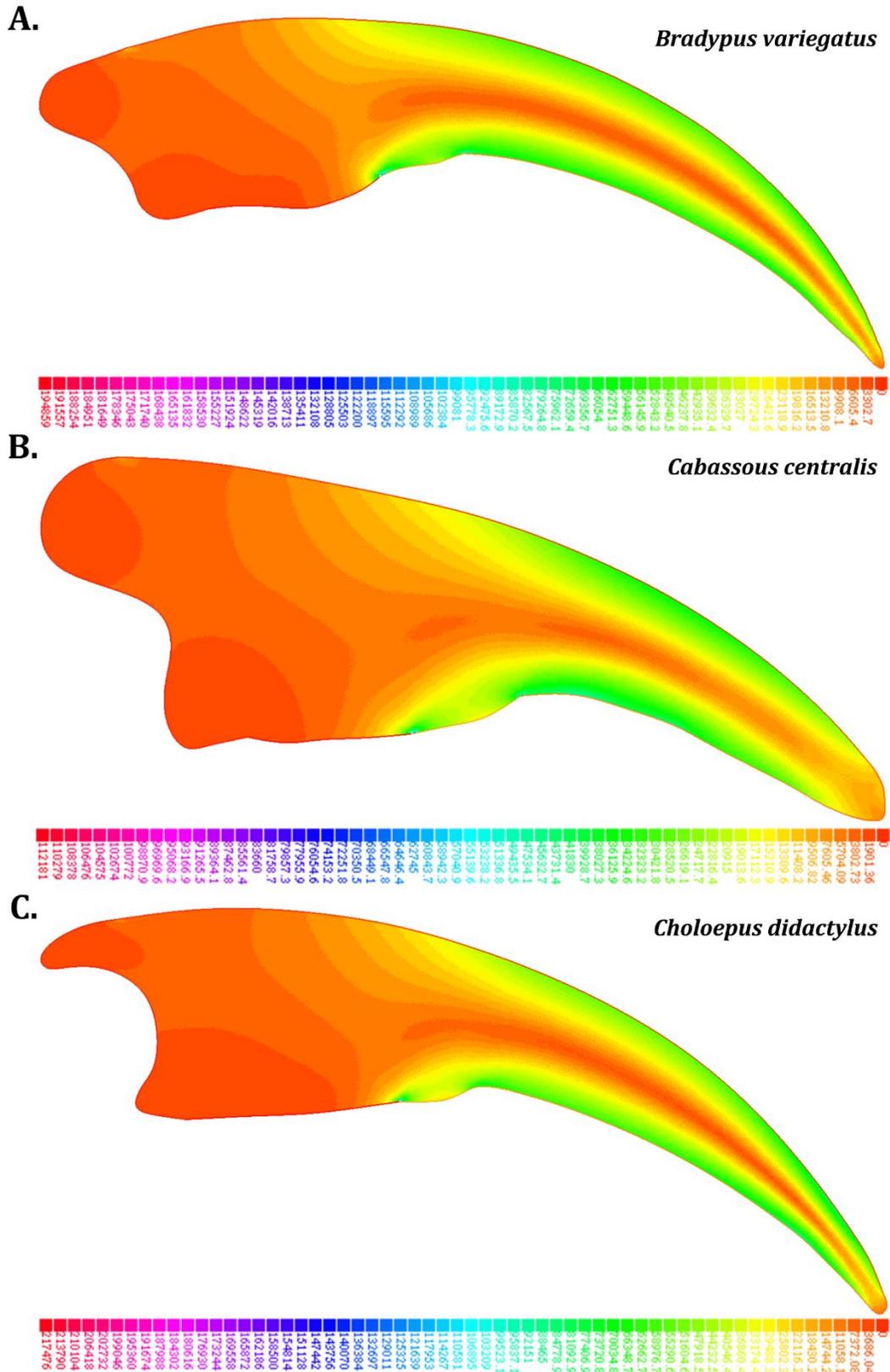
**Figura 25**





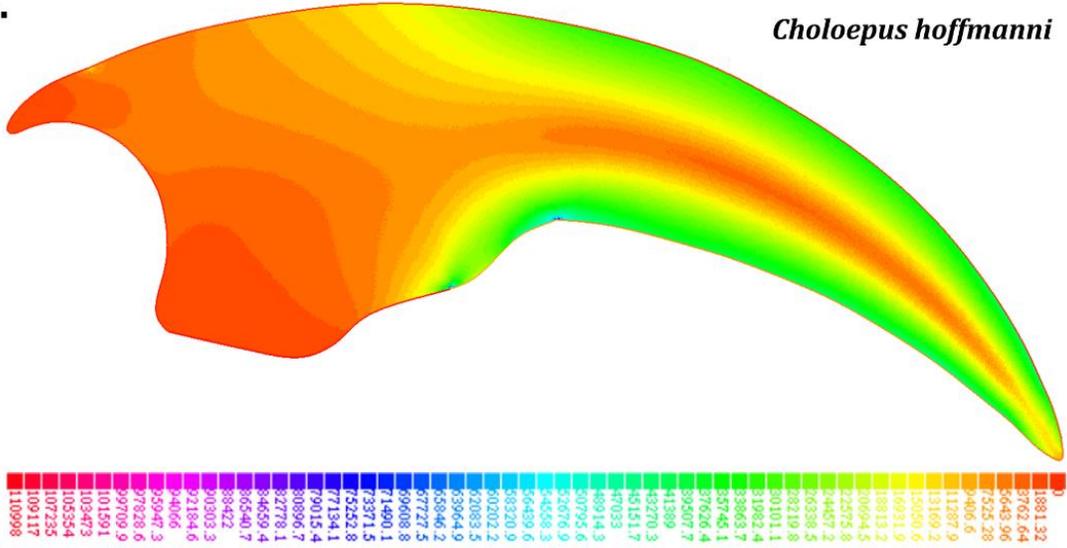
**Fig. 25:** Diagramas de Von Mises emulando la excavación de las falanges ungueales de las especies fósiles: **A.** *G. robustum*, **B.** *L. armatus*, **C.** *M. jeffersonii*, **D.** *M. americanum* y **E.** *S. leptocepalum*. Están representados los valores de tensiones de Von Mises en Pascales (Pa) para cada esquema con una escala de colores.

