



PEDECIBA-Biología

Subárea Zoología

Tesis de maestría

Dimorfismo sexual en el perezoso terrestre extinto *Lestodon armatus* (Mammalia: Xenarthra)

Luciano Varela Renda

Julio 2018

Tesis de maestría: Dimorfismo sexual en el perezoso terrestre extinto *Lestodon armatus* (Mammalia: Xenarthra).

PEDECIBA/ Biología/ Zoología

Autor: Luciano Varela Renda

e-mail: luciano.lvr@gmail.com

Laboratorio de Paleobiología, Departamento de Paleontología, Instituto de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias, UdelaR.

Orientadores: Dr. Richard Fariña y Dr. H. Gregory McDonald

Tribunal: Dr. Daniel Perea, Dra. Susana González y Dr. Raúl Maneyro

Índice

Índice	2
Agradecimientos	3
Resumen	4
Abstract	6
Capítulo 1. Introducción	8
Objetivos	14
Bibliografía	16
Capítulo 2. Dimorfismo sexual en los caniniformes de <i>Lestodon armatus</i>	23
Introducción	23
Materiales y Métodos	26
Resultados	32
Discusión	38
Bibliografía	43
Capítulo 3. Función de los caniniformes de <i>Lestodon armatus</i>	48
Introducción	49
Materiales y Métodos	52
Resultados	56
Discusión	62
Bibliografía	67
Capítulo 4. Los caniniformes en un contexto macroevolutivo	75
Introducción	75
Materiales y Métodos	77
Resultados	83
Discusión	87
Bibliografía	91
Capítulo 5. Conclusiones generales y perspectivas	102

Agradecimientos

En primer lugar, debo agradecer a Richard y Greg por haberme acompañado en la realización de esta Tesis y especialmente por apoyar y fomentar cada iniciativa.

Para la realización de este trabajo fue fundamental el apoyo de financiero del Programa de Desarrollo para las Ciencias Básicas (PEDECIBA) y la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII).

Gracias al Dr. Daniel Perea, Dra. Susana González y al Dr. Raúl Maneyro por formar parte del tribunal y haber hecho correcciones y sugerencias que permitieron mejorar esta Tesis.

Tengo que agradecer también a todos los integrantes del laboratorio, Seba, Mariana, Santiago, Lucía, Martín, Ángeles, Leti, Fabiana y también la Negra y Gaby, por no solo ser compañeros de trabajo sino muy buenos amigos.

Gracias a mi familia, especialmente a mi madre por apoyarme siempre en todo, a mi abuela y a Santiago, Mariela, Paula y Domingo por estar siempre prácticamente desde que tengo memoria.

A Ximena y a Mila, lo más importante en mi vida y que hacen que cada día sea más feliz.

Resumen

Los Mylodontidae (Folivora, Xenarthra) representan una familia de perezosos terrestres ampliamente distribuidos en el registro fósil de América del Sur. Entre los Mylodontidae, *Lestodon armatus* se destaca por ser una de las especies de mayor tamaño con estimaciones de masa corporal por encima de las tres toneladas.

El presente trabajo tiene como objetivo general el estudio de los caniniformes en *L. armatus* como estructuras exageradas desde un abordaje morfológico, funcional y macroevolutivo. Se realizaron análisis morfométricos centrados en el estudio del posible dimorfismo sexual en los caniniformes de *Lestodon armatus* como evidencia de selección sexual actuando sobre dichas estructuras. De forma complementaria, se realizaron aproximaciones comparativas por medio de análisis de elementos finitos y de textura de desgaste microscópico sobre los caniniformes a los efectos de explorar hipótesis funcionales. Por último, se estudió la evolución del caniniforme en los perezosos en un contexto macroevolutivo por medio del ajuste de modelos evolutivos multivariados.

Los resultados de los análisis efectuados mostraron la existencia de dimorfismo sexual entre los individuos de *Lestodon armatus* que incluso se manifestó al estudiar únicamente especímenes de un sitio paleontológico acotado geográfica y temporalmente. La presencia de dimorfismo sexual en una especie de mamífero de gran tamaño supone, con alta probabilidad, la existencia de selección sexual actuando sobre la evolución de la estructura dimórfica, ya sea por medio de competencia entre machos o elección de pareja por parte de las hembras. En el caso de *L. armatus*, los grandes caniniformes corresponderían a individuos machos y podrían funcionar como armamento en luchas intrasexuales o como ornamentación

relacionada a la exhibición sexual. A su vez, los análisis de elementos finitos permitieron observar cierta “sobreconstrucción” en la mandíbula y los caniniformes en comparación con perezosos estrechamente emparentados, lo cual permitiría su uso en actividades más exigentes que la alimentación como luchas intraespecíficas o defensa interespecífica. En base a observaciones en especies actuales, se considera altamente probable un sistema de apareamiento poligínico, aunque no puede determinarse con certeza la existencia de grupos sociales.

Por último, los estudios macroevolutivos permitieron obtener una visión general de la evolución del primer diente en relación a su morfología y tamaño en todo el clado. Se observó que el primer diente presenta tasas evolutivas hasta tres veces mayores respecto al resto de los dientes únicamente cuando su morfología es caniniforme. Estos resultados, sumados a la existencia de dimorfismo sexual en los caniniformes de *Lestodon* y *Paramylodon*, así como también a propuestas sobre dimorfismo en los caniniformes en otros perezosos, permiten suponer algún grado de selección sexual actuando sobre estas estructuras durante la evolución de los perezosos.

Abstract

The Mylodontidae (Folivora, Xenarthra) is a family of ground sloths widely distributed in the South American fossil record. Within Mylodontidae, *Lestodon armatus* is one of the largest species, with an estimated body mass of more than three tonnes.

This work focuses on the caniniforms of *L. armatus* as exaggerated structures employing a sum of morphological, functional and macroevolutionary approaches. Morphometric analyses were performed in order to study the possible sexual dimorphism in the caniniforms and its implications regarding the existence of sexual selection associated to their evolution. Complementary, comparative approaches using finite elements analysis and dental microwear analysis were performed in order to test functional hypothesis regarding the caniniform. Finally, multivariate evolutionary models were fitted to the sloth's phylogeny in order to study the caniniforms within a macroevolutionary context.

The results support the existence of sexual dimorphism in *Lestodon armatus* and the overall pattern was observed even when studying only specimens from a paleontological site with defined age and geographical extension. The existence of sexual dimorphism in a large mammal suggests the high probability for the existence of sexual selection acting over the evolution of the dimorphic structure, by means of competition between males or female mate choice. In *L. armatus*, the enlarged caniniforms would be indicative of males and could work as armaments in intraspecific fights or ornaments for sexual display. Furthermore, finite elements analysis showed the existence of an overbuilt mandible and caniniforms when compared with closely related sloths. This may be indicative of their use in strenuous activities like

intraspecific fights or interspecific defense. Based on observations in extant mammal species, a polygynous mating system is proposed as highly probable in *L. armatus*, although the existence of social groups cannot be certainly determined.

Finally, the macroevolutionary analyses allowed for a general view of the evolution of the first tooth in sloths in relation to its morphology and size. Best models showed the first tooth to evolve with rates as much as three times faster than the, but the pattern was only observed when the first tooth had caniniform morphology. These results, added to the existence of sexual dimorphism in the caniniform in *Lestodon* and *Paramylodon*, as well as some speculations regarding sexual dimorphism in the caniniforms of other sloths, could suggest some degree of sexual selection acting upon these structures during the evolution of sloths.

Capítulo 1

Introducción

Antecedentes

El estudio del dimorfismo sexual en especies fósiles resulta importante para inferir su comportamiento y estructura social. Además, existe el riesgo de que los individuos de especies sexualmente dimórficas sean clasificados como taxones diferentes (Kurtén, 1969). Asimismo, estos estudios pueden aportar evidencias de selección sexual en especies fósiles. La selección sexual, por medio de elección de pareja (selección intersexual) o competencia intrasexual (selección intrasexual), es una de las fuerzas principales en evolución, siendo el mecanismo principal detrás de algunas de las características más notables observadas en los animales (Andersson, 1994; Clutton-Brock, 2007), y ha sido propuesta como posible mediador para la coexistencia de especies similares (M'Gonigle *et al.*, 2012). Además, su estudio puede ser relevante para determinar las tasas de diversificación, especiación, adaptación y extinción (Morrow y Fricke, 2004; Bonduriansky, 2011; Cayetano *et al.*, 2011; Long *et al.*, 2012). Estos fenómenos han sido estudiados en especies actuales, pero muchas de las predicciones involucradas pueden ser aplicadas de igual forma en especies extintas (Knell *et al.*, 2013a). Recíprocamente, estudiar la selección sexual en especies extintas puede incluso ser útil para entender la evolución de algunas características morfológicas importantes presentes en los animales modernos (Knell *et al.*, 2013a). Además, la existencia de dimorfismo sexual ha sido ampliamente relacionada con diferentes sistemas reproductivos en mamíferos (Jarman, 1983).

De igual forma, la selección sexual se encuentra estrechamente relacionada a la evolución de estructuras exageradas, casi siempre asociadas con su utilización como armamento en luchas intraespecíficas o como ornamentación en exhibición sexual. Inclusive, muchas veces estas estructuras no parecen otorgar un beneficio adaptativo directo o, incluso, podrían considerarse perjudiciales para la adaptación de los individuos, como por ejemplo las grandes colas de los pavos reales o las complejas astas de los cérvidos (Darwin, 1871; Zahavi, 1975). En este sentido, debido a la dificultad inherente al estudio de la selección sexual en sí, su estudio en el registro fósil se ve prácticamente limitado al estudio de estructuras exageradas (Andersson, 1994). Por ejemplo, se han propuesto hipótesis de selección sexual para explicar la existencia de cuernos en los ceratópsidos (Hone *et al.*, 2016), crestas en los pterosaurios (Tomkins *et al.*, 2010), los cuernos en algunos ungulados (Janis y Manning, 1998) o las enormes astas del cérvido extinto *Megaloceros* (Gould, 1974). En contraposición, recientemente se propuso el reconocimiento de especies en favor a la selección sexual como mecanismo principal para explicar este tipo de estructuras (Padian y Horner, 2011a,b; 2013; 2014), aunque diversos autores han rechazado la hipótesis (Knell y Sampson, 2011; Hone y Naish, 2013; Knell *et al.*, 2013b; Mendelson y Shaw, 2013; Borkovic y Russell, 2014), incluso señalando al reconocimiento de especies como proceso estrechamente relacionado con la selección sexual (Ryan y Rand, 1993).

Los xenartros representan uno de los grandes clados de mamíferos placentarios, junto a los Afrotheria, Laurasiatheria y Euarchontoglires (Delsuc y Douzery, 2008; O'Leary *et al.*, 2013). Sus integrantes se caracterizan por ser prácticamente en su mayoría endémicos de América del Sur, aunque algunos participaron del Gran Intercambio Biótico Americano, ocupando grandes territorios en América Central, las

Antillas y América del Norte luego de la formación del Istmo de Panamá (Woodburne, 2010; Campbell Jr. *et al.*, 2010). El superorden Xenarthra está compuesto por los órdenes Cingulata (armadillos y gliptodontes) y Pilosa, este último compuesto a su vez por los subórdenes Vermilingua (osos hormigueros) y Folivora (perezosos). Si bien hoy en día el grupo tiene una diversidad biológica acotada, existiendo la mayor diversidad actual entre los cingulados, el registro fósil de los perezosos es abundante, extendiéndose hasta el Eoceno tardío (McKenna *et al.*, 2006) y agrupando a formas muy diversas de perezosos terrestres, semi-arborícolas y arborícolas con diferentes tamaños corporales, dietas, locomoción, etc. (Fariña *et al.*, 2013). En particular, los Mylodontidae representan una familia de perezosos terrestres ampliamente distribuidos en el registro fósil de América del Sur y algunas de sus especies son características de los yacimientos cuaternarios de Uruguay (Fariña *et al.*, 2013). Dentro de los Mylodontidae, *Lestodon armatus* se destaca por ser una de las especies de mayor tamaño con estimaciones de masa corporal alrededor de las tres toneladas, algo por debajo del megatérido *Megatherium americanum* (Fariña *et al.*, 1998) también presente en la región. En este sentido, cabe destacar que *Lestodon armatus* ha sido registrado en numerosos yacimientos en Uruguay y su distribución se encuentra bastante acotada a la región (Varela *et al.*, 2017), así como también, se han registrado algunos casos de co-ocurrencia con otros Mylodontinae como *Myloodon darwini* y *Glossotherium robustum* (Varela y Fariña, 2016).

En relación a la dentición, los perezosos en particular, y los xenartros en general presentan denticiones únicas entre los mamíferos tanto en su microestructura como en su macroestructura. Los xenartros carecen de esmalte en sus dientes, los cuales se encuentran formados por cemento y diferentes tipos de dentina (Kalthoff, 2011). Además, presentan fórmulas dentarias variadas y morfologías diferentes al resto de

los mamíferos, pues no son claramente distinguibles los incisivos, caninos, premolares y molares (Vizcaíno y Loughry, 2008); incluyendo casos con mínima diferenciación entre las piezas dentarias (Cingulata) o en los que la dentición ha sido perdida por completo (Vermilingua). En particular, entre los xenartros, los perezosos presentan gran diversidad morfológica en sus dientes y muchas especies poseen un diente anterior diferenciado del resto en una estructura similar a un canino, por lo cual suele denominarse caniniforme, a diferencia de los dientes posteriores, denominados molariformes y con función claramente masticatoria. En base a hallazgos de varios perezosos del Oligoceno en Chile, Bolivia y Argentina (Hoffstetter, 1956; McKenna *et al.*, 2006; Pujos y De Iuliis, 2007; Shockey y Anaya, 2011), se considera que la presencia de caniniformes supone un estado plesiomórfico entre los perezosos al mismo tiempo que se registran varias pérdidas de dichos dientes o incluso modificaciones hacia una morfología de molariforme (Pujos *et al.*, 2016).

En este sentido, también se ha estudiado el dimorfismo sexual en perezosos terrestres fósiles, demostrando diferencias principalmente en el tamaño corporal, el cráneo y la dentición. Cartelle y Bohórquez (1982) y De Iuliis (1996) consideraron las variaciones en el cráneo de *Eremotherium laurillardii* como evidencias de dimorfismo sexual. Igualmente, De Iuliis y Cartelle (1999) proponen que *E. eomigrans*, presenta las diferencias morfológicas que en *E. laurillardii* sugieren dimorfismo sexual. La misma causa se menciona en *Paramylodon harlani* para interpretar sus dos morfologías craneanas y diferencias en tamaño y estructura de los caniniformes (McDonald, 1995, 2006). Recientemente, se sugirió la existencia de dimorfismo sexual en algunas especies de Scelidotheriinae, principalmente en relación a sus tamaños y formas más robustas (Miño-Boilini y Zurita, 2015).

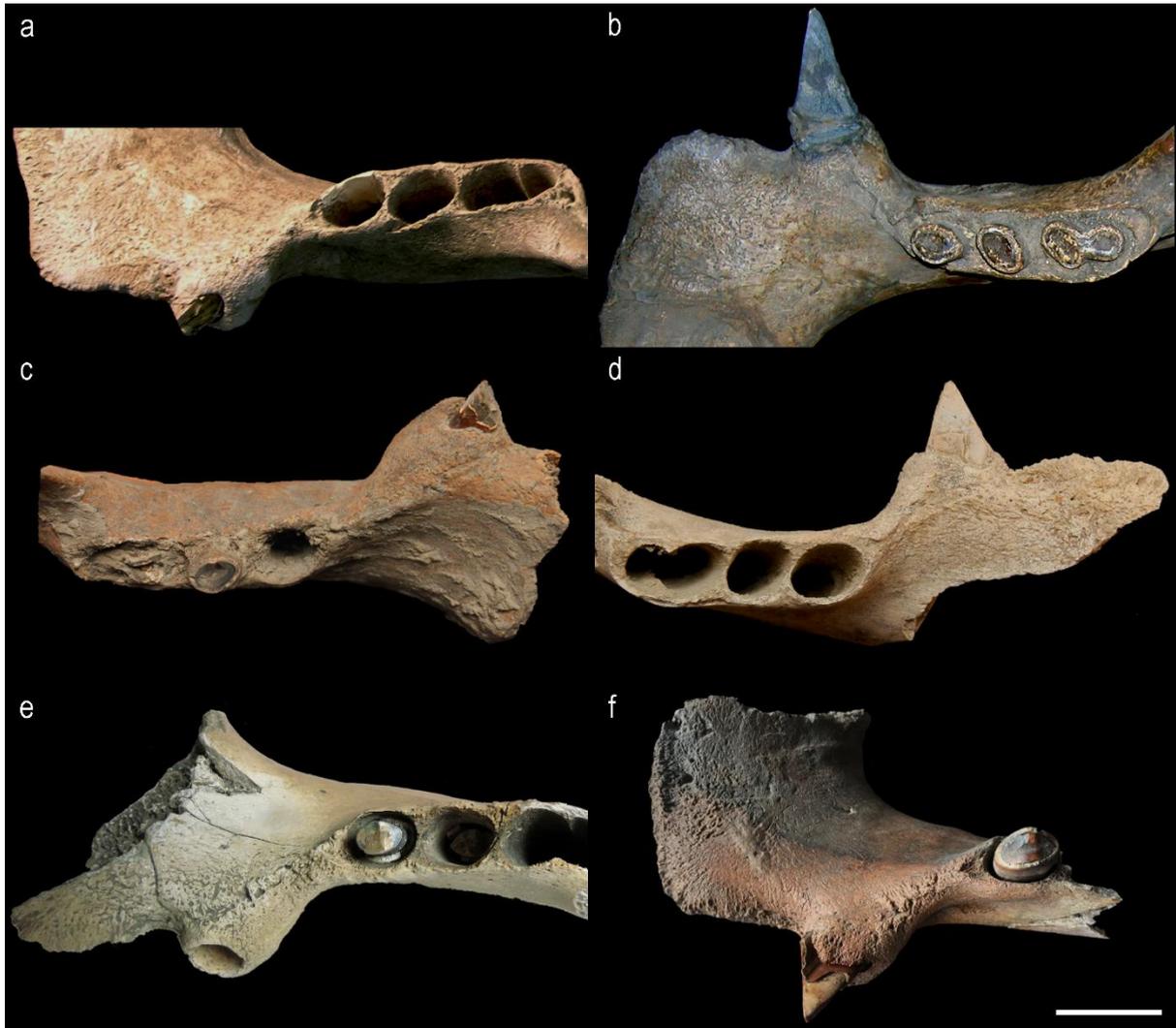


Figura 1. Variaciones en el desarrollo del caniniforme en diferentes individuos de *L. armatus*. Se puede observar la existencia de individuos con caniniforme pequeño e individuos con caniniforme grande en diferentes colecciones paleontológicas. **a)** MLP-3-29 y **b)** MLP-3-30 procedentes del Museo de La Plata, Argentina. **c)** MMCBR 1188 y **d)** MMCBR sn-4 procedentes del Museo Municipal de Colonia, Uruguay. **e)** CAV 125 y **f)** CAV 391 procedentes de la colección del sitio Arroyo del Vizcaíno, Uruguay. Escala 5 cm.

En particular, en *Lestodon armatus* existen antecedentes de hipótesis de dimorfismo sexual en relación al cráneo y especialmente a los caniniformes. Lydekker (1894) y Calcaterra (1977) especulan sobre las diferencias morfológicas atribuibles al sexo, aunque sin fundamentar detalladamente sus hipótesis. En general, estos autores basan sus conjeturas en las diferencias morfológicas visibles en los caniniformes de diferentes individuos (Figura 1). De todas formas, en muchas ocasiones, dichas diferencias fueron las principales características propuestas para

definir diversas especies dentro del género (Roselli, 1976; Calcaterra, 1977). Recientemente, estudios más detallados (Esteban, 1996; Czerwonogora y Fariña, 2013) permitieron evaluar la variabilidad intraespecífica de varias especies propuestas concluyendo que *Lestodon armatus* representa la única especie válida para el Pleistoceno de la región. Al mismo tiempo, Czerwonogora y Fariña (2013) evaluaron la existencia de dimorfismo sexual en el tamaño corporal sin encontrar evidencias claras. De todas formas, los grandes caniniformes, claramente exagerados frente a otras especies del grupo, permiten suponer, al igual que en *Paramylodon harlani*, algún grado de dimorfismo.

Por otra parte, para la realización de este trabajo, se aprovechó la voluminosa colecta de restos de *Lestodon* en el sitio del Arroyo del Vizcaíno (AdV; Fariña *et al.*, 2014a). Dicho sitio se encuentra ubicado cerca de la localidad de Sauce en el departamento de Canelones. La acumulación de restos fósiles se ubica en el lecho de un arroyo con una extensión no superior a los 15 metros. Al día de hoy se han colectado más de 1600 especímenes que corresponden a muchos integrantes de la megafauna sudamericana como los géneros *Smilodon*, *Notiomastodon*, *Toxodon*, *Glyptodon*, *Panochthus*, *Doedicurus*, *Glossotherium*, *Mylodon* y *Lestodon*, representando este último más del 90% de los especímenes colectados. Por otra parte, el sitio presenta posibles evidencias de actividad humana (y de interacción con la megafauna) a la inusualmente alta antigüedad de 30.000 años antes del presente (Fariña *et al.*, 2014a,b; Suárez *et al.*, 2014; Fariña, 2015). En este sentido, el estudio de las acumulaciones masivas de huesos fósiles de vertebrados (inglés: *bonebeds*), y especialmente aquellas en las que predomina un único taxón, contribuyen a los estudios paleobiológicos relacionados con la estructura poblacional y el dimorfismo sexual, entre otros asuntos (Cartelle y Bohórquez, 1982). Asimismo, numerosas

dataciones sobre materiales provenientes de AdV han demostrado un lapso acotado (con dataciones mínimas de $29,696 \pm 871$ y máximas de $32,009 \pm 715$ años calendario antes del presente; Fariña *et al.*, 2014a) en la formación del sitio, lo que permite suponer la ausencia de variación morfológica en los individuos debido al transcurso de grandes intervalos de tiempo. En particular, resulta interesante destacar la existencia en AdV de mandíbulas de *Lestodon armatus* adultos con caniniformes grandes y pequeños, lo que indicaría la existencia de al menos dos morfotipos diferentes entre los individuos encontrados en el sitio (Figura 1e,f).

Objetivos

El presente trabajo tiene como objetivo general el estudio de los caniniformes en *L. armatus* como estructuras exageradas desde un abordaje morfológico, funcional y macroevolutivo. El objetivo principal del estudio se centra en el probable dimorfismo sexual en los caniniformes de *Lestodon armatus* como evidencia de selección sexual actuando sobre dichas estructuras. De forma complementaria, se realizan aproximaciones biomecánicas comparativas con el objetivo de explorar hipótesis funcionales. Por último, se estudia la evolución del caniniforme en los perezosos en un contexto macroevolutivo.

En la primera serie de análisis se estudia la existencia de dimorfismo en el caniniforme de *L. armatus*. En el segundo componente del trabajo, se abordan hipótesis funcionales del caniniforme. En la última serie de análisis se efectúa un estudio macroevolutivo del caniniforme en los perezosos partiendo de una hipótesis filogenética recientemente propuesta (Varela *et al.*, 2018). Se evalúa la existencia de tasas evolutivas desacopladas y más elevadas frente al resto de la dentición y los

probables cambios significativos de dichas tasas en momentos particulares de la evolución del grupo.

Bibliografía

- Andersson, M. B. (1994). *Sexual selection*. Princeton University Press, 599 pp.
- Bonduriansky, R. (2011). Sexual selection and conflict as engines of ecological diversification. *The American Naturalist*, 178(6), 729-745.
- Borkovic, B., y Russell, A. (2014). Sexual selection according to Darwin: A response to Padian and Horner's interpretation. *Comptes Rendus Palevol*, 13(8), 701-707.
- Calcaterra, A. (1977). El Género *Lestodon* (Edentata-Milodontidae). Estudio preliminar. Comunicaciones Paleontológicas del Museo Municipal Real de San Carlos, 1(1),1-31. Colonia.
- Campbell Jr, K. E., Prothero, D. R., Romero-Pittman, L., Hertel, F., y Rivera, N. (2010). Amazonian magnetostratigraphy: dating the first pulse of the Great American Faunal Interchange. *Journal of South American Earth Sciences*, 29(3), 619-626.
- Cartelle, C., y Bohórquez, G. A. (1982). *Eremotherium laurillardii* LUND, 1842. Parte I. Determinação específica e dimorfismo sexual. *Iheringia Serie Geologia* 7, 45-63.
- Cayetano, L., Maklakov, A. A., Brooks, R. C., y Bonduriansky, R. (2011). Evolution of male and female genitalia following release from sexual selection. *Evolution*, 65(8), 2171-2183.
- Clutton-Brock, T. (2007). Sexual selection in males and females. *Science*, 318(5858), 1882-1885.
- Czerwonogora, A., y Fariña, R. A. (2013). How many Pleistocene species of *Lestodon* (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada)? *Journal of Systematic Palaeontology*, 11(2), 251-263.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man: And selection in relation to sex*. London: J. Murray, 688 pp.

- De Iuliis, G. (1996). A Systematic Review of the Megatheriinae (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae). Doctoral Thesis, University of Toronto, Toronto, 781 pp. Inédito.
- De Iuliis, G., y Cartelle, C., (1999). A new giant megatheriine ground sloth (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae) from the late Blancan to early Irvingtonian of Florida. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 127(4), 495-515.
- Delsuc, F., y Douzery, E. J. P. (2008). Recent advances and future prospects in xenarthran molecular phylogenetics. *The biology of the xenarthra*, 11.
- Esteban, G. I. (1996). Revisión de los Mylodontinae cuaternarios (Edentata, Tardigrada) de Argentina, Bolivia y Uruguay. Sistemática, Filogenia, Paleobiología, Paleozoogeografía y Paleoecología. *Tesis doctoral inédita 'Orientación Zoología', Universidad Nacional de Tucuman, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Tucuman, Argentina*, 335 pp.
- Fariña, R. A., Vizcaíno, S. F., y 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 University Press. 448
- Fariña, R. A., Tambusso, P. S., Varela, L., Czerwonogora, A., Di Giacomo, M., Musso, M., ... y Gascue, A. (2014)a. Arroyo del Vizcaíno, Uruguay: a fossil-rich 30-ka-old megafaunal locality with cut-marked bones. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 281(1774), 20132211.
- Fariña, R. A., Tambusso, P. S., Varela, L., Di Giacomo, M., Musso, M., Gascue, A., y Bracco, R. (2014)b. Among others, cut-marks are archaeological evidence: reply to 'Archaeological evidences are still missing: a comment on Fariña *et al.* Arroyo

- del Vizcaíno Site, Uruguay' by Suárez *et al.* *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 281(1795), 20141637.
- Fariña, R. A. (2015). Bone Surface Modifications, Reasonable Certainty, and Human Antiquity in the Americas: The Case of the Arroyo Del Vizcaíno Site. *American Antiquity*, 80(1), 193-200.
- Gould, S. J. (1974). The origin and function of "bizarre" structures: antler size and skull size in the "Irish elk," *Megaloceros giganteus*. *Evolution*, 28(2), 191-220.
- Hoffstetter, R. (1956). Contribution à l'étude des Orophodontoidea, Gravigrades cuirassés de la Patagonie. *Annales de Paléontologie*, 42,27-64.
- Hone, D. W. E., y Naish, D. (2013). The 'species recognition hypothesis' does not explain the presence and evolution of exaggerated structures in non-avian dinosaurs. *Journal of Zoology*, 290(3), 172-180.
- Hone, D. W., Wood, D., y Knell, R. J. (2016). Positive allometry for exaggerated structures in the ceratopsian dinosaur *Protoceratops andrewsi* supports socio-sexual signaling. *Palaeontologia Electronica*, 19(1), 1-13.
- Janis, C., y Manning, E. (1998). Antilocapridae, p. 491–507. *Evolution of Tertiary Mammals of North America*. Cambridge University Press, New York.
- Jarman, P. (1983). Mating system and sexual dimorphism in large terrestrial mammalian herbivores. *Biological Reviews*, 58(4), 485-520.
- Kalthoff, D. C. (2011). Microstructure of dental hard tissues in fossil and recent xenarthrans (Mammalia: Folivora and Cingulata). *Journal of Morphology*, 272(6), 641-661.
- Knell, R. J., y Sampson, S. (2011). Bizarre structures in dinosaurs: species recognition or sexual selection? A response to Padian and Horner. *Journal of Zoology*, 283(1), 18-22.

- Knell, R. J., Naish, D., Tomkins, J. L., y Hone, D. W. (2013)a. Sexual selection in prehistoric animals: detection and implications. *Trends in ecology & evolution*, 28(1), 38-47.
- Knell, R. J., Naish, D., Tomkins, J. L., y Hone, D. W. (2013)b. Is sexual selection defined by dimorphism alone? A reply to Padian and Horner. *Trends in ecology & evolution*, 28(5), 250-251.
- Kurtén, B. (1969). Sexual dimorphism in fossil mammals. *Sexual dimorphism in fossil Metazoa and taxonomic implications. International Union of Geological Sciences A, 1*, 226-233.
- Long, T. A., Agrawal, A. F., y Rowe, L. (2012). The effect of sexual selection on offspring fitness depends on the nature of genetic variation. *Current Biology*, 22(3), 204-208.
- Lydekker, R. (1894). The extinct edentates of Argentina. *Anales del Museo de La Plata*, 3(2),1-118.
- M'Gonigle, L. K., Mazzucco, R., Otto, S. P., y Dieckmann, U. (2012). Sexual selection enables long-term coexistence despite ecological equivalence. *Nature*, 484(7395), 506.
- McDonald, H. G. (1995). Gravigrade xenarthrans form the middle Pleistocene Leisey Shell Pit 1A, Hillsborough County, Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History Biological Sciences*, 37:345-373.
- McDonald, H. G. (2006). Sexual dimorphism in the skull of Harlan's ground sloth. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 510:1-9.

- McKenna, M. C., Wyss, A. R., y Flynn, J. J. (2006). Paleogene pseudoglyptodont xenarthrans from central Chile and Argentine Patagonia. *American Museum Novitates*, 1-18.
- Mendelson, T. C., y Shaw, K. L. (2013). Further misconceptions about species recognition: a reply to Padian and Horner. *Trends in ecology & evolution*, 28(5), 252-253.
- Miño-Boilini, Á. R., y Zurita, A. E. (2015). Dimorphism in Quaternary Scelidotheriinae (Mammalia, Xenarthra, Phyllophaga). *Palaeontologia Electronica*, 18(1), 1-16.
- Morrow, E. H., y Fricke, C. (2004). Sexual selection and the risk of extinction in mammals. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(1555), 2395-2401.
- O'leary, M. A., Bloch, J. I., Flynn, J. J., Gaudin, T. J., Giallombardo, A., Giannini, N. P., ... y Ni, X. (2013). The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals. *Science*, 339(6120), 662-667.
- Padian, K., y Horner, J. R. (2011)a. The evolution of 'bizarre structures' in dinosaurs: biomechanics, sexual selection, social selection or species recognition?. *Journal of Zoology*, 283(1), 3-17.
- Padian, K., y Horner, J. R. (2011)b. The definition of sexual selection and its implications for dinosaurian biology. *Journal of Zoology*, 283(1), 23-27.
- Padian, K., y Horner, J. R. (2013). Misconceptions of sexual selection and species recognition: a response to Knell *et al.* and to Mendelson and Shaw. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(5), 249-250.
- Padian, K., y Horner, J. R. (2014). The species recognition hypothesis explains exaggerated structures in non-avian dinosaurs better than sexual selection does. *Comptes Rendus Palevol*, 13(2), 97-107.

- Pujos, F., y De Iuliis, G. (2007). Late Oligocene Megatherioidea fauna (Mammalia: Xenarthra) from Salla-Luribay (Bolivia): new data on basal sloth radiation and Cingulata-Tardigrada split. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(1), 132-144.
- Pujos, F., De Iuliis, G., Mamani Quispe, B., Adnet, S., Andrade Flores, R., Billet, G., ... y Antoine, P. O. (2016). A new nothrotheriid xenarthran from the early Pliocene of Pomata-Ayte (Bolivia): new insights into the caniniform-molariform transition in sloths. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 178(3), 679-712.
- Roselli, F. L. (1976). *Contribución al estudio de la geopaleontología: departamentos de Colonia y Soriano (República Oriental del Uruguay)* (No. 56 ROS).
- Ryan, M. J., y Rand, A. S. (1993). Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. *Evolution*, 47(2), 647-657.
- Shockey, B. J., y Anaya, F. (2011). Grazing in a new late Oligocene mylodontid sloth and a mylodontid radiation as a component of the Eocene-Oligocene faunal turnover and the early spread of grasslands/savannas in South America. *Journal of Mammalian Evolution*, 18(2), 101-115.
- Suárez, R., Borrero, L. A., Borrazzo, K., Ubilla, M., Martínez, S., y Perea, D. (2014). Archaeological evidences are still missing: a comment on Fariña *et al.* Arroyo del Vizcaíno Site, Uruguay. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 281(1795), 20140449.
- Tomkins, J. L., LeBas, N. R., Witton, M. P., Martill, D. M., y Humphries, S. (2010). Positive allometry and the prehistory of sexual selection. *The American Naturalist*, 176(2), 141-148.
- Varela, L., y Fariña, R. A. (2016). Co-occurrence of mylodontid sloths and insights on their potential distributions during the late Pleistocene. *Quaternary Research*, 85(1), 66-74.

- Varela, L., Tambusso, P. S., Patiño, S. J., Di Giacomo, M., y Fariña, R. A. (2017). Potential distribution of fossil xenarthrans in South America during the Late Pleistocene: Co-Occurrence and provincialism. *Journal of Mammalian Evolution*, 1-12.
- Varela, L., Tambusso, P.S., McDonald, H.G. y Fariña, R. A., 2018. Phylogeny, macroevolutionary trends and historical biogeography of sloths: insights from a Bayesian morphological clock analysis. *Systematic Biology*, aceptado.
- Vizcaíno, S. F., y Loughry, W. J. (2008). *Biology of the Xenarthra*. University Press of Florida, 370 pp.
- Woodburne, M. O. (2010). The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution*, 17(4), 245-264.
- Zahavi, A. (1975). Mate selection—a selection for a handicap. *Journal of theoretical Biology*, 53(1), 205-214.
- .

Capítulo 2

Dimorfismo sexual en los caniniformes de *Lestodon armatus*

Introducción

El estudio de la existencia de dimorfismo sexual en el registro fósil resulta una de las herramientas más útiles para detectar selección sexual en las especies extintas (Knell *et al.*, 2013). Al mismo tiempo, dicho dimorfismo puede ocurrir en relación a adaptaciones morfológicas, fisiológicas o comportamentales (Andersson, 1994). En el registro fósil, las adaptaciones comportamentales resultan casi imposibles de estudiar mientras que características internas como los genitales rara vez quedan preservadas. En cambio, las adaptaciones morfológicas como armamentos o estructuras para exhibición sexual representarán un registro mucho más abundante y más aún si se encuentran vinculadas al esqueleto.

De todas formas, si bien la existencia de dimorfismo sexual en una estructura en una especie fósil indica evidencia a favor de la presencia de selección sexual, su ausencia no debe considerarse como evidencia contundente de la no existencia de ésta. Al mismo tiempo, existen otras posibilidades no relacionadas a la selección sexual que podrían producir dimorfismo en una especie, como, por ejemplo, a partir de partición intersexual en algunas de las dimensiones del nicho (Shine, 1989). Por último, es importante destacar que existen grandes limitantes asociadas a la detección del dimorfismo sexual en el registro fósil. Los escasos números de muestra en la gran mayoría de las especies, en especial de vertebrados fósiles, limita en gran

medida la posibilidad de detectar dimorfismo sexual. Al mismo tiempo, los estados de conservación de los materiales muchas veces son insuficientes para desarrollar estudios cuantitativos fiables. Incluso en organismos actuales, en situaciones en las que el dimorfismo sexual es conocido y los sexos pueden ser determinados *a priori* fácilmente, muchas veces dichos rasgos considerados aisladamente no presentan distribuciones claramente bimodales, dificultando en gran medida su detección (Prieto-Márquez *et al.*, 2007).

En relación al estudio del dimorfismo sexual en estructuras presentes en ambos sexos, se pueden destacar dos aproximaciones fundamentales. En el caso de los estudios univariados, se pretende encontrar una distribución bimodal en la muestra de la variable estudiada. En particular, trabajos recientes proponen el uso de modelos de ajuste de normales mixtas y contrastación de hipótesis con modelos de ajuste a una única distribución normal como los métodos más adecuados (Mallon, 2017). Por otro lado, otros autores recientemente han propuesto la utilización de modelos bivariados que consideren una segunda variable asociada al tamaño corporal como variable independiente, que permita discernir entre diferentes trayectorias de crecimiento entre machos y hembras, esperando una separación de los datos (y, por lo tanto, los residuos de un modelo de regresión entre las variables) progresiva a lo largo del desarrollo de los organismos (Saitta, 2015). Cabe señalar que existen limitantes en relación a la imposibilidad de determinar con confianza los sexos de los individuos *a priori*, así como también una reducción de los tamaños de muestra disponibles al incorporar una variable independiente que describa el tamaño corporal del individuo. En este sentido, los estudios univariados son ideales para realizar aproximaciones iniciales que permitan obtener una clasificación de los individuos si se observan evidencias de bimodalidad. Por otro lado, la inclusión del tamaño permite

la incorporación de individuos juveniles, los cuales no mostrarían la existencia de dimorfismo sexual durante las etapas iniciales del desarrollo para luego observarse un crecimiento rápido de las estructuras cercano al momento de maduración sexual (Knell *et al.*, 2013).

Otra aproximación frecuente en el estudio de la selección sexual en el registro fósil ha sido a partir de alometría positiva en rasgos sexualmente seleccionados (Gould, 1973; Petrie, 1992). Las aproximaciones alométricas resultan de gran utilidad en el estudio de fósiles ya que los tamaños muestrales pequeños, algo común en paleontología, pueden ofrecer estimativos de pendientes verosímiles (Brown y Vavrek, 2015). Por otro lado, la existencia de alometría positiva no es exclusiva de los rasgos seleccionados sexualmente, ni todos los rasgos sexuales presentan alometría positiva (Bonduriansky, 2007). Además, los caracteres sexuales secundarios presentan mayor variabilidad morfológica que los caracteres no sexuales entre los individuos de un mismo estado ontogenético y muchas veces han sido reconocidos a partir de coeficientes de variación mayores (Alatalo *et al.*, 1988; Pomiankowski y Møller, 1995).

Lestodon armatus presenta la fórmula dentaria típica de un Mylodontidae con 4 dientes inferiores en cada hemimandíbula, encontrándose el primero diferenciado en un caniniforme (c1) y los tres siguientes con morfología de molariforme (m1, m2 y m3). Además, al igual que el resto de los perezosos, sus dientes presentan crecimiento continuo y sus superficies oclusales se producen por el desgaste debido a la interacción entre los diferentes dientes (Bargo *et al.*, 2006). Como se mencionó anteriormente, el caniniforme de *Lestodon* se encuentra muy desarrollado en comparación a otras especies cercanamente emparentadas y ha sido motivo en el pasado de especulación en relación a la existencia de dimorfismo sexual.

El objetivo del presente estudio se encuentra centrado en la identificación de dimorfismo sexual en los caniniformes inferiores de *Lestodon armatus*. En base a dicho objetivo, se plantean las siguientes hipótesis: - Los caniniformes inferiores de *Lestodon armatus* presentan bimodalidad al considerar sus dimensiones anteroposteriores y transversales mientras que el resto de los dientes presenta unimodalidad. - Los caniniformes inferiores de *L. armatus* presentan alometría positiva mientras que los molariformes presentan isometría. - La alometría en los caniniformes es mayor para uno de los sexos identificados por medio de los análisis univariados.