Figura 26



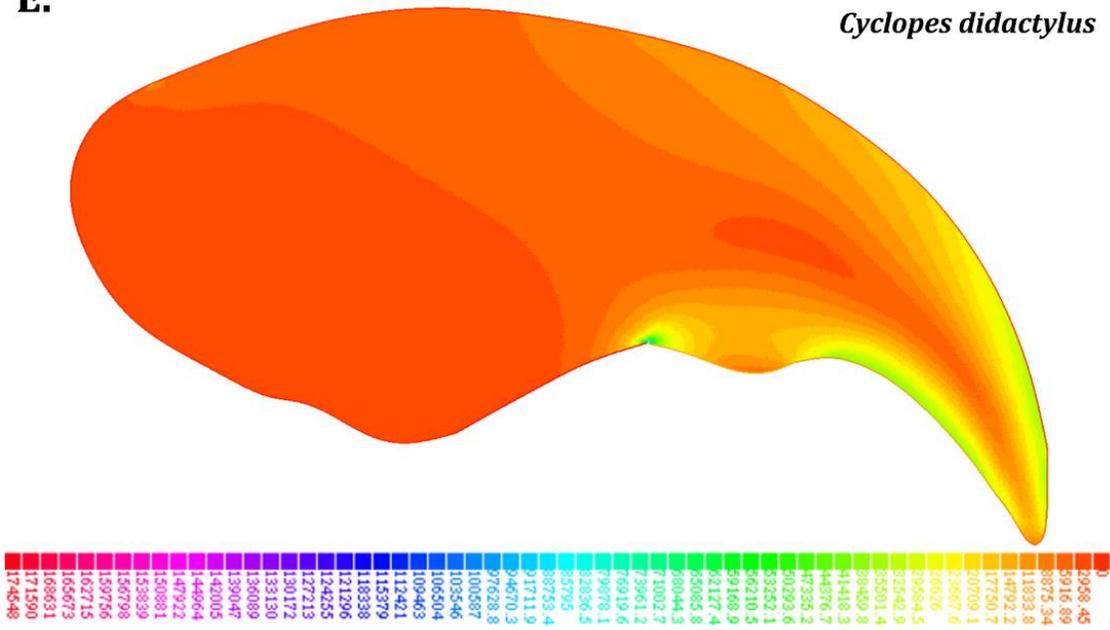
D.

*Choloepus hoffmanni*



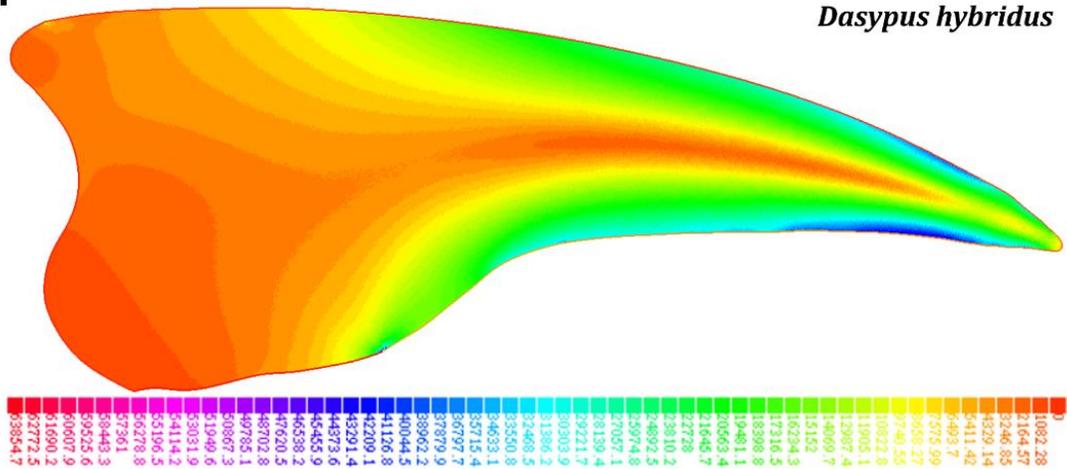
E.

*Cyclopes didactylus*



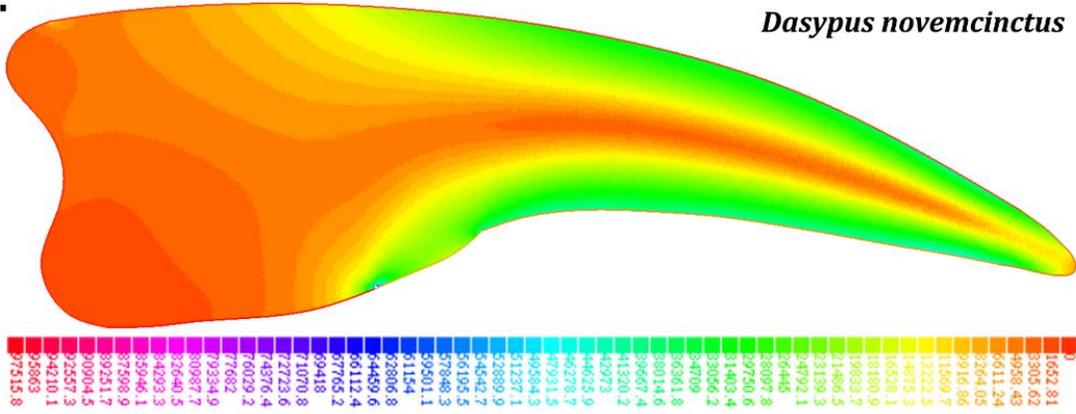
F.

*Dasypus hybridus*



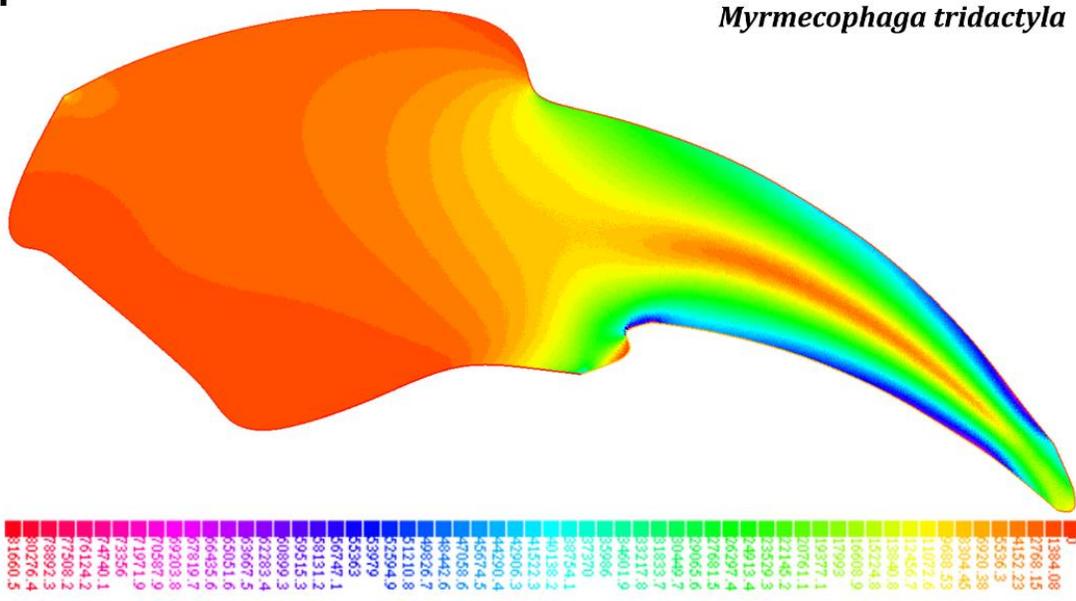
G.