Materiales y Métodos

Se recopilaron datos de la bibliografía (Esteban, 1996; Bargo, 2001; Czerwonogora, 2010) y se tomaron medidas de mandíbulas y caniniformes inferiores de *L. armatus* en las colecciones del Museo de La Plata (MLP) y el Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN) en Argentina, del Museo Nacional de Historia Natural de Francia (MNHN-F) y del Museo Municipal de Colonia Dr. Bautista Rebuffo (MMCBR), el Museo Paleontológico Profesor Armando Calcaterra de Colonia (MPRSC), el Museo Nacional de Historia Natural (MNHN) y la colección del sitio paleontológico Arroyo del Vizcaíno de la ciudad de Sauce (CAV) en Uruguay (Tabla 1). Debido a la importancia de contar con tamaños muestrales elevados, los estudios fueron realizados únicamente sobre los caniniformes inferiores. Esta decisión fue tomada dada la mayor representación en las colecciones paleontológicas de mandíbulas que de cráneos (sumado a su mejor estado de preservación). En el caso de los caniniformes superiores, la existencia de cráneos completos que permitieran obtener medidas de largo total del cráneo (como proxy del

tamaño corporal del individuo) es limitada frente a las mandíbulas, probablemente debido a la fragilidad de la región rostral.

Tabla 1. Medidas (en mm) de los especímenes consultados. **Lt.** Largo total de la mandíbula; **Ap.** Largo anteroposterior; **T.** Ancho transversal; **c.** Caniniforme; **m.** Molariforme; **A.** Lóbulo anterior; **P.** Lóbulo posterior.

N° de catálogo	Lt	Ap	T	c	m	A	P			
	Lt	Ap	T	c	m	A	P			
CAV 1	-	37,6	37,4	-	-	-	-	-	-	-
CAV 1043	-	28,8	35	-	-	-	-	-	-	-
CAV 1044	-	29,3	35,5	-	-	-	-	-	-	-
CAV 1181	-	40,6	38	-	-	-	-	-	-	-
CAV 1231	-	32	34	-	-	-	-	-	-	-
CAV 125	-	24	24	28,2	23	29,5	22	39,5	23,3	20
CAV 1261	-	36,5	34,1	27,8	18,6	27,3	20,4	38,9	18,1	17,4
CAV 1304	448	40	34	30,5	-	27,8	-	44	-	-
CAV 1322	-	39,1	39,4	-	-	-	-	-	-	-
CAV 1395	-	25	24	-	-	-	-	-	-	-
CAV 1500	-	24,5	23,3	-	-	-	-	-	-	-
CAV 1501	-	33,2	33,6	-	-	-	-	-	-	-
CAV 1502	-	39,7	37,8	-	-	-	-	-	-	-
CAV 391	475	33	34,3	30	20,7	31,4	21,8	43,5	24,6	20,7
CAV 595	-	31	30,5	28,7	21,5	28,4	20	41	20,3	18,5
CAV 648	-	-	-	29,7	23,8	28,8	23,6	40,3	24,7	21
CAV 684	-	28	29,5	-	-	-	-	-	-	-
CAV 686	-	25,8	27,5	-	-	-	-	-	-	-
CAV 843	-	36,5	33,8	29,6	20,8	28,1	21,6	-	-	-
CAV 847	-	39	37,3	30,1	19	26,5	21,7	37,3	21,5	18,2
CAV 898	270	19,8	18,4	19,2	14	19,5	15,3	25,6	15,4	13,6
MACN 10826	-	12,5	11	26,5	18,5	25	20	39	21,5	19,5
MACN 10827	371	21	19,5	23	16	25	18	35	21,5	17,5
MACN 10829	510	33,5	40,5	31	23	36,5	23,5	52,5	32	24
MACN 10830	470	42	35	32,5	25	34	24	46	24	22
MACN 5749	-	37,5	32	25	19	27	20	41	27	17,5
MACN 9398	-	34	30	25	17	26	18,5	39	24	18,5
MACN 94	457,5	30	25	32	25	30	23	43,5	25	22,5
MACN 9470	413	31	27	25	17	28,5	18	37	24	20
MLP 3-29	422	27	22	27	18,5	28,8	20	42	24	21
MLP 3-3	-	46,8	40,8	30	20	29	21	43	19	20
MLP 3-30	419	34,7	38,8	26	18,9	23,3	21,9	37,4	-	-

Tabla 1. Continuación.

N° de catálogo	Lt	Apc	Tc	Apm1	Tm1	Apm2	Tm2	Apm3	Tm3A	Tm3P
MLP 3-41	447,5	31	39	32,5	24	29	21	38,5	23	21
MLP 3-9	396	19,5	19	29,5	19	28,5	20	40	23,5	21
MMCBR 1110	-	11	10	13,5	-	12	-	16	-	-
MMCBR 1188	-	22,3	19,8	26,6	22,6	23	19	44	20	18,7
MMCBR 1342	-	22,2	24,5	26,3	16	-	-	-	-	-
MMCBR 1395	-	41	40,3	-	-	29,6	21,4	41,2	21,5	20
MMCBR 635	-	18,3	21,5	26,4	19,5	25,3	17,7	33	19,8	17,2
MMCBR sn-1	-	38,2	36	29,5	20,6	-	-	-	-	-
MMCBR sn-2	-	23,8	23	29,4	21	-	-	-	-	-
MMCBR sn-3	-	36,8	35,4	29,7	19,6	25,1	20,7	-	-	-
MMCBR sn-4	-	33	32,6	29,7	23	24,7	22,7	39,7	20,8	18
MMCBR sn-5	-	32,5	39,5	24,7	17,6	27	18,9	38,9	20	17,6
MMCBR sn-6	-	35,2	34,8	29,1	19,4	29,9	19,3	-	-	-
MMCBR sn-7	-	16	15,2	12	-	-	-	20	-	-
MNHN-F PAM 260	-	30,6	34,2	-	-	-	-	-	-	-
MNHN 1014	-	19,6	18,2	21,2	19,4	-	-	-	-	-
MNHN 2776	-	22,6	26	28,6	19,9	25,3	21,3	34,9	24,7	19,4
MNHN 2784	-	31,1	30,9	27,2	19,1	27,6	20,9	38,5	21	20,4
MNHN 2785	403	33,3	33,5	27,7	22	27,2	21,1	43,1	21	19,2
MNHN 2786	-	34,3	33,8	27,6	20,3	27	21,9	39,1	21,4	20,4
MNHN 39559	-	16	16,1	21,8	17,7	23,2	19,2	-	-	-
MNHN 62	-	36,6	37,3	31,8	23,3	30,2	24	42,7	22,4	20
MNHN-F 1907.15	-	24,1	19,1	-	-	-	-	-	-	-
MNHN-F 1907.15.73	-	32,4	29,2	-	-	-	-	-	-	-
MNHN-F TAR 2029	-	29,8	33,9	-	-	-	-	-	-	-
MNHN-F TAR 773	-	27,9	21,4	-	-	-	-	-	-	-
MPRSC 1020	460	27,7	34,6	27,5	18	21,6	20,2	33	19,6	18,1
MPRSC 899	440	27,3	35	25,5	17	24,5	18,6	35,4	18,8	17,7

En total se obtuvieron mediciones de 17 especímenes con mandíbula completa y un total de 56 especímenes con medidas de caniniforme. En el caso de los caniniformes aislados, los inferiores fueron diferenciados de los superiores por la presencia de un surco en la cara posterointerna. La muestra obtenida, si bien no representa un volumen de datos ideal para algunos tipos de análisis, resulta ampliamente satisfactoria en comparación a los datos disponibles en la mayoría de los estudios paleontológicos sobre dimorfismo sexual (Brown y Vavrek, 2015; Mallon, 2017). Se tomaron medidas de largo total de la mandíbula (Lt) y largo anteroposterior

(Ap) y transversal (T) de cada diente. No se consideraron medidas de la altura del diente o la corona debido a su difícil estimación en especímenes fragmentarios o aislados. En particular, se obtuvieron 19 especímenes (dos mandíbulas completas de adulto y una de juvenil y 16 especímenes menos completos pero con presencia de caniniforme o su alvéolo) provenientes del sitio AdV en la localidad de Sauce, Canelones, Uruguay, que permitieron la realización de algunos análisis de forma paralela para corroborar resultados en una muestra con mínima variación geográfica y/o temporal.

Como primera aproximación se estimaron los coeficientes de variación (CV) y desviación mediana absoluta (MAD por sus siglas en inglés) de las medidas de los dientes de *Lestodon armatus* para comparación entre los diferentes caracteres. Ambos estadísticos son ampliamente utilizados como estimadores de la variabilidad de los datos y permite obtener una idea inicial sobre diferencias entre éstos (Howell, 2005; Abdi, 2010)

Posteriormente, se realizaron análisis alométricos mediante una relación entre la variable y y la variable x descrita por la fórmula $y = bx^k$. Dicha relación entre los datos puede ser ajustada a una recta a travez de una transformación logarítmica. Esta línea se encuentra descrita por la fórmula $\text{Log}(y) = k * \text{Log}(x) + \text{Log}(b)$, donde k representa el valor de la pendiente de la recta. En una relación de isometría entre dos variables morfométricas lineales se espera una pendiente $k = 1$, indicando que ambas variables crecen a la misma tasa. Por otro lado, valores significativos menores a 1 indicarían un crecimiento relativo menor (alometría negativa) de una estructura mientras que valores significativos por encima de 1 (alometría positiva) indicarían un elevado crecimiento relativo de una estructura (Bonduriansky, 2010).

Para los análisis alométricos las variables fueron transformadas por medio de la aplicación de logaritmo para su comparación. La transformación logarítmica es de uso generalizado en estudios alométricos (Bonduriansky, 2010), aunque se debe destacar que existe una amplia discusión sobre su uso. Varios autores han expuesto críticas (Packard y Birchard, 2008; Packard y Boardman, 2008; Packard *et al.*, 2009), mientras que otros han defendido la transformación (Kerkhoff y Enquist, 2009; Mascaro *et al.*, 2011; Xiao *et al.*, 2011; Glazier, 2013). Si bien dicha discusión excede los objetivos de la presente tesis, con la finalidad de realizar comparaciones con resultados de otras investigaciones basadas en estudios alométricos, se decidió aplicar la transformación logarítmica. Se utilizó el método de regresión lineal SMA (“*standardized major axis*”, también conocido como “*reduced major axis*”; Warton *et al.*, 2006) para ajustar una línea a los datos, ya que es el indicado para analizar diferencias entre pendientes (Warton *et al.*, 2006). Los análisis fueron realizados con el software SMATR v3 (Warton *et al.*, 2012). Además, se utilizó el porcentaje de error estándar relativo (PRSE) para evaluar la calidad de los análisis. Este estadístico ha sido sugerido como indicador por varios autores (McCune *et al.*, 2002; Sileshi, 2014), considerando un valor inferior a 20-30% como necesario.

Considerando los especímenes para los cuales se contaba con medidas de largo total de la mandíbula y dientes se realizó un análisis de alometría estática (en la cual solo se consideran individuos adultos) para evaluar alejamientos significativos de la isometría (pendiente igual a 1) de la regresión alométrica (variable independiente: largo total de la mandíbula). Se utilizó el test *f* de Fisher (Fisher, 1970) para evaluar dichas diferencias.

En forma paralela, se realizaron análisis univariados para las diferentes mediciones sobre los dientes a los efectos de evaluar la existencia de bimodalidad en

sus dimensiones. Estos análisis fueron realizados a partir del ajuste de modelos de distribuciones normales mixtas (Dong, 1997). Los resultados de los ajustes a una distribución normal y una distribución normal mixta fueron contrastados por medio del criterio de información de Akaike (AICc) y “*Likelihood Ratio Test*” (LRT). En base a estos resultados, se utilizaron las probabilidades de pertenencia a cada distribución normal ajustada de cada espécimen para su asignación a una categoría (sexo “A” y sexo “B”) y se determinó la proporción de cada grupo en la muestra, así como los valores medios de cada grupo y el cociente entre los valores medios. En particular, se utilizaron los resultados de Tc (largo transversal del caniniforme) para categorizar a los ejemplares. Todos los análisis univariados fueron realizados con el software Past v3 (Hammer *et al.*, 2001).

Por último, se realizaron análisis bivariados entre Lt (largo total de la mandíbula) y las diferentes medidas dentales incluyendo especímenes juveniles y las asignaciones obtenidas anteriormente para evaluar trayectorias de crecimiento (alometría ontogenética). En primer lugar, se ajustaron modelos alométricos a los datos en conjunto y luego se ajustaron modelos a cada conjunto de datos definido a partir de la categorización por sexos. Las pendientes fueron evaluadas por medio del test *f* de Fisher para probar valores que se alejaran de la isometría. Los individuos juveniles fueron incluidos en ambos grupos debido a la dificultad de asignarles un grupo con la muestra presente y suponiendo que las diferencias sexuales en caracteres secundarios no serían significativas en individuos no adultos. Finalmente, para evaluar diferencias entre los molariformes de los especímenes asignados a cada categoría que pudiesen indicar diferentes estadios ontogenéticos como motivo de las diferencias en los caniniformes, se utilizaron los residuos de las regresiones de estos frente a Lt y se los comparó por medio del test *t* de Student (Zar, 1999).

El estudio de la variabilidad de los datos y los análisis univariados fueron realizados en forma paralela únicamente sobre los datos provenientes del sitio AdV.

Resultados

En relación a los datos morfométricos de los dientes, los estadísticos de variación de las diferentes variables muestran que los caniniformes en *L. armatus* son considerablemente más variables que los molariformes, con valores al menos ~2 veces más elevados (Tabla 2).

Tabla 2. Estadísticos de dispersión de las variables estudiadas. **CV.** Coeficiente de variación; **MAD.** Desviación mediana absoluta. Abreviaciones igual que en Tabla 1.

Lt vs.	Apc	Tc	Apm1	Tm1	Apm2	Tm2	Apm3	Tm3A	Tm3P
N	56	56	39	38	37	36	34	32	32
CV	21,77	22,32	8,94	12,43	10,92	8,7	10,37	12,5	9,01
MAD	4,95	4,15	1,7	1,5	1,9	0,95	2,5	1,95	1,4

Tabla 3. Resultados de los análisis de alometría estática. **PRSE.** Porcentaje de error estándar relativo. Abreviaciones igual que en Tabla 1.

Lt vs.	Apc	Tc	Apm1	Tm1	Apm2	Tm2	Apm3	Tm3A	Tm3P
N	15	15	15	14	15	14	15	13	13
Pendiente	2,488	2,998	1,259	1,729	1,637	1,063	1,504	1,466	1,153
Test F <i>p</i>	0,022	0,008	0,32	0,098	0,128	0,787	0,16	0,256	0,584
PRSE	25,7	23,6	22	26,3	26,5	23,8	24,9	29,9	26,5
r^2	0,295	0,403	0,483	0,329	0,247	0,448	0,338	0,219	0,389
ANOVA <i>p</i>	0,036	0,011	0,004	0,027	0,060	0,010	0,023	0,106	0,023

Por otro lado, los análisis de alometría estática (Tabla 3) mostraron una tendencia hacia la alometría positiva en los caniniformes, con pendientes significativamente superiores a 1 en el largo anteroposterior y especialmente en el transversal (Figura

2), mientras que los molariformes mostraron pendientes estadísticamente indistinguibles de 1. Cabe destacar que estos análisis fueron realizados con menor cantidad de datos que los análisis posteriores ya que se utilizaron medidas de longitud total de la mandíbula como proxy de tamaño. Si bien el número de muestras se encuentra dentro del sugerido por estudios recientes, no se descartan posibles variaciones en los resultados en caso de inclusión de más especímenes. De todas formas, estudios recientes (Brown y Vavrek, 2015) sugieren que los riesgos de obtener falsas alometrías (obtener un resultado que indique alometría positiva/negativa cuando en realidad existe isometría entre las variables) son escasos y, especialmente, casi independientes del tamaño de muestra una vez superado un N cercano a 10.

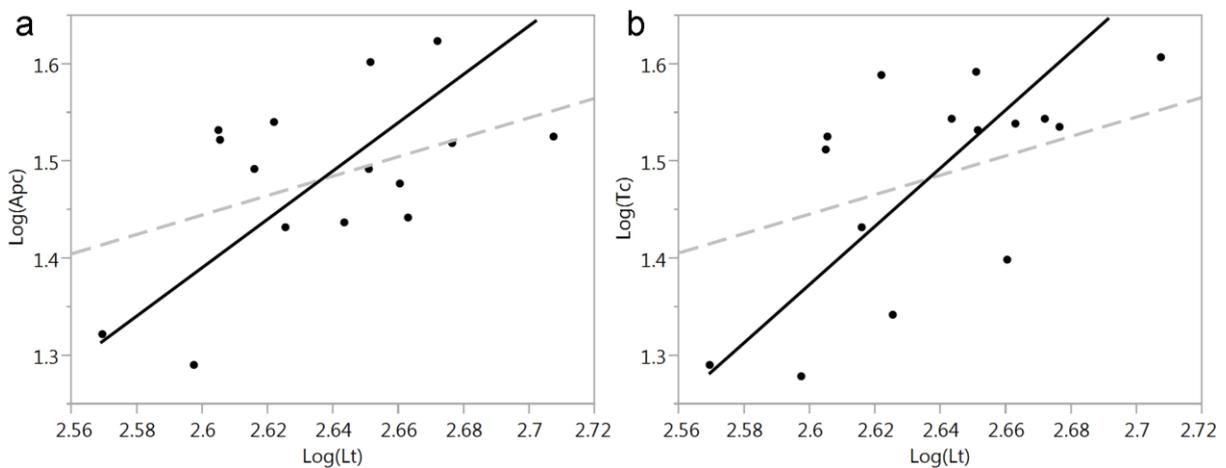


Figura 2. Regresión lineal por método SMA entre los logaritmos de la longitud total de la mandíbula (Lt) y **a)** largo anteroposterior del caniniforme (Apc) y **b)** largo transversal del caniniforme (Tc) en *L. armatus*. En ambos casos puede observarse una pendiente mayor a 1 (línea punteada) evidenciando alometría estática positiva.

Los análisis univariados (Tabla 4) mostraron las variables asociadas a los caniniformes como las únicas variables que se ajustan mejor a una distribución mixta con valores de $\Delta AIC > 2$ y LRT con $p < 0.05$ (Figura 3). Esto permitió la categorización de los especímenes en dos “sexos”, sexo “A” para los individuos con caniniformes

más grandes y sexo “B” para los individuos con caniniformes más pequeños. El resto de las variables mostraron mejores ajustes con un modelo con una única distribución normal. De todas formas, cabe destacar que el largo transversal del lóbulo posterior del molariforme 3 (Tm3P) mostró valores de AICc para el ajuste mixto escasamente mejores que el ajuste normal y un valor de p cercano a 0,05, indicando cierto acercamiento a la bimodalidad en el ancho del molariforme 3.

Tabla 4. Resultados de los ajustes de modelos normales y de normales mixtas. **lk.hood.** Likelihood; **LRT.** “Likelihood ratio test”. Abreviaciones igual que en Tabla 1.

	Apc	Tc	Apm1	Tm1	Apm2	Tm2	Apm3	Tm3A	Tm3P
N	56	56	39	38	37	36	34	32	32
Normal Log lk.hood	98,93	94,69	106,8	92,5	95,28	100,1	89,41	79,33	88,68
Normal AIC	-193,6	-185,2	-209,4	-180,7	-186,2	-195,9	-174,4	-154,2	-172,9
Normal Mix Log lk.hood	102,8	108,7	108,2	94,4	96,87	101,1	89,84	80,23	91,12
Normal Mix AIC	-196,7	-208,6	-207,3	-179,6	-184,5	-193	-170,3	-151	-172,8
Normal Mix LRT p	0,02	< 0,001	0,25	0,15	0,2	0,37	0,65	0,41	0,09
Prob. A	0,52	0,57							
Prob. B	0,48	0,43							
Media A	35,36	35,57							
Media B	24,10	23,28							
Media A/Media B	1,47	1,53							

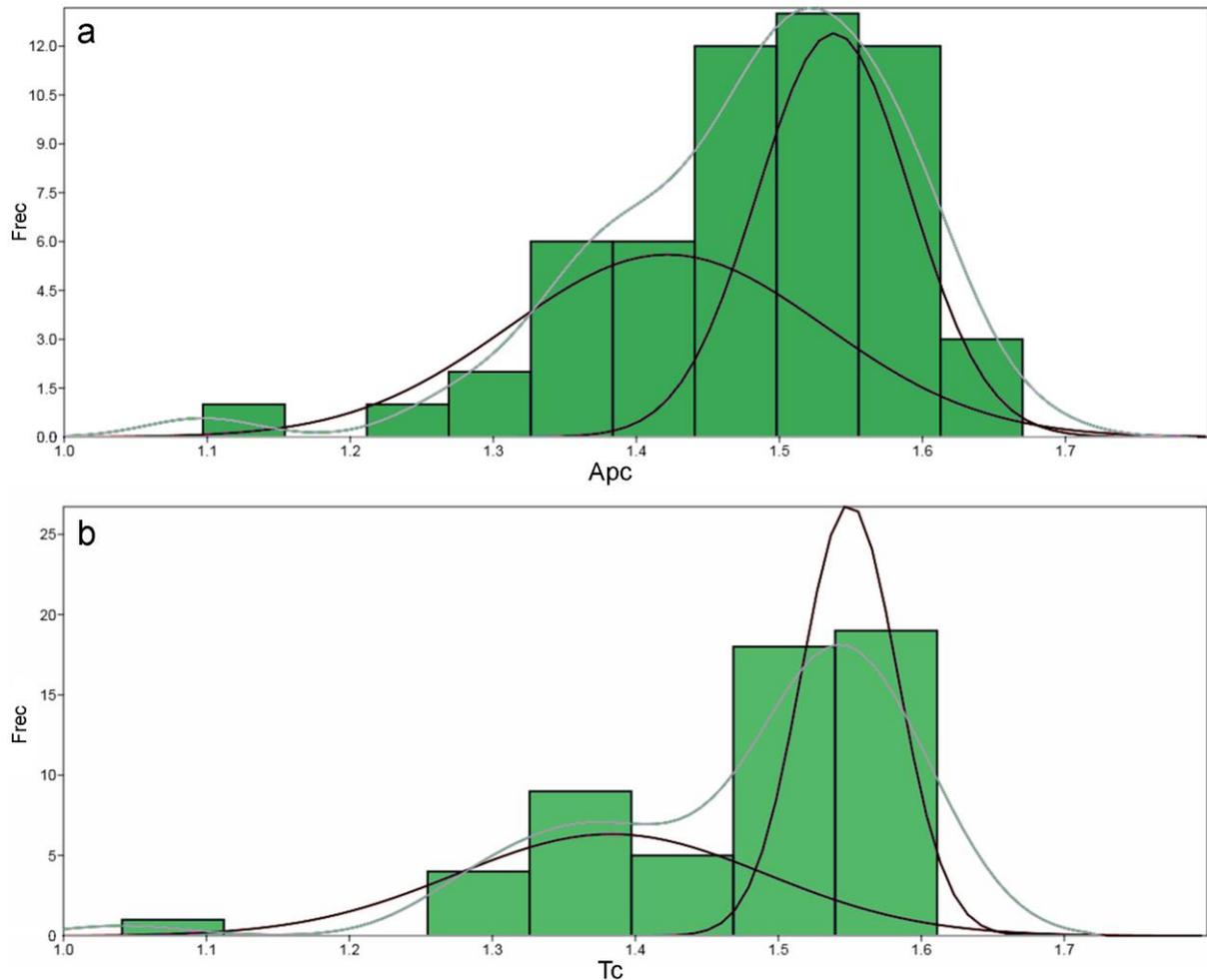


Figura 3. Ajuste de modelo normal mixto para los valores de **a)** largo anteroposterior del caniniforme (Apc) y **b)** largo transversal del caniniforme (Tc) de *L. armatus*. Las líneas negras representan las dos distribuciones normales ajustadas por el modelo mientras que la línea gris muestra la estimación de la función de densidad por medio del método Kernel.

En relación a los análisis de alometría ontogenética (Tabla 5), todas las variables mostraron alta correlación con Lt al considerarse los datos en conjunto. Por otro lado, ambas medidas de los caniniformes mostraron alometría positiva significativa mientras que solo el largo anteroposterior del molariforme 3 (Apm3) mostró alejamiento significativo de la isometría entre los molariformes. Al considerar las categorías obtenidas a partir de los análisis univariados, únicamente el grupo “A”, correspondiente a los individuos de caniniforme grande, mostró alometría positiva significativa para el caniniforme (Figura 4a,b) mientras que ambos grupos no se alejaron de la isometría para el resto de los dientes excepto el grupo “B” para Apm3

(Figura 4c). Por otro lado, se observó que los residuos de Tm3P vs Lt (Figura 4d) mostraron diferencias significativas ($p = 0.017$ en test de Student) entre los grupos, opuestas a las encontradas en los caniniformes, indicando que aquellos individuos con caniniformes más pequeños presentan molariformes significativamente más grandes para su tamaño (Figura 5).

Tabla 5. Resultados de los análisis de alometría ontogenética. **PRSE.** Porcentaje de error estándar relativo. Abreviaciones igual que en Tabla 1.

Lt vs.	Apc	Tc	Apm1	Tm1	Apm2	Tm2	Apm3	Tm3A	Tm3P
N	17	17	17	15	17	15	17	14	14
Pendiente	1,615	1,842	1,161	1,161	1,239	0,8025	1,312	1,089	0,9358
Test F p	0,002	<0,001	0,121	0,45	0,106	0,173	0,018	0,667	0,678
PRSE	14,8	14,3	9,9	21,2	13,7	16,9	11,3	21,5	17,3
r^2	0,72	0,74	0,88	0,52	0,76	0,69	0,84	0,55	0,71
ANOVA p	<0,001	<0,001	<0,001	0,002	<0,001	<0,001	<0,001	0,002	<0,001
Pendiente A	1,53	1,7	1,14	1	1,23	0,73	1,3	1,1	0,89
Pendiente B	1,41	1,31	1,25	1,07	1,29	0,75	1,39	0,99	1,01
Test F p A	0,013	<0,001	0,232	0,979	0,193	0,119	0,051	0,705	0,502
Test F p B	0,157	0,271	0,174	0,848	0,081	0,244	0,023	0,782	0,976
PRSE A	10,8	16,4	11,3	28,5	16,8	21,5	13,7	28,5	20,1
PRSE B	27,8	27,5	17,7	39,7	15,2	31,3	13,2	10,7	15,2
r^2 A	0,79	0,91	0,9	0,53	0,78	0,73	0,85	0,61	0,81
r^2 B	0,79	0,79	0,92	0,7	0,94	0,82	0,96	0,99	0,96
ANOVA p A	<0,001	<0,001	<0,001	0,017	<0,001	0,002	<0,001	0,013	0,001
ANOVA p B	0,008	0,009	0,001	0,041	<0,001	0,015	<0,001	<0,001	0,001

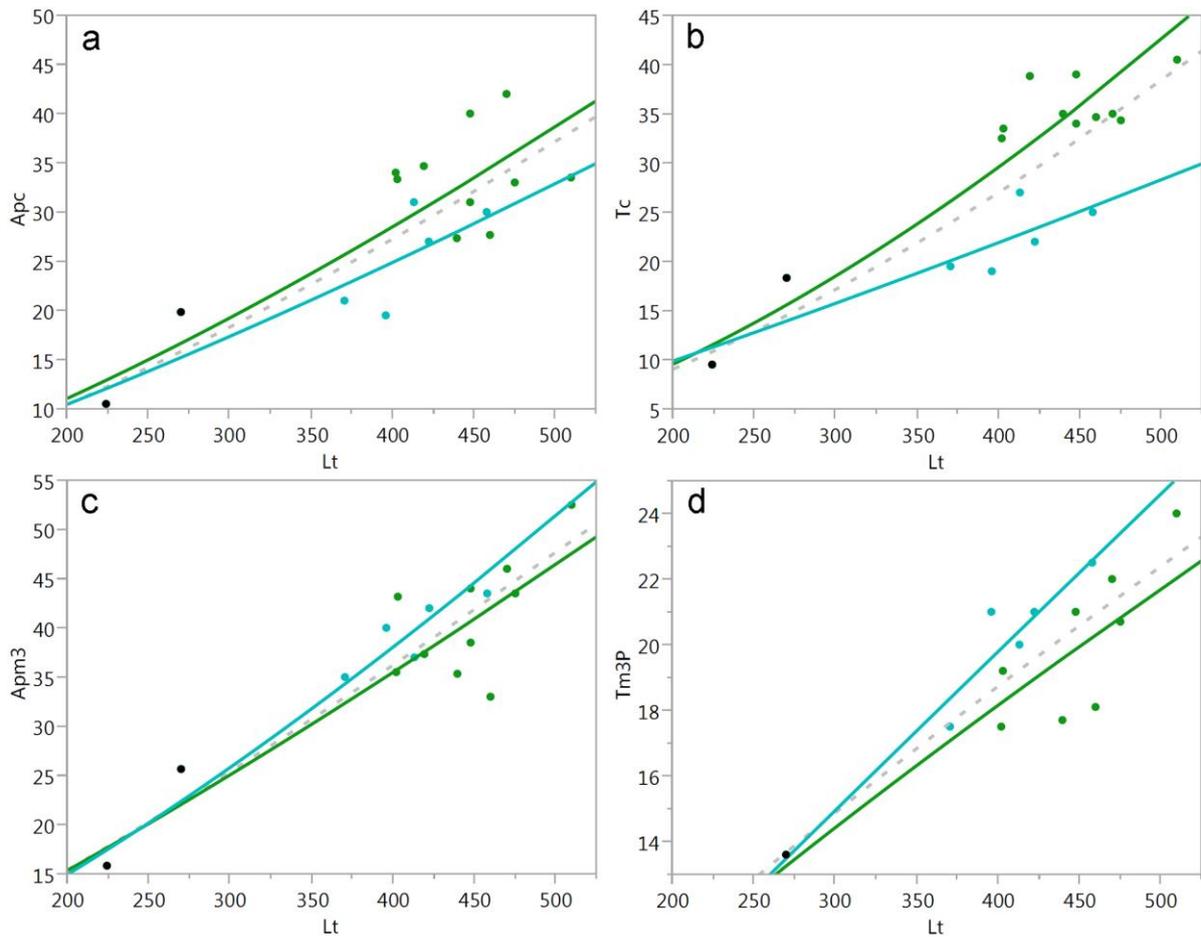


Figura 4. Regresión lineal por método SMA entre los logaritmos de la longitud total de la mandíbula (Lt) y **a)** largo anteroposterior del caniniforme (Apc); **b)** largo transversal del caniniforme (Tc); **c)** largo anteroposterior del molariforme 3 (Apm3) y **d)** largo transversal del lóbulo posterior del molariforme 3 (Tm3P) en *L. armatus*. Los puntos y la línea verdes corresponden a los especímenes de caniniforme grande mientras que los puntos y la línea celestes corresponden a los especímenes de caniniformes pequeños. Los puntos negros corresponden a los individuos juveniles a los cuales no se les atribuyó un sexo determinado. La línea punteada marca la regresión de los datos en conjunto sin diferenciación por sexo. Los ejes se encuentran en su escala original para una mejor visualización de las trayectorias de crecimiento.

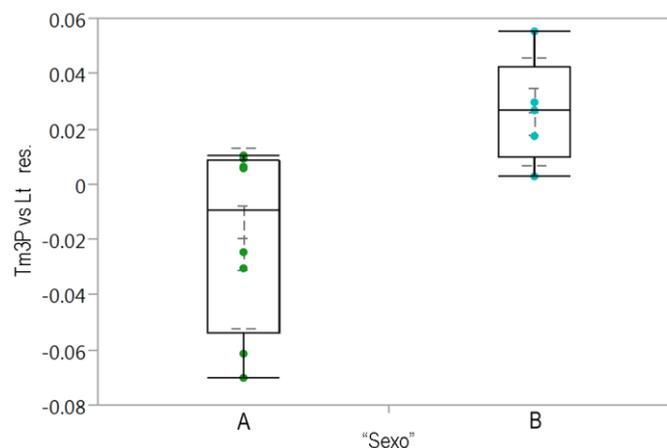


Figura 5. Boxplot mostrando las diferencias entre los residuos de la regresión entre los $\log(\text{Tm3P})$ vs $\log(\text{Lt})$ en relación al “sexo” asignado (A: individuos de caniniforme grande, B: individuos de caniniforme pequeño). Las cajas muestran la mediana, primer y tercer cuartil; los bigotes muestran los límites máximos y mínimos, mientras que las barras representan la desviación estándar y el error estándar.

Por último, los valores de variabilidad de los datos al considerar únicamente la muestra del sitio AdV mostraron los mismos resultados que la muestra completa. Además, los análisis univariados sobre los datos de AdV mostraron la existencia de una distribución bimodal solo en los caniniformes, y en particular, tanto los valores como las proporciones entre los grupos, fueron altamente similares a la muestra completa (Tabla 6).

Tabla 6. Estadísticos de dispersión de las variables estudiadas y resultados de los ajustes de modelos normales y de normales mixtas, considerando solo los datos provenientes del sitio Arroyo del Vizcaíno. **CV.** Coeficiente de variación; **lk.hood.** Likelihood; **LRT.** “Likelihood ratio test”; **MAD.** Desviación mediana absoluta. Abreviaciones igual que en Tabla 1.

	Apc	Tc	Apm1	Tm1	Apm2	Tm2	Apm3	Tm3A	Tm3P
N	19	19	8	7	8	7	7	6	6
CV	17,6	15,2	3,32	9,085	5,242	5,419	5,959	11,82	7,615
MAD	5	3,4	0,65	1,8	0,75	0,3	1,4	2,15	1,25
	Apc	Tc	Apm1	Tm1	Apm2	Tm2	Apm3	Tm3A	Tm3P
N	19	19	8	7	8	7	7	6	6
Normal Log lk.hood	39,29	41,21	30,39	19,67	26,92	23,32	22,65	15,18	17,98
Normal AIC	-73,84	-77,68	-54,37	-32,33	-47,44	-39,64	-38,29	-22,36	-27,95
Normal Mix Log lk.hood	43,71	46,46	33,13	21,72	29,08	24,56	25,63	16,79	20,47
Normal Mix AIC	-76,57	-82,06	-44,93	-15,45	-36,83	-21,11	-23,26	14,41	7,06
Normal Mix LRT p	0,012	0,005	0,065	0,129	0,115	0,289	0,051	0,200	0,083
Prob. A	0,39	0,68							
Prob. B	0,62	0,32							
Media A	38,63	35,71							
Media B	28,60	26,47							
Media A/Media B	1,35	1,35							

Discusión

Es posible observar una clara diferenciación en la variabilidad intraespecífica de los caniniformes inferiores que no ocurre en el resto de los dientes en *Lestodon armatus*. En general, todos los abordajes realizados arrojaron resultados que apoyan la hipótesis de dimorfismo sexual en *L. armatus* en relación al tamaño de la sección los caniniformes, incluyendo alometría positiva, bimodalidad y divergencia de trayectorias de crecimiento. A su vez, dichas señales no fueron obtenidas para el resto de los dientes.

Si bien investigaciones previas no encontraron evidencias de dimorfismo de tamaños (Czerwonogora y Fariña, 2013), algo similar ocurre en el milodóntido *Paramylodon*, en el cual solo se observa dimorfismo en relación a la robustez de su cráneo y a la morfología y tamaño de sus caniniformes (McDonald, 2006). Por otro lado, el dimorfismo sexual de tamaño es claro en el megatérido *Eremotherium* (Cartelle y Bohórquez, 1982)), algo esperado según hipótesis que plantean un aumento del dimorfismo sexual en organismo de mayor tamaño corporal en diversos grupos de mamíferos (Weckerly, 1998). Al mismo tiempo, dichas hipótesis podrían explicar la ausencia de un claro dimorfismo sexual de tamaño en los perezosos actuales, debido a su reducido tamaño corporal y sus modificaciones fisiológicas y comportamentales (Hautier, *et al.*, 2014).

Al mismo tiempo, la obtención de resultados altamente similares al considerar únicamente individuos en el sitio AdV, con edad geológica acotada y con presencia de gran número de individuos, resulta importante para descartar posibles variaciones geográficas o temporales que pudiesen sesgar los resultados. Además, dada la amplia presencia de dimorfismo sexual en los mamíferos y la clara tendencia a ser los machos aquellos que presentan mayor tamaño o morfologías más complejas

ligadas a la exhibición o a luchas (Isaac, 2005; Bro-Jørgensen, 2007), parece razonable pensar en los individuos de *L. armatus* de caniniforme grande como machos.

En este sentido, la existencia de un claro dimorfismo en el tamaño de los caniniformes ofrece evidencias claras a favor de la presencia de selección sexual en *L. armatus* en relación al tamaño de los caniniformes y permite suponer la ocurrencia de luchas intrasexuales (considerando a los caniniformes como armamento) o la exhibición sexual relacionada a la elección de pareja. De igual forma, el grado de dimorfismo sexual puede ofrecer información sobre el sistema de apareamiento ya que en muchos grupos de mamíferos se observa cierta correlación (Jarman, 1983).

Dado que no existen organismos actuales estrechamente emparentados con *Lestodon* que puedan ser considerados como buenos análogos (Vizcaíno *et al.*, 2017) y que en los perezosos arborícolas actuales no se observa un dimorfismo sexual claro (Hautier *et al.*, 2014), resulta inevitable tener en cuenta otros grupos de mamíferos para realizar comparaciones. De esta forma, se pueden considerar diferentes mamíferos en los cuales se observa una relación clara entre la presencia y el grado de dimorfismo sexual, y diferentes comportamientos sociales y sistemas de apareamiento. Por ejemplo, en los primates, un dimorfismo sexual elevado en el canino se relaciona fuertemente con sistemas poligínicos y el aumento de la lucha entre machos mientras que dimorfismos más leves pueden relacionarse con sistemas de fisión-fusión y la ausencia de dimorfismo con monogamia (Leutenegger y Kelly, 1977; Kay *et al.*, 1988). De forma similar, en carnívoros se observan mayores niveles de competencia intrasexual y mayor grado de dimorfismo en especies con sistemas poligínicos (Gittleman y Van Valkenbu, 1997). Por otro lado, en elefantes se observa cierto grado de dimorfismo sexual en las defensas y un sistema de fisión-fusión muy

dinámico donde los grupos se forman y se separan durante diferentes periodos del día (Archie *et al.*, 2006). Algo similar ocurre en rinocerontes, donde se observan intensas luchas intrasexuales en sistemas poligínicos sin existencia de grupos coherentes (Laurie, 1982; Owen-Smith, 1988; Dinerstein, 1991). Por otro lado, en hipopótamos, donde existe un leve dimorfismo sexual de tamaño, pero un claro dimorfismo en los caninos, ocurren intensas luchas entre machos y formación de grupos de hembras con macho dominante y grupos de machos solteros (Owen-Smith, 1988; Eltringham, 1999).

De este modo, considerando un medio a alto grado de dimorfismo sexual en *Lestodon* y lo observado en ungulados actuales, se podría inferir un sistema poligínico, con o sin formación de grupos segregados sexualmente, con épocas de apareamiento y competencia entre machos y/o exhibición sexual relacionada a selección de pareja. Por otro lado, considerando un modelo similar a lo observado en carnívoros y primates actuales, se podría inferir un sistema poligínico con formación de grupos con machos dominantes, con una intensa competencia entre machos.

De forma adicional, fue posible comprobar que los individuos con caniniformes pequeños presentan m³ significativamente más anchos para su tamaño que los individuos con caniniformes grandes. Dicho resultado descarta toda posibilidad de que diferentes estadios ontogenéticos sean responsables de las diferencias observadas en los caniniformes entre los diferentes especímenes. Además, resulta interesante mencionar que, en humanos, las hembras presentan molares más grandes al controlar por tamaño corporal (Wolpoff, 1985). Esta diferenciación podría estar ligada a los altos requerimientos energéticos relacionados al embarazo y la lactancia. Además, como fue previamente mencionado por Montenegro y Rinderknecht (2009), los individuos juveniles observados presentaron el diastema

típico entre el caniniforme y el primer molariforme, pero no evidenciaron el extremo desplazamiento lateral del caniniforme o diferencias claras en su tamaño. Estas observaciones permiten suponer un crecimiento del caniniforme diferente entre ambos sexos que se exacerbaría en individuos de más edad cercanos a la maduración sexual.