*Dasypus novemcinctus*



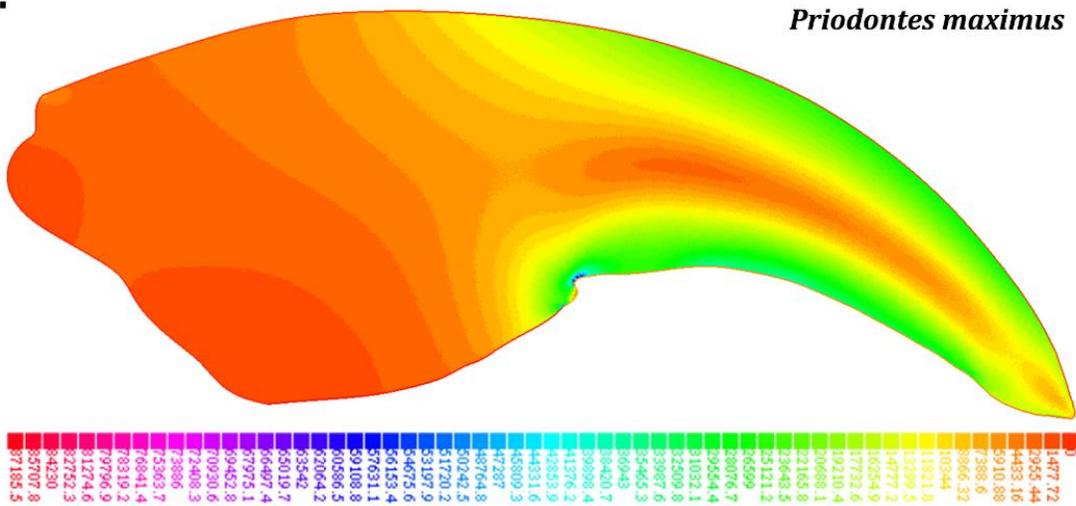
H.

*Myrmecophaga tridactyla*



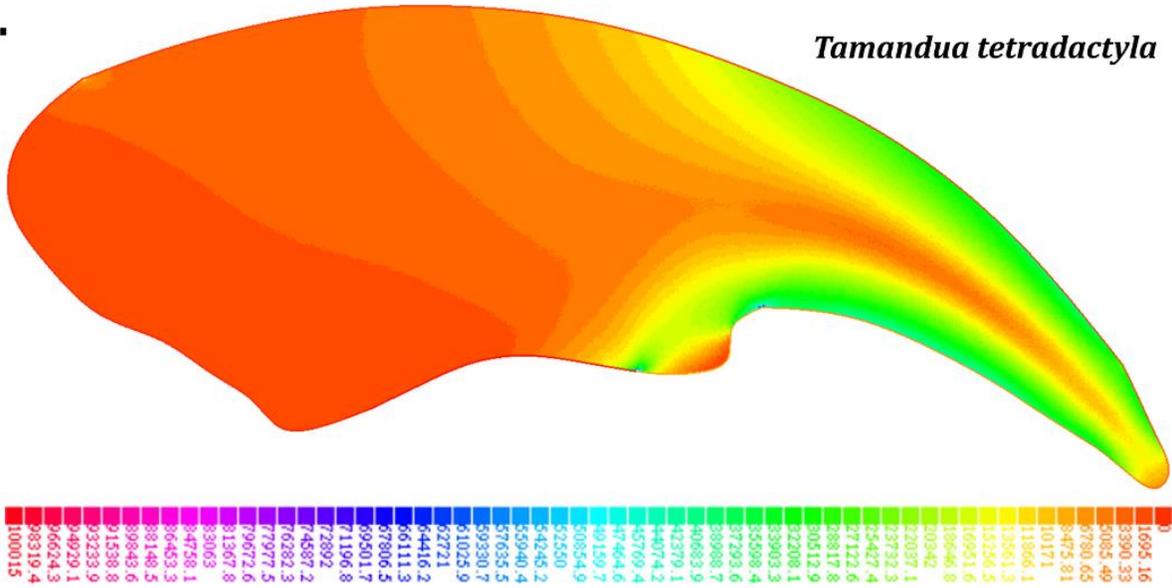
I.

*Prionotus maximus*



J.