Por último, no se puede descartar que exista una selección actuando también en las hembras. Como es el caso de los cuernos en muchas especies de artiodáctilos cuyos machos están sometidos a selección sexual, en las hembras los cuernos también son seleccionados, pero como estructuras para la defensa frente a depredadores (Bro-Jørgensen, 2007).

Bibliografía

- Abdi, H. (2010). Coefficient of variation. *Encyclopedia of research design*, 1, 169-171.
- Alatalo, R. V., Höglund, J., y Lundberg, A. (1988). Patterns of variation in tail ornament size in birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 34(4), 363-374.
- Andersson, M. B. (1994). *Sexual selection*. Princeton University Press, 599 pp.
- Archie, E. A., Morrison, T. A., Foley, C. A., Moss, C. J., y Alberts, S. C. (2006). Dominance rank relationships among wild female African elephants, *Loxodonta africana*. *Animal Behaviour*, 71(1), 117-127.
- Bargo, M. S. (2001). El aparato masticatorio de los perezosos terrestres (Xenarthra, Tardigrada) del Pleistoceno de la Argentina. Morfometría y biomecánica. Unpublished PhD thesis. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 400.
- Bargo, M. S., De Iuliis, G., y Vizcaíno, S. F. (2006). Hypsodonty in Pleistocene ground sloths. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51(1)-53-61.
- Bonduriansky, R. (2007). Sexual selection and allometry: a critical reappraisal of the evidence and ideas. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 61(4), 838-849.
- Bro-Jørgensen, J. (2007). The intensity of sexual selection predicts weapon size in male bovids. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 61(6), 1316-1326.
- Brown, C. M., y Vavrek, M. J. (2015). Small sample sizes in the study of ontogenetic allometry; implications for palaeobiology. *PeerJ*, 3, e818.
- Cartelle, C., y Bohórquez, G. A. (1982). *Eremotherium laurillardii* LUND, 1842. Parte I. Determinação específica e dimorfismo sexual. *Iheringia Serie Geologia* 7: 45-63.

- Czerwonogora, A. (2010). Morfología, sistemática y paleobiología de los perezosos gigantes del género *Lestodon* Gervais 1855 (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada) (Doctoral dissertation, PhD thesis. Universidad Nacional de La Plata, Argentina).
- Czerwonogora, A., y Fariña, R. A. (2013). How many Pleistocene species of *Lestodon* (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada)? *Journal of Systematic Palaeontology*, 11(2), 251-263.
- Dinerstein, E. (1991). Sexual dimorphism in the greater one-horned rhinoceros (*Rhinoceros unicornis*). *Journal of Mammalogy*, 72(3), 450-457.
- Dong, Z. (1997). Mixture analysis and its preliminary application in archaeology. *Journal of Archaeological Science*, 24(2), 141-162.
- Eltringham, S. K. (1999). *The hippos: natural history and conservation*. Princeton University Press, 256 pp.
- Esteban, G. I. (1996). Revisión de los Mylodontinae cuaternarios (Edentata, Tardigrada) de Argentina, Bolivia y Uruguay. Sistemática, Filogenia, Paleobiología, Paleozoogeografía y Paleoecología. Unpublished PhD, Universidad Nacional de Tucuman, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Tucuman, 335 pp.
- Fisher, F. M. (1970). Tests of equality between sets of coefficients in two linear regressions: An expository note. *Econometrica: Journal of the Econometric Society*, 38(2), 361-366.
- Gittleman, J. L., y Valkenburgh, B. V. (1997). Sexual dimorphism in the canines and skulls of carnivores: effects of size, phylogeny, and behavioural ecology. *Journal of Zoology*, 242(1), 97-117.
- Glazier, D. S. (2013). Log-transformation is useful for examining proportional relationships in allometric scaling. *Journal of theoretical biology*, 334, 200-203.

- Gould, S. J. (1973). Positive allometry of antlers in the "Irish elk", *Megaloceros giganteus*. *Nature*, 244(5415), 375.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., y Ryan, P. D. (2001). PAST-Palaeontological statistics. www.uv.es/~pardomv/pe/2001_1/past/pastprog/past.pdf, acessado em, 25(07), 2009.
- Hautier, L., Billet, G., Eastwood, B., y Lane, J. (2014). Patterns of morphological variation of extant sloth skulls and their implication for future conservation efforts. *The Anatomical Record*, 297(6), 979-1008.
- Howell, D. C. (2005). Median Absolute Deviation. En *Encyclopedia of Statistics in Behavioral Science* (eds B. S. Everitt y D. C. Howell). doi:10.1002/0470013192.bsa384.
- Isaac, J. L. (2005). Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. *Mammal Review*, 35(1), 101-115.
- Jarman, P. J. (1983). Mating system and sexual dimorphism in large, terrestrial, mammalian herbivores. *Biological Reviews*, 58, 485-520.
- Kay, R. F., Plavcan, J. M., Glander, K. E., y Wright, P. C. (1988). Sexual selection and canine dimorphism in New World monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 77(3), 385-397.
- Kerkhoff, A. J., y Enquist, B. J. (2009). Multiplicative by nature: why logarithmic transformation is necessary in allometry. *Journal of Theoretical Biology*, 257(3), 519-521.
- Knell, R. J., Naish, D., Tomkins, J. L., y Hone, D. W. (2013). Sexual selection in prehistoric animals: detection and implications. *Trends in ecology & evolution*, 28(1), 38-47.

- Laurie, A. (1982). Behavioural ecology of the Greater one-horned rhinoceros (*Rhinoceros unicornis*). *Journal of Zoology*, 196(3), 307-341.
- Leutenegger, W., y Kelly, J. T. (1977). Relationship of sexual dimorphism in canine size and body size to social, behavioral, and ecological correlates in anthropoid primates. *Primates*, 18(1), 117-136.
- Mallon, J. C. (2017). Recognizing sexual dimorphism in the fossil record: lessons from nonavian dinosaurs. *Paleobiology*, 43(3), 495-507.
- Mascaro, J., Litton, C. M., Hughes, R. F., Uowolo, A., y Schnitzer, S. A. (2011). Minimizing bias in biomass allometry: model selection and log-transformation of data. *Biotropica*, 43(6), 649-653.
- McCune, B., Grace, J. B., y Urban, D. L. (2002). *Analysis of ecological communities* (Vol. 28). Gleneden Beach, OR: MjM software design.
- McDonald, H. G. (2006). Sexual dimorphism in the skull of Harlan's ground sloth. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 510, 1-9.
- Montenegro, F. H. y Rinderknecht, A. (2009). Primary analisis of the ontogenetic cranial development of the genus *Lestodon* (Xenarthra, Mylodontidae). 10^o International Mammalogical Congress (Mendoza), Abstracts: 303.
- Owen-Smith, R. N., (1988). *Megaherbivores: the influence of very large body size on ecology*. Cambridge University Press, New York, 369 pp.
- Packard, G. C., y Birchard, G. F. (2008). Traditional allometric analysis fails to provide a valid predictive model for mammalian metabolic rates. *Journal of Experimental Biology*, 211(22), 3581-3587.

- Packard, G. C., y Boardman, T. J. (2008). Model selection and logarithmic transformation in allometric analysis. *Physiological and Biochemical Zoology*, 81(4), 496-507.
- Packard, G. C., Boardman, T. J., y Birchard, G. F. (2009). Allometric equations for predicting body mass of dinosaurs. *Journal of Zoology*, 279(1), 102-110.
- Petrie, M. (1992). Are all secondary sexual display structures positively allometric and, if so, why? *Animal Behaviour*, 43(1), 173-175.
- Pomiankowski, A., y Møller, A. P. (1995). A resolution of the lek paradox. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 260(1357), 21-29.
- Prieto-Márquez, A., Gignac, P. M., y Joshi, S. (2007). Neontological evaluation of pelvic skeletal attributes purported to reflect sex in extinct non-avian archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(3), 603-609.
- Saitta, E. T. (2015). Evidence for sexual dimorphism in the plated dinosaur *Stegosaurus mjosi* (Ornithischia, Stegosauria) from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of western USA. *PloS one*, 10(4), e0123503.
- Shine, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64(4), 419-461.
- Sileshi, G. W. (2014). A critical review of forest biomass estimation models, common mistakes and corrective measures. *Forest Ecology and Management*, 329, 237-254.
- Vizcaíno, S. F., Toledo, N., y Bargo, M. S. (2017). Advantages and limitations in the use of extant xenarthrans (Mammalia) as morphological models for paleobiological reconstruction. *Journal of Mammalian Evolution*, 1-11. <https://doi.org/10.1007/s10914-017-9400-2>

- Warton, D. I., Wright, I. J., Falster, D. S., y Westoby, M. (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81(2), 259-291.
- Warton, D. I., Duursma, R. A., Falster, D. S., y Taskinen, S. (2012). smatr 3—an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 257-259.
- Weckerly, F. W. (1998). Sexual-size dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. *Journal of Mammalogy*, 79(1), 33-52.
- Wolpoff, M. H. (1985). Tooth size-body size scaling in a human population. En: *Size and scaling in primate biology* (pp. 273-318). Springer, Boston, MA.
- Xiao, X., White, E. P., Hooten, M. B., y Durham, S. L. (2011). On the use of log-transformation vs. nonlinear regression for analyzing biological power laws. *Ecology*, 92(10), 1887-1894.
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical analysis*. Pearson Higher Ed, 663 pp.

Capítulo 3

Función de los caniniformes de *Lestodon armatus*

Introducción

Los perezosos poseen una dentición característica, muchas veces teniendo un primer diente con morfología de caniniforme. La presencia de caniniforme es común en los Mylodontinae, Megalonychidae y algunos Notrotheriidae, por otro lado, su modificación en molariforme se registra por ejemplo en los Scelidotheriinae y Megatheriinae, mientras que su pérdida completa se encuentra bien registrada en los Nothrotheriidae más derivados. Entre los perezosos actuales, *Bradypus* no presenta caniniforme mientras que el megaloníquido *Choloepus* posee un caniniforme con proyección vertical (Naples, 1982). El uso del caniniforme en *Choloepus* se encuentra relacionado principalmente con la adquisición del alimento y con función de corte (Naples, 1985), aunque también existen registros de su utilización en la defensa activa frente a amenazas (Naples, 1982). Además, el desgaste de los caniniformes y la formación de la superficie de oclusión en *Choloepus* se produce por la interacción entre ambos caniniformes en movimientos exclusivos e independientes, no relacionados con el uso en la alimentación (Naples, 1985). Dada la inexistencia de parientes cercanos a *Lestodon armatus* y la imposibilidad de realizar observaciones del uso del caniniforme en la gran mayoría de los perezosos, *Choloepus* representa en cierto grado un análogo actual que permite un punto de partida comparativo. En *Lestodon* el caniniforme toma una orientación más labial (característica de los milodontinos) en comparación a *Choloepus*, con una proyección lateral del alveolo en

relación al resto de los dientes y un aumento del tamaño relativo considerable. Por otro lado, perezosos terrestres más cercanamente emparentados con *L. armatus*, como *Myiodon darwini* o *Glossotherium robustum*, presentan morfologías diferentes, con el caniniforme modificado en molariforme en *M. darwini* (consecuencia de la pérdida del primer diente superior) y el caniniforme más alineado y contínuo con los molariformes en *G. robustum*.

En este aspecto, los caniniformes de *Lestodon* podrían considerarse como análogos a las “defensas” o “colmillos” (incisivos o caninos ampliamente modificados, con crecimiento continuo y con proyección por fuera de la cavidad oral) presentes en otros grupos de mamíferos como Hippopotamidae (*Hippopotamus*), Moschidae (*Moschus*), Odontoceti (*Monodon*), Pinnipedia (*Odobenus*), Proboscidea (*Elephas*, *Loxodonta*), Rhinocerotidae (*Rhinoceros*), Sirenia (*Dugong*) y Suidae (*Babyrousa*, *Hylochoerus*, *Phacochoerus*, *Potamochoerus*, *Sus*) (Mansfield, 1958; Peyer, 1968; Schmidt y Neil, 1971; Marsh, 1980; Best, 1981; Haynes, 1991; Hillson, 2005; Muhlbachler, 2005). En estos mamíferos, estos grandes dientes son utilizados como armamento y/o exhibición sexual (Silverman y Dunbar, 1980; Haynes, 1991; Lincoln, 1994; Anderson, 2002) o para la obtención de alimento (Haynes, 1991; Domning, 2001; Domning y Beatty, 2007).

Por otra parte, recientemente se ha incrementado el uso de reconstrucciones tridimensionales, simulaciones y análisis de elementos finitos (FEA por sus siglas en inglés) para el estudio de diversas estructuras biológicas. Estas técnicas permiten evaluar cargas en formas complejas o irregulares, mediante su aproximación a un marco reconocido de entidades geométricas. Por este motivo, son ampliamente utilizadas en estudios de estructuras biológicas, ya que permiten apreciar sus reacciones frente a diferentes escenarios posibles (Richmond *et al.*, 2005; Ross,

2005). En paleontología, se han analizado estructuras craneanas (Whitenack *et al.*, 2011; Young *et al.*, 2012) y postcraneanas (Arbour y Snively, 2009; Milne y O'Higgins, 2012). Además, su utilización se ha extendido al estudio de diversos rasgos sexuales para conocer su funcionamiento e importancia durante el apareamiento. Los FEA han sido aplicados al estudio de cuernos en escarabajos dinastinos (McCullough *et al.*, 2014) y mandíbulas en escarabajos lucánidos (Goyens *et al.*, 2015) en combates intraespecíficos. En otro ejemplo, Farke (2008) utiliza FEA para el estudio de los cuernos en cabras durante las luchas intraespecíficas. Por dicho motivo, McCullough *et al.* (2016) sugieren al FEA como una metodología ideal para el estudio de estructuras exageradas, especialmente armamentos, que puedan ser producto de la selección sexual.

Por otro lado, la estructura de los dientes se encuentra directamente relacionada a la composición de la dieta (Lucas, 2004) y los procesos de abrasión y atrición (o atricción) ocurridos durante la masticación generan desgaste en la superficie oclusal de los dientes (Teaford, 1991). Estas señales microscópicas en la superficie de los dientes se producen a partir de los contactos entre el alimento (y otros objetos abrasivos presentes en esta como sedimentos) y el diente o entre diente y diente, y se encuentran estrechamente relacionadas a la dieta del individuo (Solounias y Semprebon, 2002; Organ *et al.*, 2006; Scott *et al.*, 2006). Dicha correlación permite a su vez efectuar comparaciones entre animales extintos y actuales a los efectos de obtener información sobre la dieta de las formas extintas (Van Valkenburgh *et al.*, 1990; Semprebon *et al.*, 2004; Green *et al.*, 2005; Ungar *et al.*, 2007). Si bien la mayor parte de estos estudios se realizan sobre esmalte (común en la mayoría de los mamíferos), investigaciones recientes han comprobado su utilidad en la dentina de perezosos fósiles (Green, 2009a,b; Green y Resar, 2012; Haupt *et al.*, 2013; Resar *et*

al., 2013; Green y Kalthoff, 2015; McAfee y Green, 2015; Kalthoff y Green, 2017). Al mismo tiempo, otros investigadores han utilizado estas técnicas para la identificación del movimiento de la mandíbula durante la oclusión del caniniforme en el cinodonte *Exaeretodon argentinus* (Kubo *et al.*, 2017) o para evaluar el uso de los incisivos modificados en el proboscideo *Platybelodon* (Semperebon *et al.*, 2016). Por último, cabe destacar que este tipo de análisis ha sido utilizado recientemente para estudiar el uso de dientes de gran tamaño en dicinodontes y su potencial uso en la alimentación o la exhibición sexual (Green, 2010).

El objetivo de los análisis realizados en esta sección se encuentra centrado en la exploración de hipótesis funcionales para el caniniforme de *Lestodon armatus* por medio de dos técnicas novedosas en paleontología. Por un lado, se aplicaron análisis de elementos finitos para evaluar el funcionamiento de la mandíbula frente a la oclusión del caniniforme en comparación con la oclusión de los molariformes en diferentes perezosos, y de esta forma, evaluar el potencial uso en actividades más extenuantes que el procesamiento del alimento. Y por el otro, se realizaron observaciones de desgaste microscópico sobre la superficie oclusal del caniniforme y los molariformes de diferentes perezosos a los efectos de descartar el uso del caniniforme durante el procesamiento del alimento en *L. armatus*. En base a dicho objetivo se plantean las siguientes hipótesis: - La mandíbula de *L. armatus* presenta menores tensiones durante la oclusión del caniniforme en comparación a la oclusión del molariforme (esperada durante el procesamiento del alimento). - La mandíbula de *L. armatus* presenta menores tensiones durante la oclusión del caniniforme en comparación a otros perezosos. - No se observa desgaste microscópico en la superficie del caniniforme de *L. armatus* que pueda ser relacionado a algún uso durante la obtención o el procesamiento del alimento.

Materiales y Métodos

Se realizaron digitalizaciones 3D de superficie de mandíbulas de tres especies fósiles: *Lestodon armatus* (MPRSC 899), *Glossotherium robustum* (MNHN 914) y *Myiodon darwini* (CAV 379), por medio de métodos de escaneo por luz estructurada con un equipo DAVID-SLS2 y el software DAVID3. Además, se obtuvo un modelo tridimensional del perezoso actual *Choloepus hoffmanni* del repositorio en línea Digimorph (Rowe, 2002). Los modelos tridimensionales fueron procesados con el software Meshlab v2016.12 (Cignoni *et al.*, 2008). Luego se realizaron mayas sólidas de tetraedros por medio del software NetGen v6.0 (Schöberl, 1997). Los análisis por medio del método de elementos finitos fueron realizados con el software FeBio v2.7 (Maas *et al.*, 2012).

Las especies consideradas presentan diferentes configuraciones en su dentición que permiten realizar comparaciones de gran interés para evaluar los caniniformes en *Lestodon*. En primer lugar, *Glossotherium* y *Myiodon* representan perezosos terrestres gigantes de gran parentesco filogenético con *Lestodon* y que convivieron ampliamente con éste (Varela y Fariña, 2016). A su vez, *Glossotherium* presenta caniniforme, pero éste se encuentra mucho menos desplazado lateralmente y en línea con la serie molariforme, además, no presenta un diastema considerable entre el caniniforme y la serie molariforme. Por su parte, *Myiodon* no presenta caniniforme, teniendo el diente más anterior morfología de molariforme y estando totalmente en línea e inmediato al resto de la serie molariforme. Por último, *Choloepus* se encuentra lejanamente emparentado con *Lestodon* y, aunque extremadamente disímil en la

mayoría de sus características, presenta caniniformes muy desarrollados, con proyección vertical y con documentada función durante la alimentación (Naples, 1985)

Las mandíbulas fueron tratadas como sólidos homogéneos y se asignaron materiales con propiedades isotrópicas. Si bien modelos más detallados, con diferenciación de estructuras y materiales pueden mejorar los resultados, el objetivo principal de esta tesis se centra en grandes diferencias estructurales en la mandíbula durante el uso del caniniforme en base a comparaciones entre diferentes taxones, por lo cual, se considera que la simplificación no perjudica los resultados (Gil Espert *et al.*, 2015).

Las propiedades del material fueron obtenidas de la literatura. Dado que no existen estimaciones del módulo de Young o coeficiente de Poisson específicos para xenartros, se utilizaron valores de hueso laminar en carnívoros, con módulo de Young de 20 GPa y coeficiente de Poisson de 0.3 (Tseng, 2008; Tseng *et al.*, 2011).

Los modelos fueron fijados en todos los casos en el cóndilo mandibular para simular la articulación con el cráneo. Se delimitaron las áreas de inserción de los músculos masetero, temporal y pterigoideo y sus respectivas líneas de acción, en base a descripciones existentes en la literatura (Naples, 1982, 1985; Bargo y Vizcaíno, 2008). En todos los casos se utilizó una fuerza por unidad de área homogénea igual a 0.3 N/mm^2 (Wroe *et al.*, 2005), lo que permitió realizar las diferentes simulaciones sin la utilización de escalado de volúmenes o de fuerzas.

Las condiciones de contorno se establecieron para simular diferentes situaciones durante la masticación o el uso del caniniforme en las diferentes especies. Por un lado, se compararon dos situaciones de mordida unilateral (para lo cual se simulon fuerzas del 60% para los músculos del lado opuesto a la oclusión, Dessem, 1989), una sobre el caniniforme (caso 1) y otra sobre el molariforme 1 (caso 2). Para esto se

fijaron los desplazamientos en el eje vertical, en las superficies de oclusión de cada diente (caso 1 y 2). A partir de estas simulaciones, se realizaron comparaciones entre los dos escenarios en cada especie para determinar tensiones características de la masticación en el caso 2 y evaluar posibles diferencias con el caso 1. De igual forma, se realizaron comparaciones entre las especies para el caso 1, para determinar diferencias claras en relación a las tensiones resultantes en *Lestodon* frente a las otras especies.

Los resultados fueron analizados en términos de las tensiones de von Mises debido a que éstas representan un buen estimativo para detectar la falla en los materiales bajo un régimen de deformación dúctil y que ha sido utilizado anteriormente en hueso (Nalla *et al.*, 2003). Las tensiones fueron evaluadas cualitativamente en relación a su distribución en las mandíbulas y se registraron las tensiones máximas generadas en cada simulación. Además, se registraron las fuerzas máximas producidas en la mordida y se calculó la eficacia mecánica como el cociente entre la fuerza resultante y la fuerza total ejercida por los músculos. Se estimó un coeficiente de mordida a partir de la regresión lineal entre los logaritmos de la masa y las fuerzas de mordida en el caniniforme y el molariforme en los taxones estudiados. De forma adicional, dada la inexistencia de datos para otros xenartros, se calculó el coeficiente de mordida en base a los datos publicados para el orden Carnívora (Christiansen y Wroe, 2007), que representan una gran muestra de organismos con características y hábitos diferentes, incluyendo, carnívoros, omnívoros y herbívoros.

Para los análisis de desgaste microscópico, tomando en cuenta la posible incidencia de alteraciones tafonómicas sobre los análisis de desgaste microscópico (Teaford, 1991), se consideraron materiales asignados a *L. armatus* alojados en la

colección del Arroyo del Vizcaíno (AdV) que presentan escasas modificaciones tafonómicas superficiales. En particular, estudios actualistas indican que los procesos tafonómicos producirían la pérdida de las señales de desgaste microscópico y no generarían marcas adicionales (King, Andrews y Boz, 1999). De los siete especímenes presentes en la CAV, solo dos caniniformes (CAV 391 y CAV 1304) mostraron total ausencia de abrasión en superficies sin caras de desgaste y presencia de marcas de desgaste microscópico por alimentación en las superficies oclusales. Únicamente dichos especímenes fueron utilizados para las comparaciones. Adicionalmente, con fines comparativos se realizó el análisis en un ejemplar de *Myiodon* y otro de *Choloepus*.

Para los análisis se realizaron moldes con silicona-c dental (Bello *et al.*, 2011) de las superficies oclusales de los diferentes dientes. Los moldes fueron observados por medio de un estereomicroscopio Olympus SZ61 a un aumento de 35x (Semprebon *et al.*, 2004).

Debido a la inexistencia en la literatura científica de datos cuantitativos asociados a señales de desgaste microscópico en “colmillos” con oclusión con otros dientes y al bajo número de especímenes de *Lestodon* observados, estos análisis se enfocaron en la observación cualitativa de diferencias o similitudes en dichas señales entre los caniniformes y los molariformes, así como también, con las observaciones existentes en elefantes y morsas (Green, 2010).

Resultados

Los análisis de elementos finitos mostraron un comportamiento similar en todas las mandíbulas estudiadas, tanto en los análisis sobre el caniniforme (Figura 6) como en los análisis sobre el molariforme (Figura 7). Todas las especies estudiadas mostraron tensiones mayores durante la mordida en el diente más anterior frente al primer molariforme. En ambos casos, para todas las especies, las tensiones mayores se concentraron en las inmediaciones del cóndilo mandibular, en la base del proceso coronoides y en menor medida en la región más anterior del proceso angular y en la sínfisis. Los valores de tensión de von Mises máximos obtenidos fueron menores en *Lestodon* y *Choloepus* frente a *Myiodon* y en particular a *Glossotherium*, para el cual se obtuvieron los valores mayores (Tabla 7).

Tabla 7. Valores máximos de tensión de von Mises (**maxVM**) obtenidos para el caniniforme (**can**) y el molariforme 1 (**mol**) en los diferentes géneros.

	maxVMcan	maxVMmol
<i>Lestodon</i>	39,2	35,4
<i>Glossotherium</i>	66	56,9
<i>Myiodon</i>	46,2	45,4
<i>Choloepus</i>	34,3	36,3

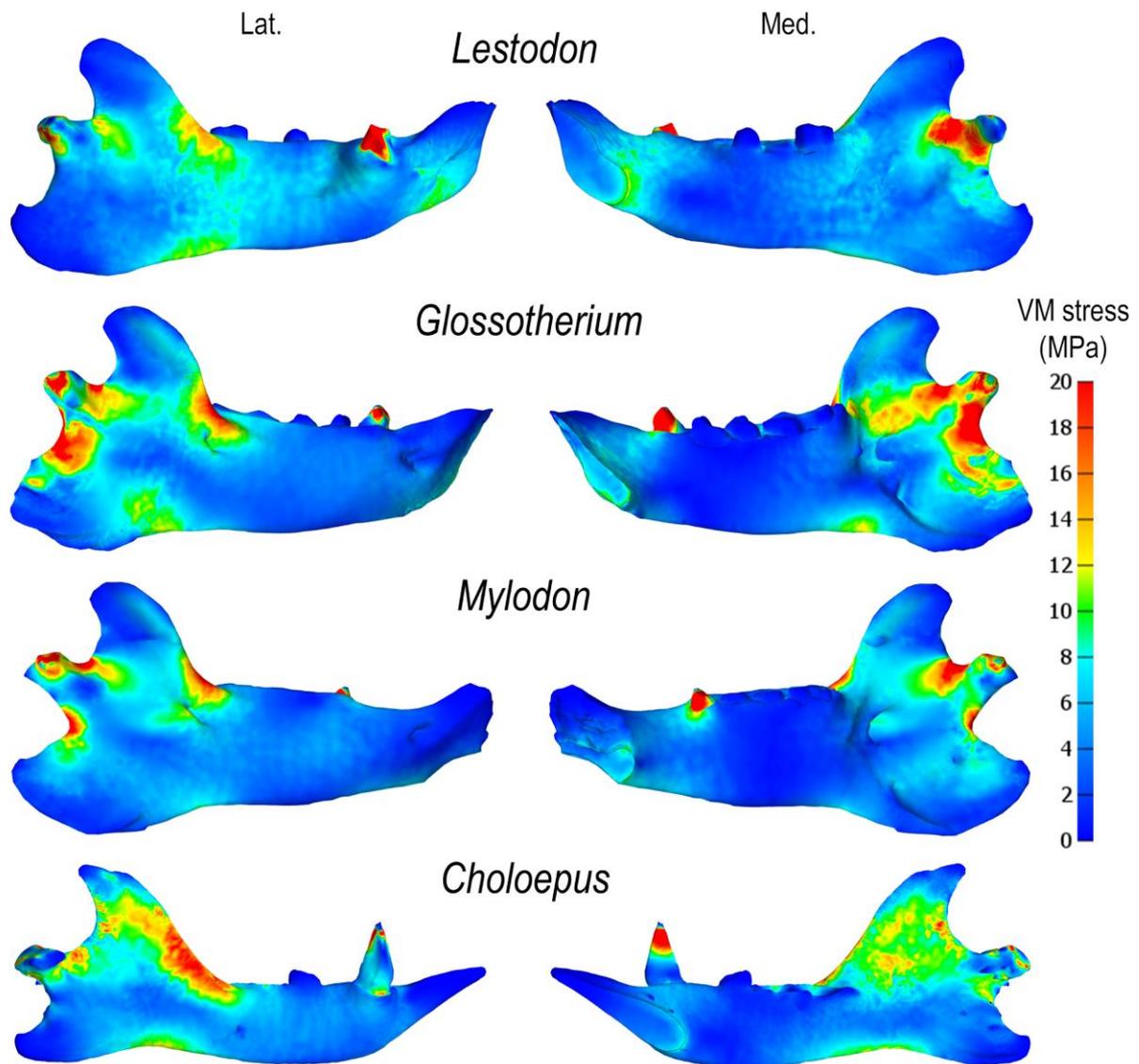


Figura 6. Resultados de los análisis de elementos finitos simulando la mordida en el caniniforme en diferentes perezosos. A la izquierda vista lateral y a la derecha vista medial. Los colores representan tensiones de von Mises. Las mandíbulas no se encuentran a escala.

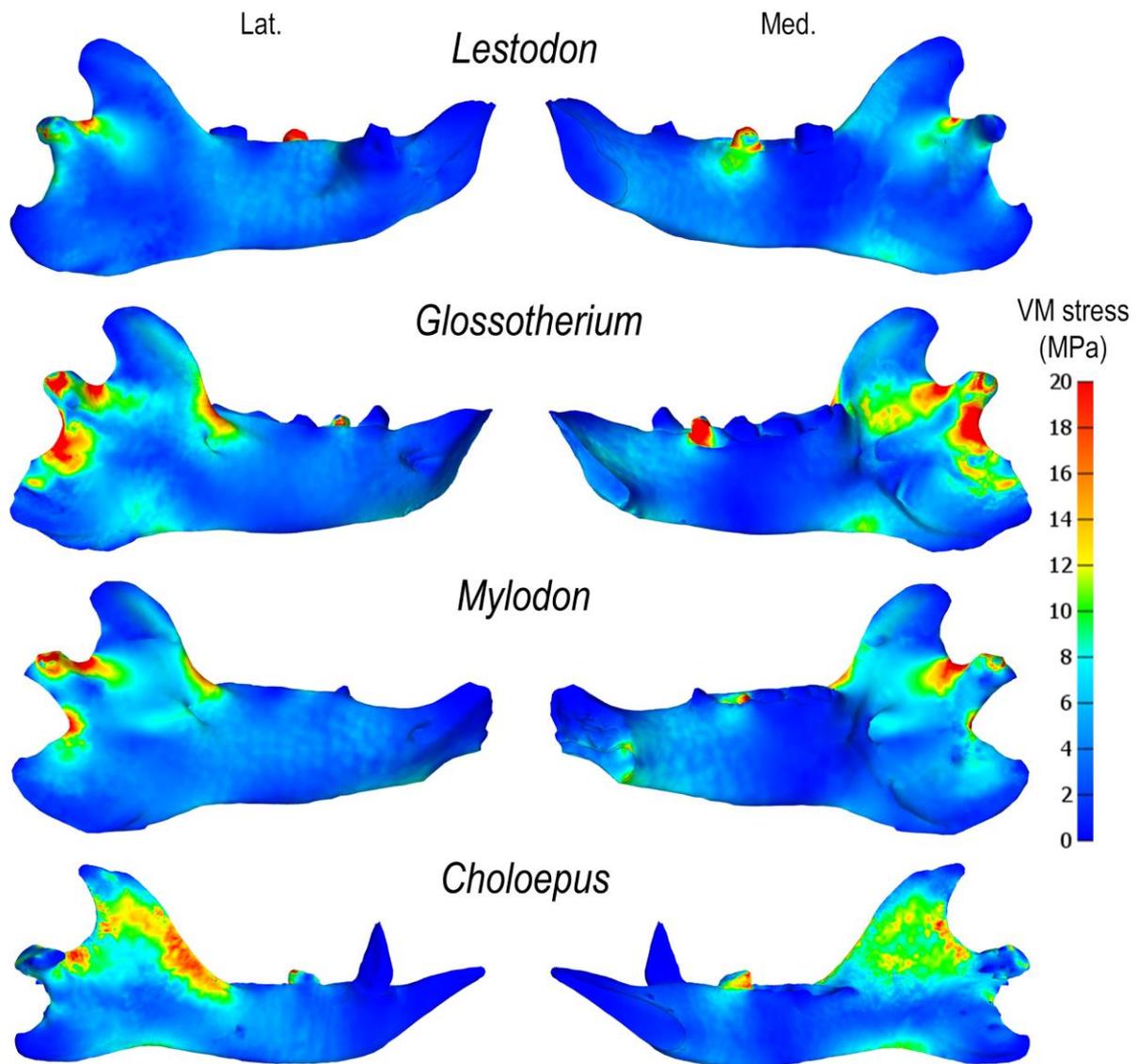


Figura 7. Resultados de los análisis de elementos finitos simulando la mordida en el primer molariforme en diferentes perezosos. A la izquierda vista lateral y a la derecha vista medial. Los colores representan tensiones de von Mises. Las mandíbulas no se encuentran a escala.

En relación a las fuerzas generadas en las diferentes simulaciones, en *Lestodon* se observaron elevadas fuerzas resultantes en el caniniforme, obteniendo una eficacia mecánica mayor frente a la mordida en el molariforme, mientras que en el resto de las especies estudiadas la eficacia mecánica fue mayor en el molariforme (Tabla 8). A su vez, pese a la escasez de datos para la generación de un modelo de regresión lineal robusto, el coeficiente de mordida de *Lestodon* fue escasamente

elevado en el caso del caniniforme frente a los otros perezosos estudiados (Tabla 9). Además, al comparar los datos con los provenientes de carnívoros, *Lestodon* fue el único perezoso que obtuvo valores elevados para la mordida en el caniniforme mientras que *Glossotherium* y *Choloepus* produjeron fuerzas elevadas para sus tamaños corporales en el caso del molariforme (Tabla 9).

Tabla 8. Valores de fuerza de entrada (**F. entrada**), fuerza de mordida (**BF**) y eficacia mecánica (**ME**) para el caniniforme (**can**) y el molariforme 1 (**mol**) en los diferentes géneros. Valores en Newton.

	F. entrada	BFcan	BFmol	MEcan	MEmol
<i>Lestodon</i>	14359,68	8405,47	6805,16	0,59	0,47
<i>Glossotherium</i>	9200,16	3994,10	4214,94	0,43	0,46
<i>Myiodon</i>	11507,04	4499,66	4883,40	0,39	0,42
<i>Choloepus</i>	473,95	117,18	151,07	0,25	0,32

Tabla 9. Coeficientes de mordida (**BFQ**) para el caniniforme (**can**) y el molariforme 1 (**mol**) en los diferentes géneros, considerando únicamente los xenartros estudiados (**xen**), así como también considerando los datos existentes del orden Carnívora (**car**).

	xenBFQcan	xenBFQmol	carBFQcan	carBFQmol
<i>Lestodon</i>	100,03	99,96	105,24	85,21
<i>Glossotherium</i>	100,00	100,03	99,75	105,27
<i>Myiodon</i>	99,96	100,01	90,99	98,75
<i>Choloepus</i>	100,00	99,99	98,16	126,55

Los análisis de desgaste microscópico sobre los caniniformes de *L. armatus* mostraron la existencia de rayas gruesas e hipergruesas principalmente paralelas y oblicuas al eje longitudinal del diente (Figura 8). Se observó, en menor proporción, la existencia de rayas finas orientadas en el mismo eje que las rayas gruesas. No se observaron otros tipos de marcas. Además, no se observaron marcas de desgaste microscópico en las superficies de cemento en los laterales de los caniniformes.

En el caso de *Choloepus*, se observaron rayas gruesas e hipergruesas orientadas casi en su totalidad paralelas al eje longitudinal del diente (Figura 9a).

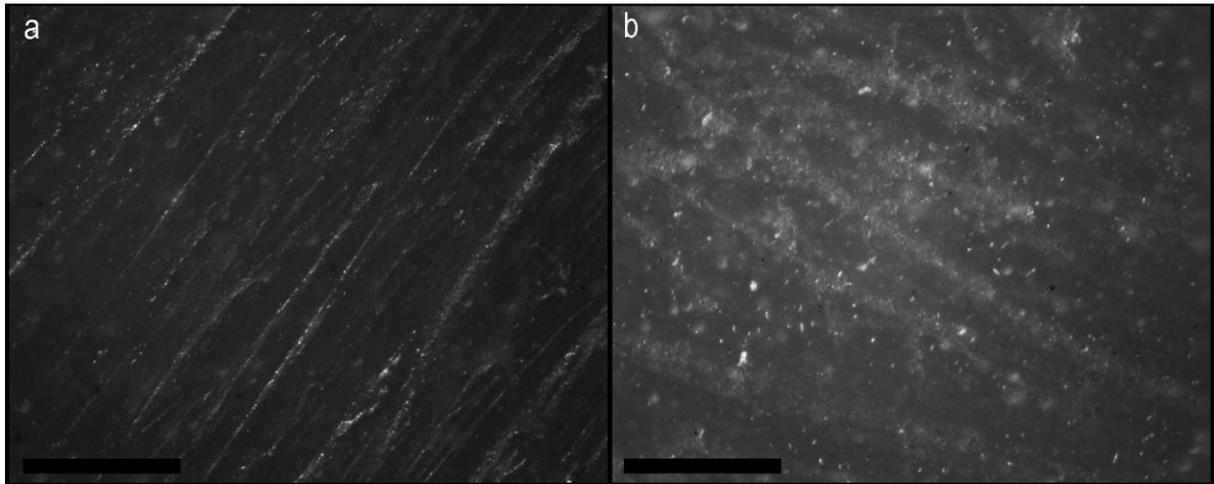


Figura 8. Desgaste microscópico a bajo aumento (35x) sobre dos caniniformes de *L. armatus* **a)** CAV 391 y **b)** CAV 1304. En ambos casos solo se observan rayas gruesas con orientación preferentemente paralela al eje longitudinal del caniniforme, producto de la interacción entre caniniforme superior e inferior. No se observan rayas gruesas o finas transversales, u hoyos. Escala 1 mm.