*Tamandua tetradactyla*

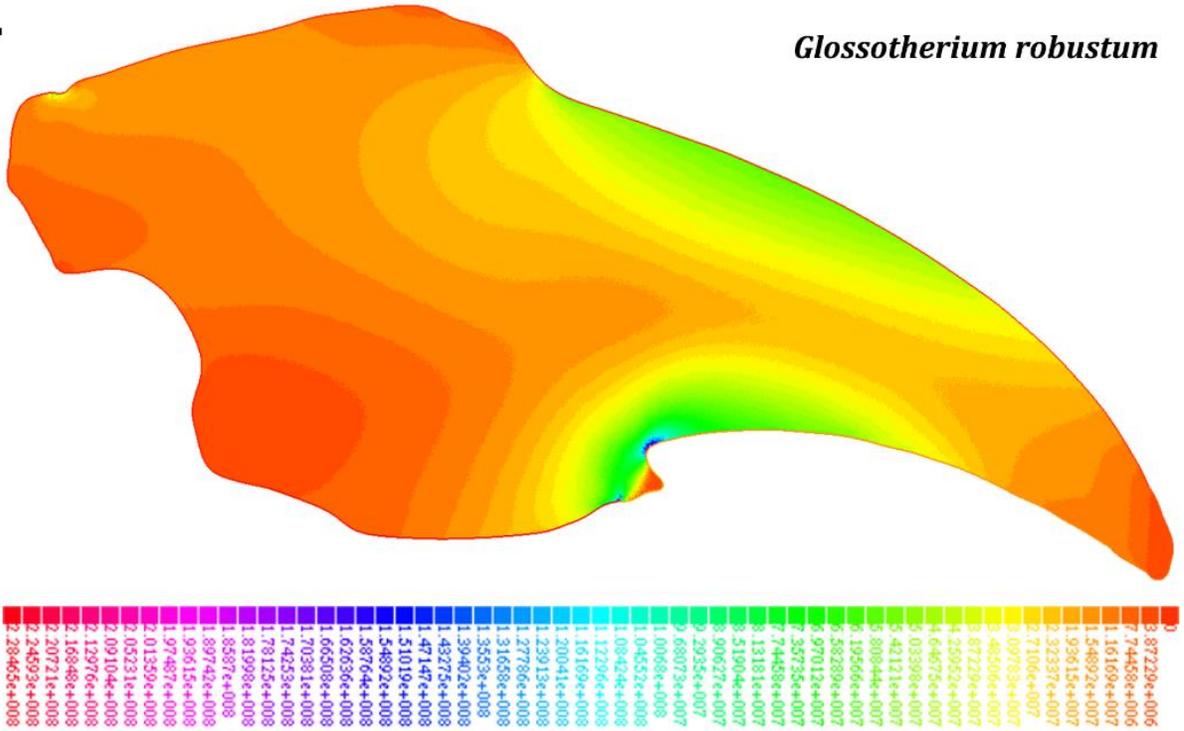


**Fig. 26:** Diagramas de Von Mises emulando la excavación de las falanges ungueales de las especies actuales: **A.** *B. variegatus*, **B.** *C. centralis*, **C.** *Choloepus didactylus*, **D.** *C. hoffmanni*, **E.** *Cyclopes didactylus*, **F.** *D. hybridus*, **G.** *D. novemcinctus*, **H.** *M. tridactyla*, **I.** *P. maximus* y **J.** *T. tetradactyla*. Están representados los valores de tensiones de Von Mises en Pascales (Pa) para cada esquema con una escala de colores.