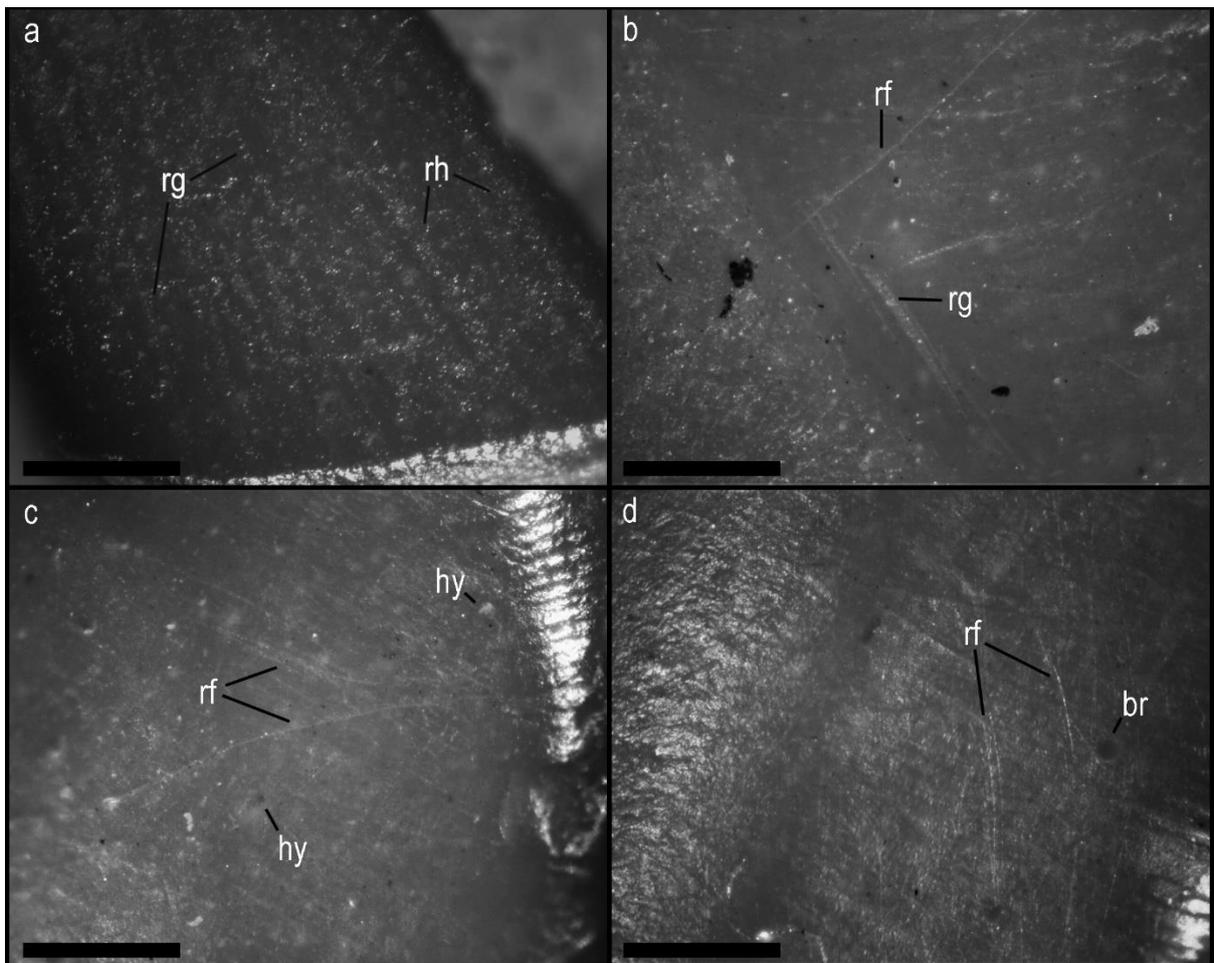


Figura 9. Desgaste microscópico a bajo aumento (35x) sobre **a)** caniniforme de *Choloepus*, **b,c)** molariforme 1 y **d)** molariforme 2 de *Mylodon*. En *Choloepus* solo se observan rayas gruesas con orientación preferentemente paralela al eje longitudinal del caniniforme, producto de la interacción entre caniniforme superior e inferior. No se observan rayas gruesas transversales, rayas finas u hoyos. Por otro lado, los molariformes de *Mylodon* muestran presencia de rayas gruesas y finas en diferentes direcciones y hoyos. **rh** - rasyas hipergruesas; **rg** - rayas gruesas; **rf** - rayas finas; **hy** - hoyos; **br** - burbuja de aire en el molde. Escala 1 mm.

Por otro lado, en los molariformes m1 (homólogo al c1 en *Lestodon* y *Choloepus*) y m2 de *Myiodon* se observaron diferentes tipos de desgaste, incluyendo rayas gruesas y rayas finas con orientaciones entrecruzadas, así como también, hoyos (Figura 9b,c,d).

Discusión

Los resultados obtenidos para las fuerzas de salida, corregidas por el tamaño corporal, durante la mordida en el caniniforme fueron ligeramente superiores para *Lestodon* frente al resto de los perezosos. Esta observación estaría indicando cierta adaptación estructural para la producción de fuerzas elevadas con el caniniforme. De forma llamativa, *L. armatus* mostró mayor eficacia mecánica en la mordida con el caniniforme frente al molariforme. Este resultado podría deberse a la posición extremadamente lateral que toma el caniniforme en relación a la rama horizontal de la mandíbula. De todas formas, una eficacia mecánica mayor en el punto de mordida más anterior es poco frecuente en otras especies (Tseng y Flynn, 2015). Este patrón debería confirmarse con nuevas simulaciones a partir de la manipulación digital de la forma de la mandíbula, alineando el caniniforme con la serie molariforme y la rama horizontal.

Por otro lado, los resultados de coeficientes de mordida en comparación con integrantes del orden Carnivora, muestran a *Lestodon* como el único perezoso analizado con valores por encima de la media, comparables a los valores obtenidos para los caninos en herbívoros y carnívoros que se alimentan de presas de gran tamaño (Christiansen y Wroe, 2007). Si bien esta comparación no debe ser tomada con el fin de reconocer los hábitos dietarios en *Lestodon*, ya que existen numerosas

diferencias entre ambos grupos taxonómicos, son de utilidad para ejemplificar las grandes fuerzas de mordida predichas para este perezoso.

Los resultados de tensiones de von Mises para los cuatro perezosos se encontraron por debajo de los valores de falla por compresión o tensión del hueso (180 MPa y 130 MPa, respectivamente, Cezayiriloglu *et al.*, 1985): En particular, *Lestodon* y *Choloepus* mostraron factores de seguridad mayores a 3 (similares a los observados para los cuernos de *Ovis canadensis*; Kitchener, 1988) mientras que *Myiodon* se ubicó algo por debajo y *Glossotherium* mostró valores incluso menores a 2. Los resultados obtenidos para *Lestodon* y *Choloepus* podrían deberse a dos motivos diferentes en cada especie. Por un lado, en *Choloepus* se observa una mandíbula más grácil y existe, al mismo tiempo, una clara reducción de la masa muscular (observada a partir de áreas de inserción relativamente más pequeñas que en los perezosos terrestres) que repercute en la generación de menores fuerzas de entrada y, por lo tanto, en menores tensiones. Por otro lado, en *Lestodon* la masa muscular se encuentra ampliamente desarrollada y la mandíbula muestra un grado de robustez mayor, que permite la generación de fuerzas elevadas manteniendo un amplio factor de seguridad. Por último, resulta interesante destacar los resultados obtenidos para *Glossotherium*, que muestran un factor de seguridad más acotado que responde a fuerzas de entrada muy elevadas debido al amplio desarrollo de la musculatura masticatoria.

En este sentido, *Lestodon* no solo se encontraba apto para producir grandes fuerzas con el caniniforme, a partir de la generación de fuerzas intrínsecas, sino que también contaba con un factor de seguridad amplio frente a estas situaciones que permiten suponer un posible uso más exigente de dichas estructuras. Por ejemplo, en *Choloepus*, que mostró tensiones máximas similares, existen registros de uso del

caniniforme como defensa activa frente a amenazas (Naples, 1982). En dicho caso, tanto en *Choloepus* como en *Lestodon*, sería esperable la existencia de fuerzas extrínsecas que generen tensiones mayores en las estructuras. De esta forma, en el caso de *Lestodon*, considerando la existencia de dimorfismo sexual, los resultados de los FEA arrojan evidencias sobre el uso potencial del caniniforme en luchas intraespecíficas.

Los resultados de los análisis de desgaste microscópico apoyan el uso limitado en la alimentación de la superficie de oclusión del caniniforme en *Choloepus*, como ha sido sustentado por observaciones que indican únicamente el uso de los filos y puntas (Naples, 1985). Dicho patrón también se mantiene en gran medida para *Lestodon*, que no mostró evidencias claras de un uso de la superficie oclusal del caniniforme para el procesamiento del alimento. Al mismo tiempo, tanto en *Choloepus* como en *Lestodon*, no se encontraron las marcas de desgaste observadas en el m1 de *Myiodon*, que, pese a ser homólogo a los caniniformes, sí mostró evidencias de uso en el procesamiento de alimento similares a las observadas en el m2, con rayas transversales y algunos hoyos. Además, en los caniniformes no se observaron marcas de un uso incidental como en las morsas (Green, 2010). Por otro lado, las observaciones podrían ser comparables a los desgastes registrados en elefantes debido a su uso para la remoción de la corteza, aunque en estos las superficies de desgaste no se producen por interacción con otro diente (Green, 2010). De todas formas, en *Choloepus* se observó el mismo patrón y no existe registro de este tipo de uso, por lo cual, de forma preliminar y hasta la realización de análisis más detallados, las rayas gruesas e hipergruesas paralelas en *Lestodon* se consideran producto de la interacción entre los dientes.

Las rayas gruesas e hipergruesas en *Lestodon* y *Choloepus* muestran el desgaste producido por la interacción entre los dientes. La existencia de rayas en su mayoría paralelas al eje longitudinal del diente y la ausencia de rayas perpendiculares, indican que el movimiento de la mandíbula ocurre principalmente en el eje vertical con movimiento fundamentalmente ortal durante la oclusión de los caniniformes.

La gruesa cubierta de cemento en los laterales del caniniforme (Figura 10a) permite pensar que dichas superficies no eran utilizadas, ya que serían mucho más frágiles que la dentina. Por ejemplo, en *Choloepus* se observa una delgada capa de cemento que rápidamente se pierde por el desgaste (Figura 10b). En cambio, en *Lestodon* la capa de cemento se mantiene hasta el límite de la superficie oclusal y no se observaron rastros de desgaste microscópico o macroscópico en su superficie. Por otro lado, en elefantes el uso de las defensas en luchas intraespecíficas no parecería dejar rastros de desgaste microscópico mientras que sí produciría fracturas en las puntas (Haynes, 1991). Diferentes roturas pueden ser observadas en las puntas de algunos de los caniniformes de *L. armatus*, aunque deberían realizarse estudios más detallados para descartar roturas por procesos tafonómicos.

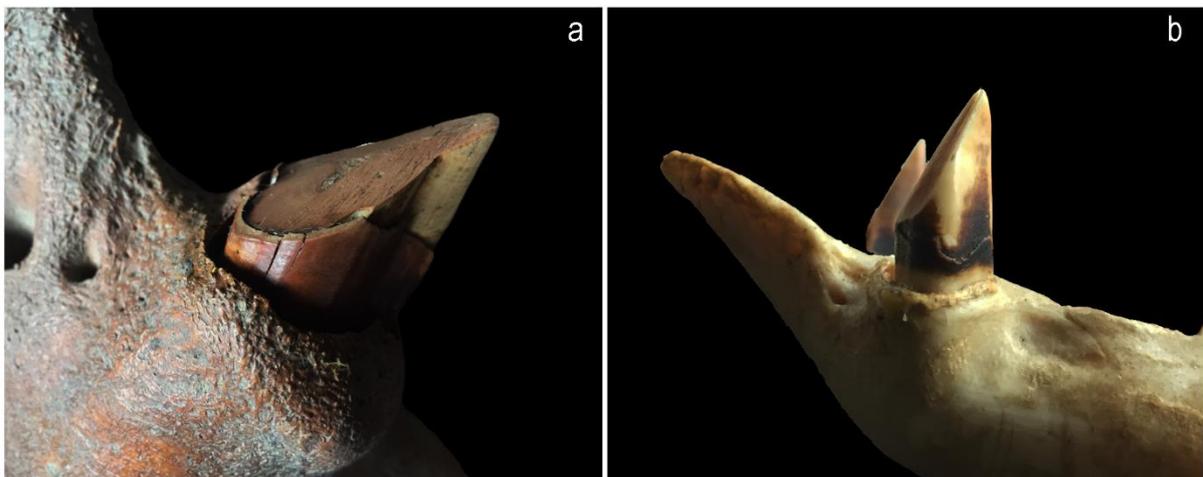


Figura 10. Caniniformes de a) *Lestodon* y b) *Choloepus*. Se observa la gruesa capa externa de cemento en *Lestodon*, mientras que *Choloepus* presenta una delgada capa externa de cemento que se pierde en la parte superior del diente debido al desgaste.

Por último, dado que el desgaste microscópico se modifica continuamente debido a la aparición constante de nuevas marcas, la señal representa la actividad del individuo en los últimos momentos de su vida (horas a días) y por lo tanto puede variar considerablemente entre individuos (Teaford y Oyen, 1989). Al mismo tiempo, el uso de los caniniformes para obtener y cortar el alimento en *Choloepus* no parecería dejar señales microscópicas en la superficie oclusal del diente. Por dicho motivo, y considerando la existencia de rayas finas no observadas en *Choloepus*, usos de este tipo no deberían ser rechazados a priori en *Lestodon*, aunque parezcan poco probables de acuerdo a los hábitos de pastador propuestos en base a estudios morfológicos, biomecánicos e isotópicos (Bargo *et al.*, 2006; Bargo y Vizcaíno, 2008; Czerwonogora *et al.*, 2011). De esta forma, resulta indispensable obtener mayores muestras para confirmar los resultados preliminares observados con estos análisis.

Considerando los resultados de los FEA y los análisis de desgaste microscópico en conjunto, puede suponerse un escaso uso de los caniniformes en la adquisición o procesamiento del alimento y, en adición a los resultados del capítulo 2, un potencial uso de estas estructuras en luchas intrasexuales. Al mismo tiempo, su utilización como defensa frente a depredadores, como se observa en *Choloepus*, no debería ser descartada.

Bibliografía

- Anderson, P. K. (2002). Habitat, niche, and evolution of sirenian mating systems. *Journal of Mammalian Evolution* 9:55–98.
- Arbour, V. M., y Snively, E. (2009). Finite element analyses of ankylosaurid dinosaur tail club impacts. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 292(9), 1412-1426.
- Bargo, M. S., Toledo, N., y Vizcaíno, S. F. (2006). Muzzle of South American Pleistocene ground sloths (*Xenarthra*, Tardigrada). *Journal of Morphology*, 267(2), 248-263.
- 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.
- Bello, S. M., Verveniotou, E., Cornish, L., y Parfitt, S. A. (2011). 3-dimensional microscope analysis of bone and tooth surface modifications: comparisons of fossil specimens and replicas. *Scanning*, 33(5), 316-324.
- Best, R. C. (1981). The tusk of the narwhal (*Monodon monoceros* L.): interpretation of its function (Mammalia: Cetacea). *Canadian Journal of Zoology*, 59(12), 2386-2393.
- Cezayirlioglu, H., Bahniuk, E., Davy, D. T., y Heiple, K. G. (1985). Anisotropic yield behavior of bone under combined axial force and torque. *Journal of Biomechanics*, 18(1), 61-69.
- Christiansen, P., y Wroe, S. (2007). Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in carnivores. *Ecology*, 88(2), 347-358.

- Cignoni, P., Callieri, M., Corsini, M., Dellepiane, M., Ganovelli, F., y Ranzuglia, G. (2008, July). Meshlab: an open-source mesh processing tool. En *Eurographics Italian chapter conference* (Vol. 2008, pp. 129-136).
- Czerwonogora, A., Fariña, R. A., y Tonni, E. P. (2011). Diet and isotopes of Late Pleistocene ground sloths: First results for *Lestodon* and *Glossotherium* (Xenarthra, Tardigrada). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 262(3), 257-266.
- Dessem, D. (1989). Interactions between jaw-muscle recruitment and jaw-joint forces in *Canis familiaris*. *Journal of anatomy*, 164, 101-121.
- Domning, D. P. (2001). Sirenians, seagrasses, and Cenozoic ecological change in the Caribbean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 166, 27-50.
- Domning, D. P., y Beatty, B. L. (2007). Use of tusks in feeding by dugongid sirenians: observations and tests of hypotheses. *The Anatomical Record*, 290, 523-538.
- Farke, A. A. (2008). Frontal sinuses and head-butting in goats: a finite element analysis. *Journal of Experimental Biology*, 211(19), 3085-3094.
- Gil Espert, L., Marcé Nogué, J., y Sánchez Romero, M. (2015). Insights into the controversy over materials data for the comparison of biomechanical performance in vertebrates. *Palaeontologia electronica*, (18.1. 10A), 1-24.
- Goyens, J., Dirckx, J., y Aerts, P. (2015). Built to fight: variable loading conditions and stress distribution in stag beetle jaws. *Bioinspiration & biomimetics*, 10(4), 046006.
- Green, J. L. (2009)a. Dental microwear in the orthodontine of the Xenarthra (Mammalia) and its use in reconstructing the palaeodiet of extinct taxa: the case study of *Nothrotheriops shastensis* (Xenarthra, Tardigrada, Nothrotheriidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156(1), 201-222.

- Green, J. L. (2009)b. Intertooth variation of orthodontine microwear in armadillos (Cingulata) and tree sloths (Pilosa). *Journal of Mammalogy*, 90(3), 768-778.
- Green, J. L. (2010). Enamel-reduction and orthodontine in Dicynodontia (Therapsida) and Xenarthra (Mammalia): an evaluation of the potential ecological signal revealed by dental microwear. Unpublished PhD thesis. North Carolina State University, Raleigh. 333.
- Green, J. L., Semprebon, G. M., y Solounias, N. (2005). Reconstructing the palaeodiet of Florida *Mammut americanum* via low-magnification stereomicroscopy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 223(1-2), 34-48.
- Green, J. L., y Resar, N. A. (2012). The link between dental microwear and feeding ecology in tree sloths and armadillos (Mammalia: Xenarthra). *Biological Journal of the Linnean Society*, 107(2), 277-294.
- Green, J. L., y Kalthoff, D. C. (2015). Xenarthran dental microstructure and dental microwear analyses, with new data for *Megatherium americanum* (Megatheriidae). *Journal of Mammalogy*, 96(4), 645-657.
- Haupt, R. J., DeSantis, L. R., Green, J. L., y Ungar, P. S. (2013). Dental microwear texture as a proxy for diet in xenarthrans. *Journal of Mammalogy*, 94(4), 856-866.
- Haynes, G. (1991). Mammoths, Mastodonts, and Elephants. Cambridge University Press, New York, New York, 428 pp.
- Hillson, S. (2005). *Teeth*. Cambridge University Press, 373 pp.
- Kalthoff, D. C., y Green, J. L. (2017). Feeding ecology in Oligocene mylodontoid sloths (Mammalia, Xenarthra) as revealed by Orthodontine microwear analysis. *Journal of Mammalian Evolution*, 1-14.

- King, T., Andrews, P., y Boz, B. (1999). Effect of taphonomic processes on dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 108(3), 359-373.
- Kitchener, A. (1988). An analysis of the forces of fighting of the blackbuck (*Antilope cervicapra*) and the bighorn sheep (*Ovis canadensis*) and the mechanical design of the horn of bovids. *Journal of Zoology*, 214(1), 1-20.
- Kubo, T., Yamada, E., y Kubo, M. O. (2017). Masticatory jaw movement of *Exaeretodon argentinus* (Therapsida: Cynodontia) inferred from its dental microwear. *PloS one*, 12(11), e0188023.
- Lincoln, G. A. (1994). Teeth, horns and antlers: the weapons of sex. En *The differences between the sexes* (Eds. R. V. Short, E. Balaban), Cambridge University Press, 131-58.
- Lucas, P. W. (2004). *Dental functional morphology: how teeth work*. Cambridge University Press, 355 pp.
- Maas, S. A., Ellis, B. J., Ateshian, G. A., y Weiss, J. A. (2012). FEBio: finite elements for biomechanics. *Journal of biomechanical engineering*, 134(1), 011005.
- Mansfield, A. W. (1958). The biology of the Atlantic walrus *Odobenus rosmarus rosmarus* (Linnaeus) in the eastern Canadian Arctic. *Arctic Unit, Fisheries Research Board of Canada*. 653, 1—146.
- Marsh, H. (1980). Age determination of the dugong (*Dugong dugon* (Muller)) in northern Australia and its biological implications. *Reports of the International Whaling Commission* 3,181-201
- McAfee, R. K., y Green, J. L. (2015). The role of bite force in the formation of orthodontine microwear in tree sloths (Mammalia: Xenarthra: Folivora): Implications for feeding ecology. *Archives of oral biology*, 60(1), 181-192.

- McCullough, E. L., Tobalske, B. W., y Emlen, D. J. (2014). Structural adaptations to diverse fighting styles in sexually selected weapons. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(40), 14484-14488.
- McCullough, E. L., Miller, C. W., y Emlen, D. J. (2016). Why sexually selected weapons are not ornaments. *Trends in ecology & evolution*, 31(10), 742-751.
- Mihlbachler, M. C. (2005). Linking sexual dimorphism and sociality in rhinoceroses: insights from *Teleoceras proterum* and *Aphelops malacorhinus* from the late Miocene of Florida. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 45(4), 495-520.
- Milne, N., y O'Higgins, P. (2012). Scaling of form and function in the xenarthran femur: a 100-fold increase in body mass is mitigated by repositioning of the third trochanter. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279(1742), 3449-3456.
- Nalla, R. K., Kinney, J. H., y Ritchie, R. O. (2003). Mechanistic fracture criteria for the failure of human cortical bone. *Nature materials*, 2(3), 164.
- Naples, V. L. (1982). Cranial osteology and function in the tree sloths, *Bradypus* and *Choloepus*. *American Museum Novitates* 2739, 1-41.
- Naples, V. L. (1985). Form and function of the masticatory musculature in the tree sloths, *Bradypus* and *Choloepus*. *Journal of Morphology*, 183(1), 25-50.
- Organ, J. M., Ruff, C. B., Teaford, M. F., y Nisbett, R. A. (2006). Do mandibular cross-sectional properties and dental microwear give similar dietary signals?. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 130(4), 501-507.
- Peyer, B. (1968). *Comparative odontology*. University of Chicago Press, 347 pp.