**Figura 27**

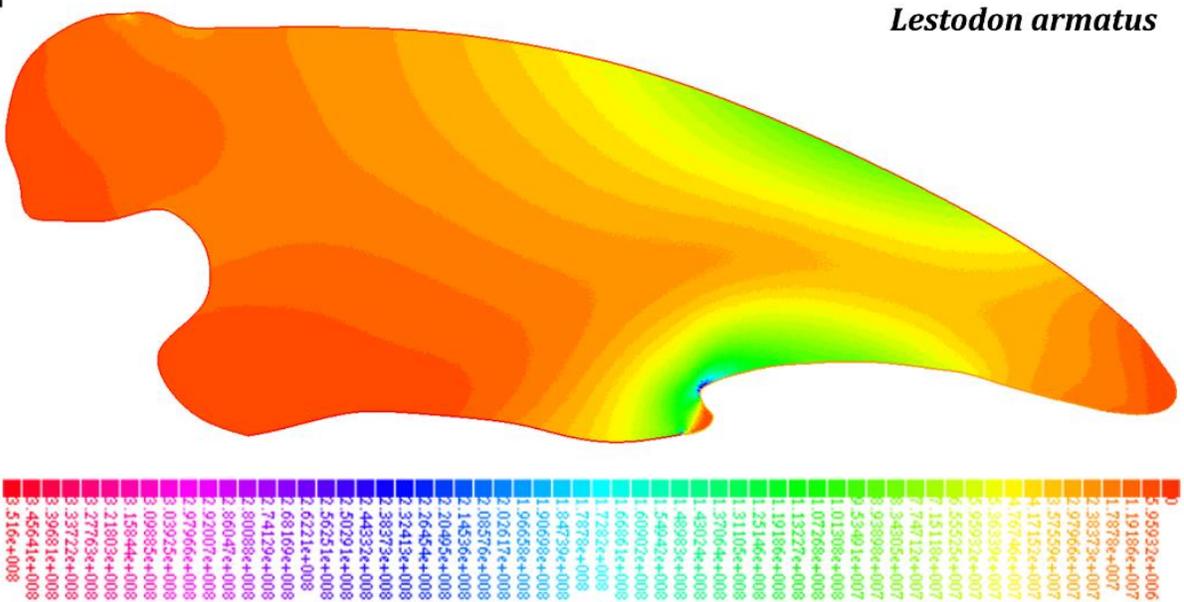
**A.**

*Glossotherium robustum*



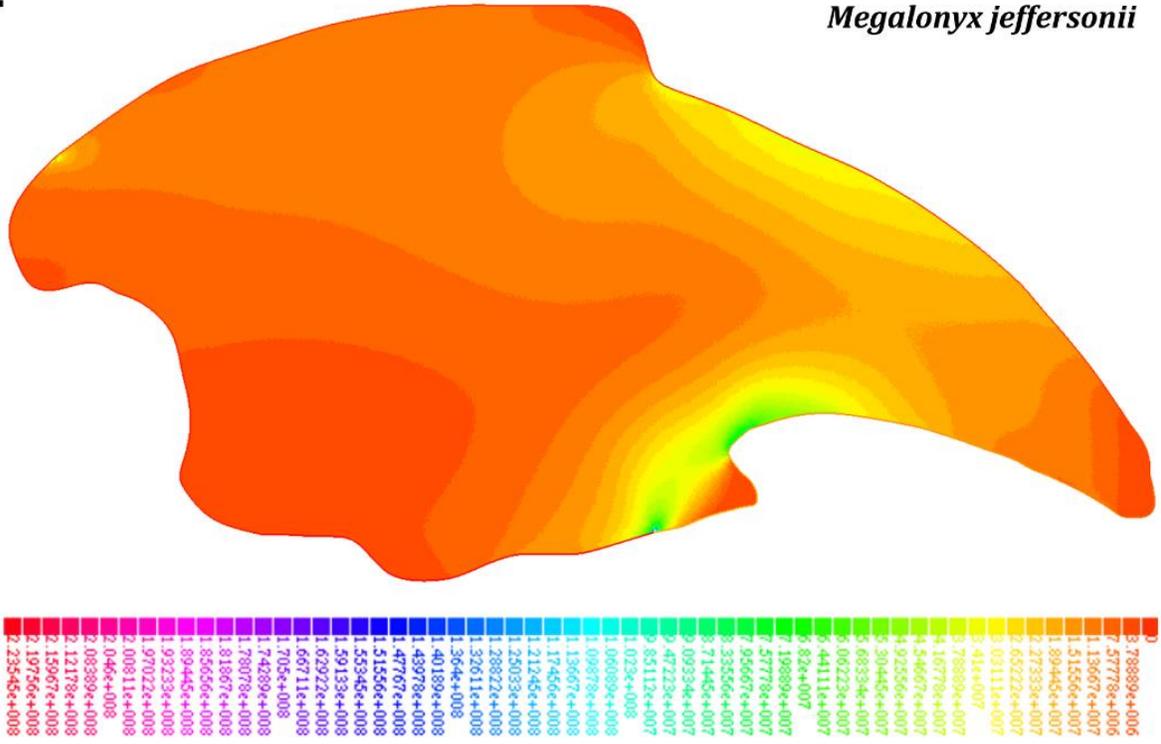
**B.**

*Lestodon armatus*



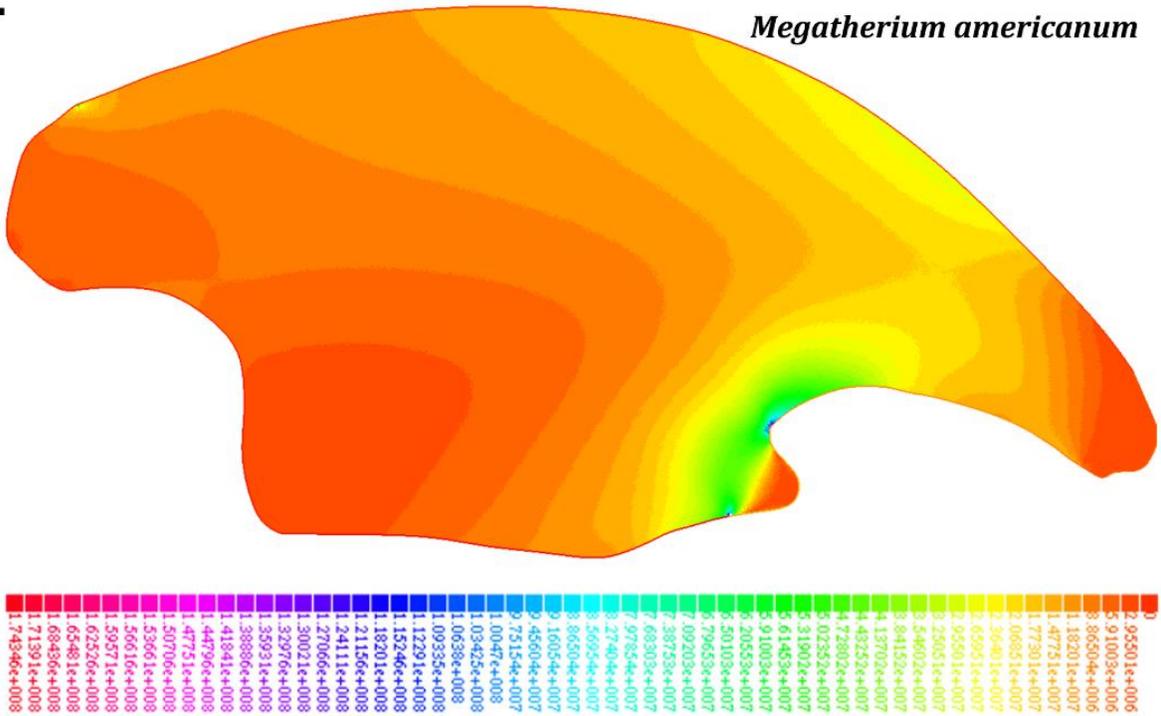
C.

*Megalonyx jeffersonii*



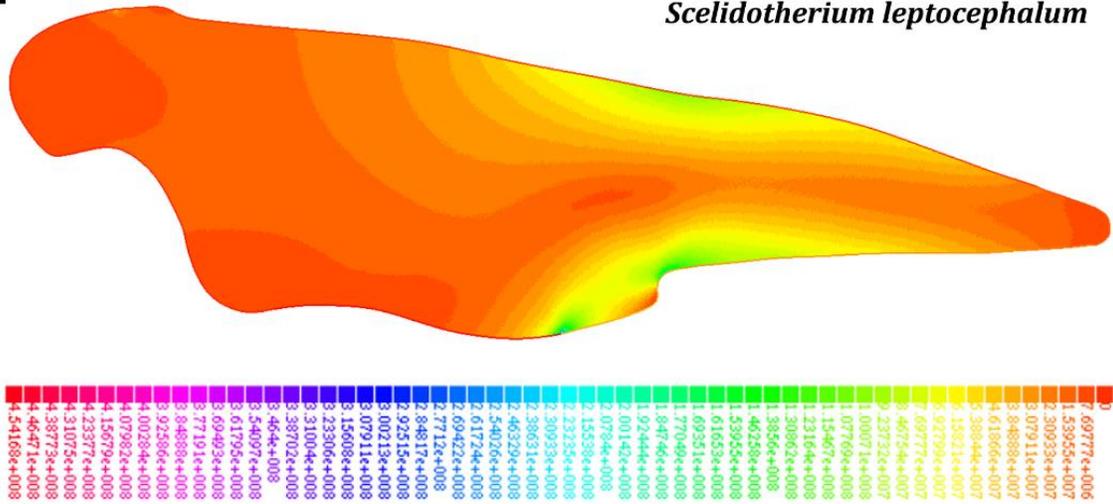
D.

*Megatherium americanum*



**E.**

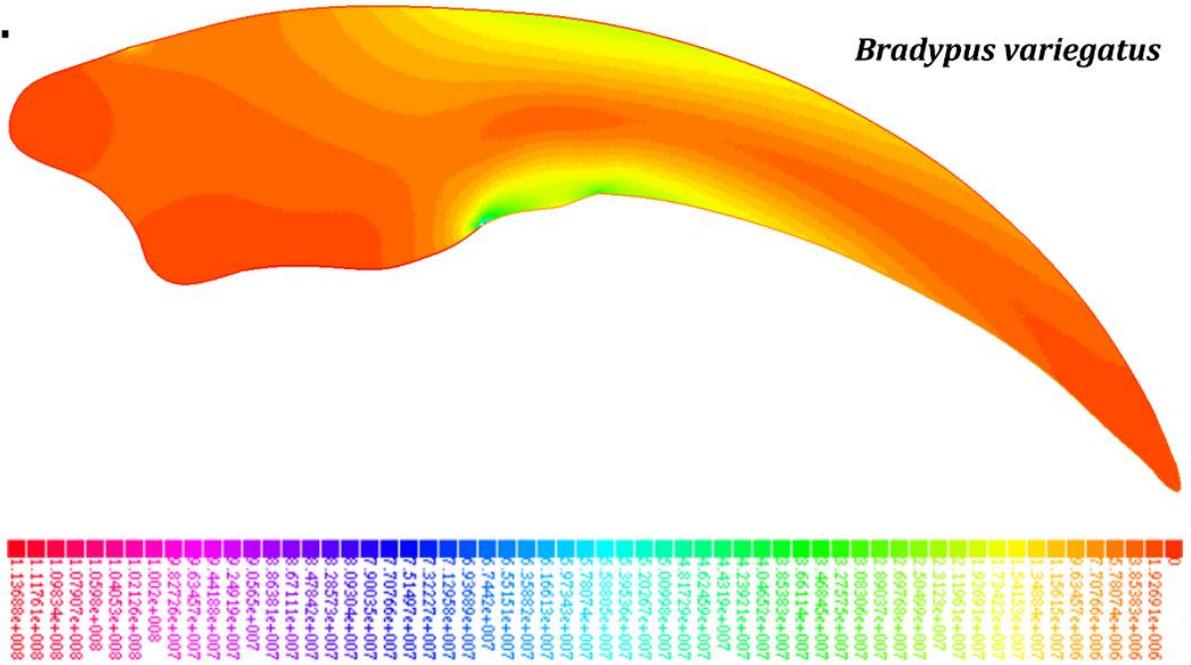
*Scelidotherium leptocephalum*



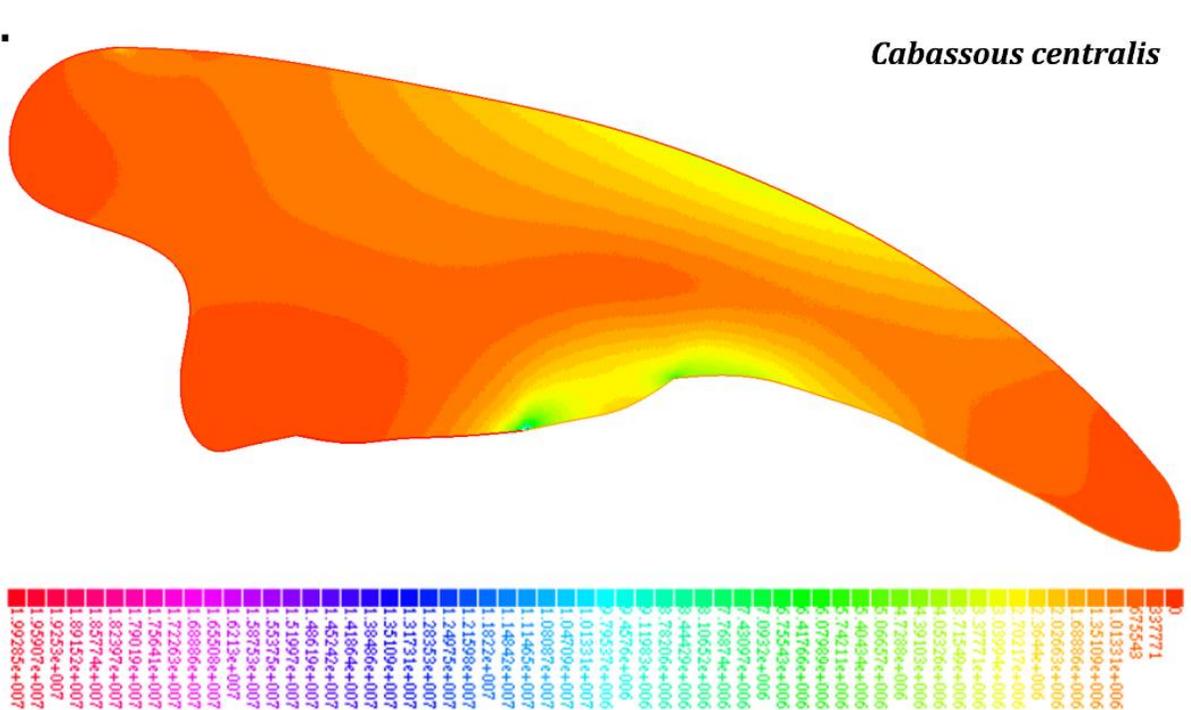
**Fig. 27:** Diagramas de Von Mises emulando el trepar por parte de las falanges ungueales de las especies fósiles: **A.** *G. robustum*, **B.** *L. armatus*, **C.** *M. jeffersonii*, **D.** *M. americanum* y **E.** *S. leptocephalum*. Están representados los valores de tensiones de Von Mises en Pascales (Pa) para cada esquema con una escala de colores.

**Figura 28**

**A.**

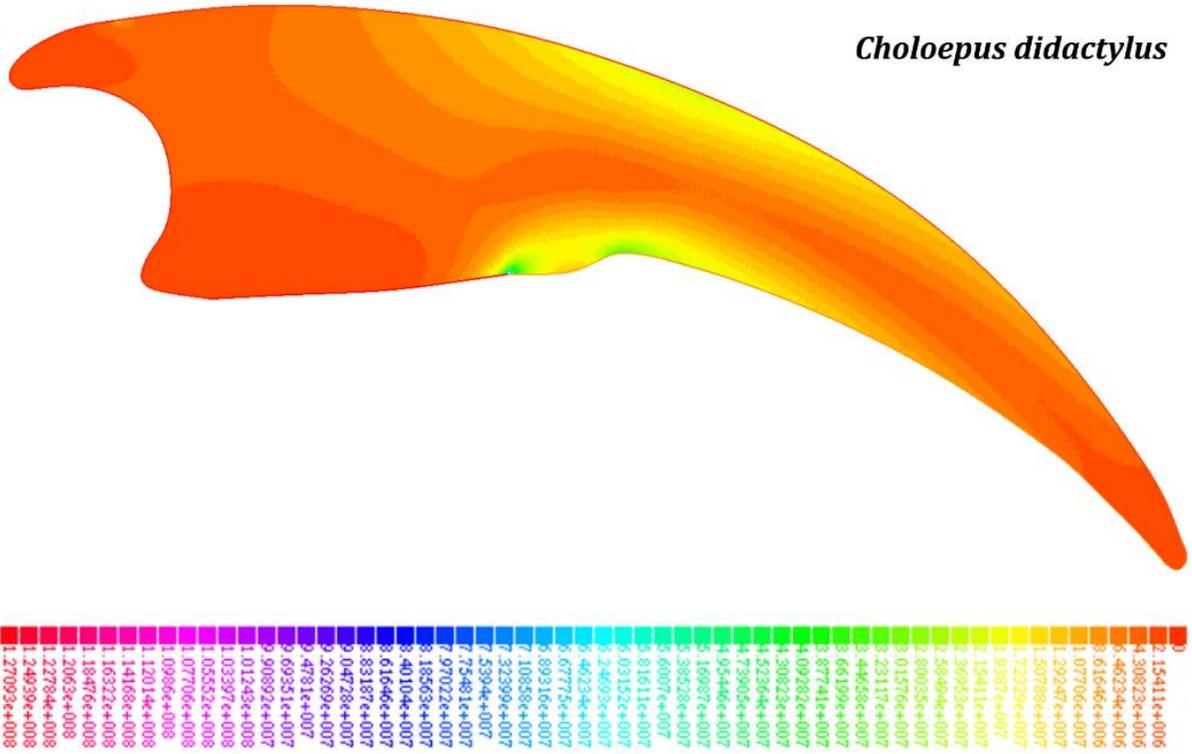


**B.**



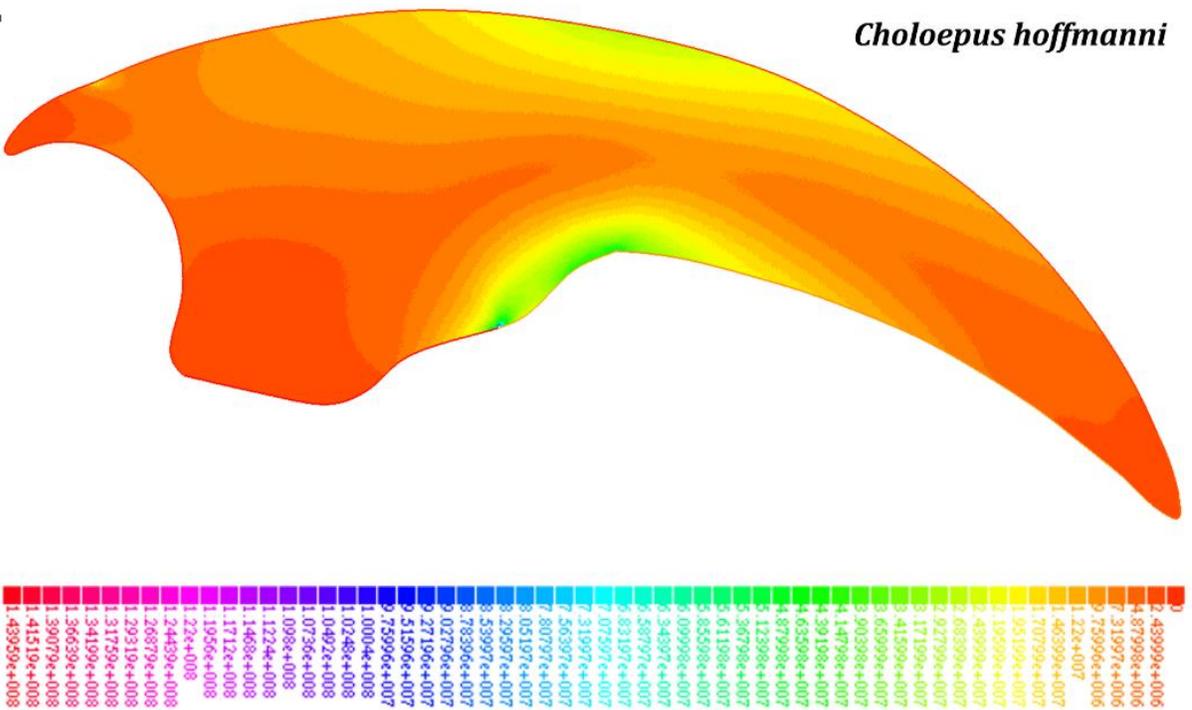
C.

*Choloepus didactylus*



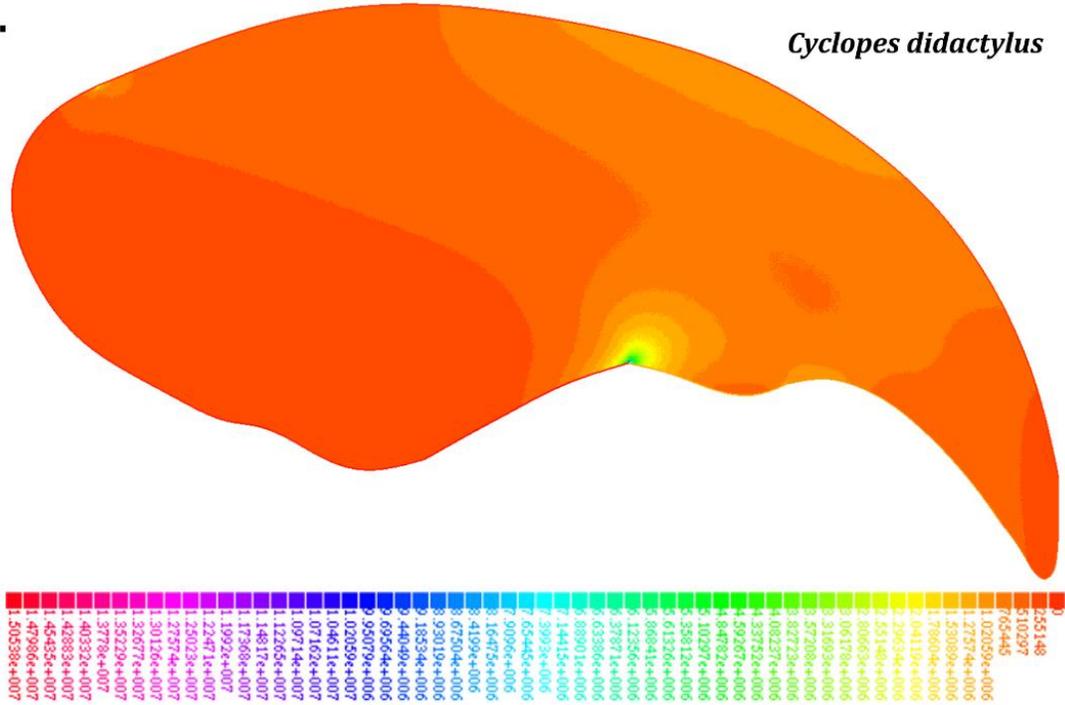
D.

*Choloepus hoffmanni*



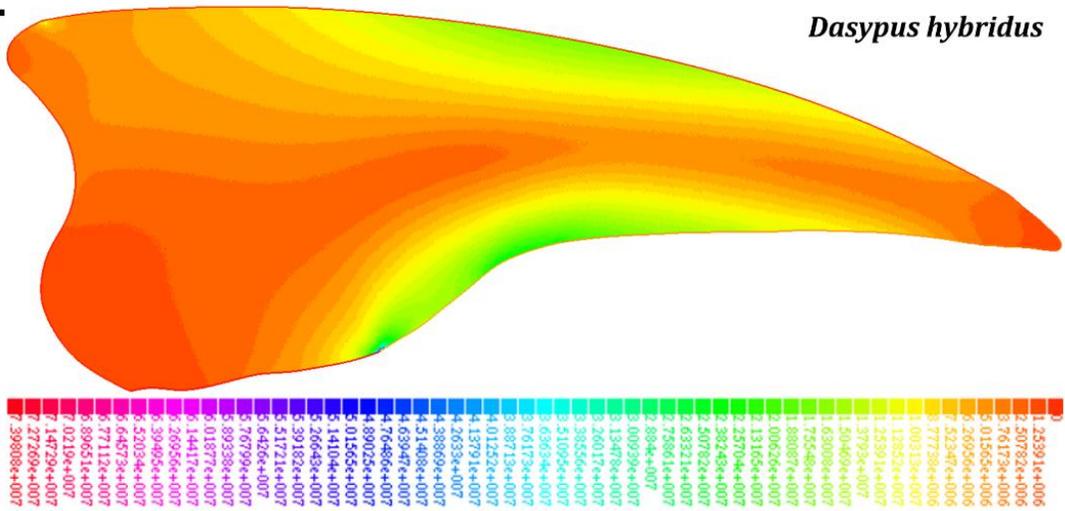
**E.**

*Cyclopes didactylus*



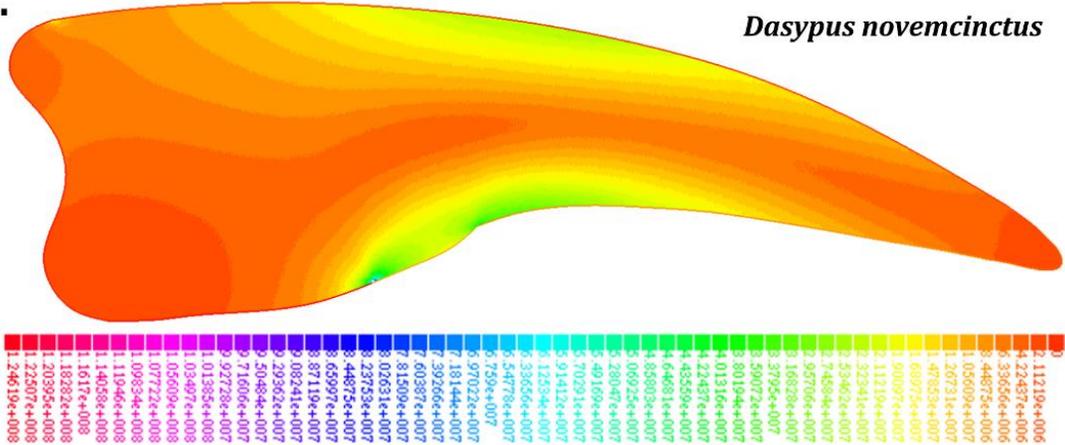
**F.**

*Dasypus hybridus*



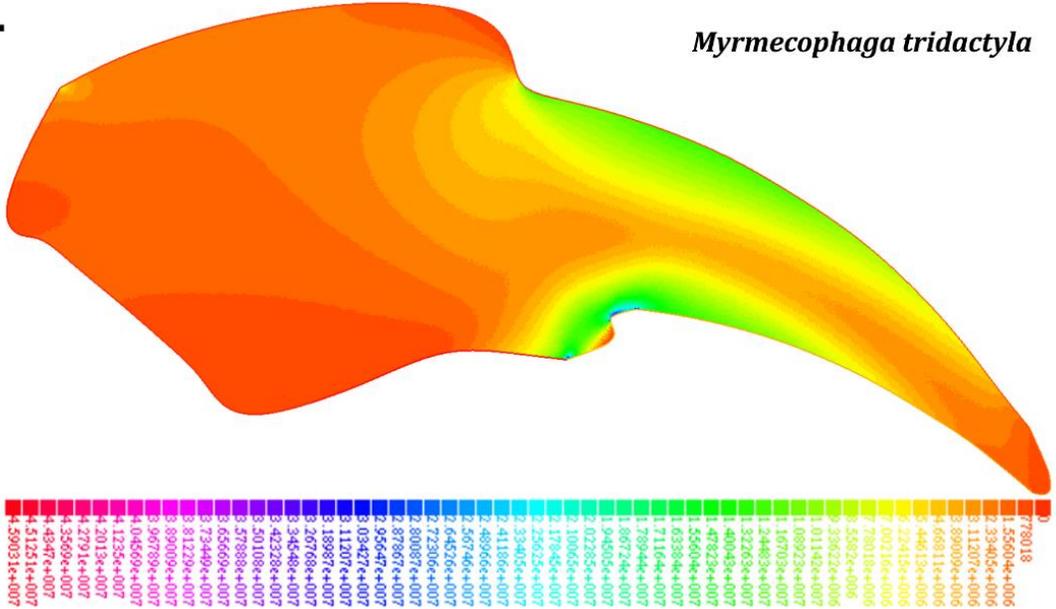
**G.**

*Dasypus novemcinctus*



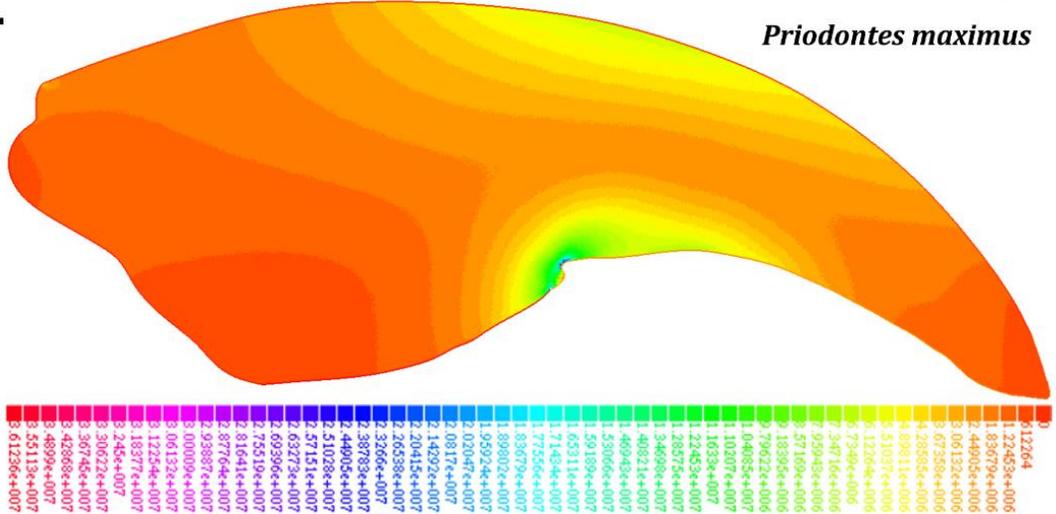
H.

*Myrmecophaga tridactyla*



I.

*Prionotus maximus*



**Fig. 28:** Diagramas de Von Mises emulando el trepar por parte de las falanges ungueales de las especies actuales: **A.** *B. variegatus*, **B.** *C. centralis*, **C.** *Choloepus didactylus*, **D.** *C. hoffmanni*, **E.** *Cyclopes didactylus*, **F.** *D. hybridus*, **G.** *D. novemcinctus*, **H.** *M. tridactyla*, **I.** *P. maximus* y **J.** *T. tetradactyla*. Están representados los valores de tensiones de Von Mises en Pascales (Pa) para cada esquema con una escala de colores.