- Resar, N. A., Green, J. L., y McAfee, R. K. (2013). Reconstructing paleodiet in ground sloths (Mammalia, Xenarthra) using dental microwear analysis. *Kirtlandia*, 58, 61-72.
- 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 Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology: An Official Publication of the American Association of Anatomists*, 283(2), 259-274.
- Ross, C. F. (2005). Finite element analysis in vertebrate biomechanics. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology: An Official Publication of the American Association of Anatomists*, 283(2), 253-258.
- Rowe, T. (2002). Digimorph: A National Science Foundation Digital Library at the University of Texas at Austin. <http://digimorph.org>.
- Schmidt, W. J., y Neil, A. (1971). *Polarizing microscopy of dental tissues*. Pergamon Press, 584 pp.
- Schöberl, J. (1997). NETGEN an advancing front 2D/3D-mesh generator based on abstract rules. *Computing and visualization in science*, 1(1), 41-52.
- Scott, R. S., Ungar, P. S., Bergstrom, T. S., Brown, C. A., Childs, B. E., Teaford, M. F., & Walker, A. (2006). Dental microwear texture analysis: technical considerations. *Journal of Human Evolution*, 51(4), 339-349.
- Semprebon, G. M., Godfrey, L. R., Solounias, N., Sutherland, M. R., y Jungers, W. L. (2004). Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet?. *Journal of Human Evolution*, 47(3), 115-144.

- Semprebon, G. M., Tao, D., Hasjanova, J., y Solounias, N. (2016). An examination of the dietary habits of *Platybelodon grangeri* from the Linxia Basin of China: Evidence from dental microwear of molar teeth and tusks. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 457, 109-116.
- Silverman, H. B., y Dunbar, M. J. (1980). Aggressive tusk use by the narwhal (*Monodon monoceros* L.). *Nature*, 284(5751), 57.
- Solounias, N., y Semprebon, G. (2002). Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates*, 3366, 1-49.
- Teaford, M. F. (1991). Dental microwear: what can it tell us about diet and dental function. *Advances in dental anthropology*, 1991, 341-356.
- Teaford, M. F., y Oyen, O. J. (1989). In vivo and in vitro turnover in dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology* 80:447-460.
- Tseng, Z. J. (2008). Cranial function in a late Miocene *Dinocrocuta gigantea* (Mammalia: Carnivora) revealed by comparative finite element analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 96(1), 51-67.
- Tseng, Z. J., McNitt-Gray, J. L., Flashner, H., Wang, X., y Enciso, R. (2011). Model sensitivity and use of the comparative finite element method in mammalian jaw mechanics: mandible performance in the gray wolf. *PLoS One*, 6(4), e19171.
- Tseng, Z. J., y Flynn, J. J. (2015). Are cranial biomechanical simulation data linked to known diets in extant taxa? A method for applying diet-biomechanics linkage models to infer feeding capability of extinct species. *PLoS One*, 10(4), e0124020.
- Ungar, P. S., Merceron, G., y Scott, R. S. (2007). Dental microwear texture analysis of Varswater bovids and early Pliocene paleoenvironments of Langebaanweg,

- Western Cape Province, South Africa. *Journal of Mammalian Evolution*, 14(3), 163-181.
- Van Valkenburgh, B., Teaford, M. F., y Walker, A. (1990). Molar microwear and diet in large carnivores: inferences concerning diet in the sabretooth cat, *Smilodon fatalis*. *Journal of Zoology*, 222(2), 319-340.
- Varela, L., y Fariña, R. A. (2016). Co-occurrence of mylodontid sloths and insights on their potential distributions during the late Pleistocene. *Quaternary Research*, 85(1), 66-74.
- Whitenack, L. B., Simkins Jr, D. C., y Motta, P. J. (2011). Biology meets engineering: the structural mechanics of fossil and extant shark teeth. *Journal of morphology*, 272(2), 169-179.
- Wroe, S., McHenry, C., y Thomason, J. (2005). Bite club: comparative bite force in big biting mammals and the prediction of predatory behaviour in fossil taxa. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272(1563), 619-625.
- Young, M. T., Rayfield, E. J., Holliday, C. M., Witmer, L. M., Button, D. J., Upchurch, P., y Barrett, P. M. (2012). Cranial biomechanics of *Diplodocus* (Dinosauria, Sauropoda): testing hypotheses of feeding behaviour in an extinct megaherbivore. *Naturwissenschaften*, 99(8), 637-643.

Capítulo 4

Los caniniformes en un contexto macroevolutivo

Introducción

Como se mencionó anteriormente, la dentición de los xenartros en general y de los perezosos en particular presenta ciertas características únicas en los mamíferos. En este sentido, la presencia de caniniformes se encuentra ampliamente distribuida en la mayoría de los grupos de perezosos conocidos, incluyendo a los representantes más antiguos, pero existen numerosos casos de modificación de la morfología de dicho diente en molariforme (Megatheriidae, Mylodontidae) o la pérdida completa del mismo (Nothrotheriidae, Mylodontidae). Las hipótesis recientes sobre la evolución del caniniforme en los perezosos lo muestran como un carácter plesiomórfico, pero altamente variable en relación a varias instancias de pérdida o modificación (Pujos *et al.*, 2016).

La existencia de variación en las tasas evolutivas de diferentes rasgos morfológicos ha sido ampliamente reconocida y estudiada (Gingerich, 2009). Entre las causas de estas variaciones se han estudiado correlaciones con factores filéticos, como la riqueza o la diversificación de linajes, o las edades de los clados (Adams *et al.*, 2009; Harmon *et al.*, 2010); y recientemente con factores biológicos o ecológicos como cambios en el ambiente (Salvidio *et al.*, 2015), evolución de nicho ecológico (Reynolds *et al.*, 2016), entre otros.

Al mismo tiempo, diferentes presiones selectivas pueden actuar de diferente forma sobre los rasgos morfológicos, aumentando o disminuyendo sus tasas de

cambio. Por ejemplo, los rasgos sometidos a una presión selectiva alta en relación a limitaciones biomecánicas pueden experimentar tasas evolutivas más bajas (Adams *et al.*, 2017). Por otro lado, los rasgos bajo selección sexual pueden experimentar tasas evolutivas elevadas en comparación con rasgos no sexuales (Cuervo y Møller 1999; Arnegard *et al.*, 2010; Klaczko *et al.*, 2015).

En este contexto, los métodos de análisis macroevolutivos sobre caracteres morfológicos han tenido un amplio desarrollo en los últimos años, permitiendo efectuar estudios centrados en la evolución de un rasgo morfológico discreto o continuo en un marco filogenético a partir de modelos evolutivos (O'Meara *et al.* 2006; Adams, 2012). Estas aproximaciones basadas en modelos tienen el principal atractivo en la posibilidad de contrastar estadísticamente diversas hipótesis evolutivas a partir de modelos que suponen, estasis, cambio aleatorio, cambio hacia un óptimo y radiaciones adaptativas, entre otros (Revell *et al.*, 2012). Además, recientemente se han desarrollado modelos específicos para árboles no ultramétricos que permiten su implementación en árboles con terminales fósiles y modelos multivariados que permiten evaluar correlaciones evolutivas entre variables (Clavel *et al.*, 2015).

El objetivo de esta sección consiste en el estudio del caniniforme en los perezosos en un marco macroevolutivo a partir de la aplicación de diversos modelos evolutivos sobre un árbol filogenético recientemente propuesto para el grupo. Se pretende evaluar la existencia de diferencias en la evolución de los caniniformes en relación al resto de la dentición en los perezosos y obtener una visión general de la evolución de esta estructura en el clado. En base a este objetivo se plantean las siguientes hipótesis: - Las trayectorias evolutivas del caniniforme y los molariformes exhiben trayectorias evolutivas independientes. - Existen diferencias significativas entre las tasas evolutivas del caniniforme y los molariformes.

Materiales y Métodos

Para llevar a cabo los análisis macroevolutivos se utilizó el árbol filogenético de perezosos recientemente desarrollado por Varela *et al.* (2018). Dicho árbol fue realizado a partir de la confección de una supermatriz de datos morfológicos obtenidos de Gaudin (2004), Pujos (2006), Pujos *et al.* (2007), De Iuliis *et al.* (2011), Miño-Boilini (2012) y Rincón *et al.* (2015). En total se emplearon 361 caracteres craneodentales y postcraneales y 64 especies de perezosos que abarcan gran cantidad de tiempos geológicos y grupos taxonómicos. El árbol escalado temporalmente fue generado por medio de un análisis de “Tip-Dating” con un “birth-death with serial sampling (BDSS) tree prior” (Stadler, 2010). Todos los taxones extintos fueron considerados como *tips* y calibrados con distribuciones uniformes acorde a sus rangos estratigráficos.

Se recabaron datos morfométricos de la dentición y datos de tamaño corporal de los perezosos presentes en la filogenia a partir de mediciones de materiales fósiles y descripciones en la literatura científica (Tabla 10). Se consideraron particularmente las medidas de ancho transversal de los dientes individuales de cada especie.

Tabla 10. Datos de masa corporal (**BM**) en Kg y medidas dentales en mm de los diferentes perezosos considerados en la filogenia. En casos donde existe más de un espécimen se utilizó el promedio. Abreviaturas como en Tabla 1.

	BM	Apc1	Tc1	Apm1	Tm1	Apm2	Tm2	Apm3	Tm3	Fuente
<i>Octodontotherium</i>	700,0	17,0	13,0	19,0	12,0	30,0	18,0	29,0	17,0	Hoffstetter, 1954; Vizcaíno <i>et al.</i> , 2012
<i>Octomyiodon</i>	1037,0	1,0	1,0	32,5	23,0	34,0	27,0	35,0	28,0	Scillato-Yané, 1977
<i>Pseudopreopotherium</i>	1025,0	17,6	19,0	16,5	16,2	16,8	16,5	31,6	17,6	Hirschfeld, 1985; Croft, 2001
<i>Thinobadistes</i>	645,9	22,8	16,8	18,6	15,5	18,7	17,8	43,4	20,3	Webb, 1989; McDonald, 2005
<i>Lestodon</i>	3397,0	31,1	31,0	28,1	20,1	27,5	20,7	39,7	22,3	Fariña <i>et al.</i> , 1998; Esta tesis
<i>Pleurolestodon</i>	919,0	29,0	21,0	25,0	17,0	25,0	18,0	50,0	30,0	Rovereto, 1914; Saint-Andre <i>et al.</i> , 2010
<i>Glossotherium</i>	1713,0	26,1	20,5	25,8	22,3	28,7	25,2	51,9	24,1	Mcafee, 2009; Fariña <i>et al.</i> , 1998
<i>Paramyiodon</i>	1153,6	25,7	18,8	30,5	24,6	31,2	27,5	55,2	26,8	Mcafee, 2009; McDonald 2005
<i>Nematherium</i>	89,3	8,0	5,0	8,3	6,0	9,0	6,5	12,8	6,5	Scott, 1904; Toledo <i>et al.</i> , 2014
<i>Catonyx</i>	1591,0	31,0	16,5	12,3	24,0	12,0	23,0	35,7	15,7	Cartelle <i>et al.</i> , 2009; De Esteban-Trivigno <i>et al.</i> , 2008
<i>Scelidotherium</i>	1057,0	17,5	10,2	19,2	14,9	16,0	13,6	26,6	10,5	Bargo, 2001; Fariña <i>et al.</i> , 1998
<i>Myiodon</i>	1600,0	20,3	14,8	25,1	18,7	30,2	21,6	39,3	19,5	Bargo, 2001; Vizcaíno <i>et al.</i> , 2006
<i>Acratocnus</i>	21,7	12,0	6,8	8,3	12,3	8,7	13,2	10,0	12,3	Matthew y Paula Couto, 1959; Turvey y Fritz 2011
<i>Neocnus</i>	12,0	4,5	4,0	5,5	5,0	6,0	5,5	8,1	5,6	Matthew y Paula Couto, 1959; Turvey y Fritz 2011
<i>Parocnus</i>	61,1	8,0	4,3	6,7	10,1	7,6	11,4	8,6	11,0	Matthew y Paula Couto, 1959; Turvey y Fritz 2011
<i>Megalocnus</i>	95,6	8,8	21,7	14,6	21,0	15,3	21,7	20,8	20,6	Matthew y Paula Couto, 1959; Turvey y Fritz 2011
<i>Pliomorphus</i>	93,0	NA	Brandoni, 2011							
<i>Pliometanastes</i>	185,1	14,2	11,2	15,0	20,9	15,0	22,3	16,2	19,0	Hirschfeld, 1981; McDonald, 2005
<i>Megalonyx</i>	1090,4	35,5	16,7	24,3	17,4	26,9	17,7	25,2	20,1	Savage, 1946; McDonald, 2005
<i>Pronothrotherium</i>	93,8	5,8	5,0	8,5	10,0	9,5	12,0	10,0	11,0	Toledo <i>et al.</i> , 2017
<i>Mionothropus</i>	91,2	6,7	5,8	10,3	14,3	9,5	13,8	11,4	13,8	Smith <i>et al.</i> , 2003

Tabla 10. Continuación.

	BM	c1Ap	c1T	m1Ap	m1T	m2Ap	m2T	m3Ap	m3T	Fuente
<i>Nothrotherium</i>	150,0	1,0	1,0	9,6	11,7	9,7	12,4	10,2	12,8	Smith <i>et al.</i> 2003; Quiñones <i>et al.</i> , 2017
<i>Nothrotheriops</i>	300,0	1,0	1,0	13,0	16,5	13,8	16,9	14,3	15,4	Smith <i>et al.</i> 2003; Quiñones <i>et al.</i> , 2017
<i>Eucholoeops</i>	59,5	8,9	8,2	8,0	11,3	7,7	11,6	9,5	10,1	De Iuliis <i>et al.</i> , 2014; Toledo <i>et al.</i> , 2017
<i>Hapalops</i>	43,3	6,0	5,0	7,5	10,5	8,5	10,0	9,0	10,0	Scott, 1904; Toledo <i>et al.</i> , 2017
<i>Planops</i>	163,1	NA	Toledo <i>et al.</i> , 2017							
<i>Eremotherium</i>	3555,0	40,7	52,8	44,4	50,3	48,4	46,7	47,3	45,7	McDonald, 2005
<i>Megatherium</i>	3564,0	43,8	47,2	43,5	52,9	45,6	48,5	47,4	45,8	Bargo, 2001; Fariña <i>et al.</i> , 1998
<i>Schismotherium</i>	38,0	6,0	5,0	7,0	9,0	8,0	10,0	9,0	9,0	Scott, 1904; Toledo <i>et al.</i> , 2017
<i>Pelecycodon</i>	18,8	6,2	3,2	5,5	8,7	6,2	8,7	6,7	7,2	Scott, 1904; Croft, 2001
<i>Analcimorphus</i>	64,4	5,0	5,0	7,5	13,0	7,0	12,0	11,0	10,0	Scott, 1904; Toledo <i>et al.</i> , 2017
<i>Ahytherium</i>	727,0	14,5	8,3	16,5	20,3	16,0	19,8	17,8	19,0	Cartelle <i>et al.</i> , 2008
<i>Megalonychotherium</i>	8,8	NA	Croft, 2001							
<i>Megistonyx</i>	907,0	NA	McDonald <i>et al.</i> , 2013							
<i>Proscelidodon</i>	349,0	12,0	7,0	11,0	10,0	11,0	10,0	16,0	9,0	Taglioretti <i>et al.</i> , 2014
<i>Prepoplanops</i>	209,0	8,0	7,5	11,5	13,5	11,0	14,0	14,0	13,5	Carlini <i>et al.</i> , 2013
<i>Anisodontherium</i>	801,0	18,0	27,0	19,0	28,0	17,0	26,0	19,0	22,0	Brandoni <i>et al.</i> , 2011
<i>Urumacotherium</i>	1129,0	11,0	23,0	10,7	22,2	11,2	20,8	12,3	19,3	Negri y Ferigolo, 2004
<i>Proeremotherium</i>	2371,0	NA	Carlini <i>et al.</i> , 2006							
<i>Simomyllodon</i>	519,0	16,5	11,4	14,6	9,8	9,7	13,4	31,6	16,2	Saint-Andre <i>et al.</i> , 2010
<i>Octodontobradys</i>	690,0	26,0	9,5	26,0	10,0	29,0	11,5	27,0	16,5	Dos Santos <i>et al.</i> , 1993
<i>Brievabradys</i>	90,0	7,1	7,0	4,7	4,6	5,5	4,6	9,3	5,2	Villarroel, 2000
<i>Lestobradys</i>	791,0	21,3	20,2	21,6	21,0	17,4	23,8	45,3	25,7	Rinderknecht <i>et al.</i> , 2010
<i>Valgipes</i>	949,0	37,7	16,3	13,7	29,7	14,7	30,7	39,3	18,7	Cartelle <i>et al.</i> , 2009
<i>Sibyllotherium</i>	89,0	NA	Carlini y Scillato-Yané, 1998							

Tabla 10. Continuación.

	BM	c1Ap	c1T	m1Ap	m1T	m2Ap	m2T	m3Ap	m3T	Fuente
<i>Bolivartherium</i>	950,0	24,7	17,0	17,0	16,0	22,0	21,0	40,0	21,0	Carlini <i>et al.</i> , 2006
<i>Thalassocnus</i>	203,2	1,0	1,0	11,7	13,8	12,0	14,7	11,8	13,4	De Esteban-Trivigno <i>et al.</i> , 2008
<i>Pyramiodontherium</i>	2558,0	40,0	44,5	41,0	51,0	42,0	47,0	40,6	37,2	Carlini <i>et al.</i> , 2002
<i>Paroctodontotherium</i>	201,0	NA	Shockey y Anaya, 2011							
<i>Neonematherium</i>	35,4	NA	Hirschfeld, 1985							
<i>Pseudortotherium</i>	26,0	6,1	5,0	6,4	11,0	6,7	11,1	8,5	9,0	Scillato-Yané, 1981
<i>Xyophorus</i>	54,0	5,7	4,0	7,4	9,2	7,2	9,4	8,8	8,4	Brandoni, 2014
<i>Megathericulus</i>	813,0	18,0	20,2	17,1	23,2	18,1	22,3	20,9	18,8	Pujos <i>et al.</i> , 2013
<i>Diabolootherium</i>	197,0	13,0	13,0	12,0	13,0	13,0	14,0	13,0	14,0	Pujos <i>et al.</i> , 2007
<i>Pseudoglyptodon</i>	6,0	8,2	8,0	8,3	4,7	10,1	5,6	11,9	5,8	Engelmann, 1987
<i>Baraguatherium</i>	630,0	NA	14,5	20,4	15,8	21,2	16,8	21,0	16,7	Rincón <i>et al.</i> , 2017
<i>Aymaratherium</i>	150,0	6,0	8,0	9,7	18,7	9,9	19,1	10,2	17,5	Pujos <i>et al.</i> , 2016
<i>Australonyx</i>	727,0	16,0	14,0	18,0	21,0	18,0	21,0	19,0	20,0	De Iuliis <i>et al.</i> , 2009
<i>Lakukullus</i>	150,0	8,1	6,0	10,3	14,3	10,2	15,5	13,0	16,0	Pujos <i>et al.</i> , 2014
<i>Analcitherium</i>	88,0	NA	Toledo <i>et al.</i> , 2017							
<i>Prepootherium</i>	525,0	8,0	6,0	8,0	12,5	7,5	11,0	8,5	11,0	Scott, 1904; Vizcaíno <i>et al.</i> , 2006
<i>Hyperleptus</i>	60,0	7,0	6,0	8,0	12,0	8,0	12,0	10,0	9,5	Scott, 1904
<i>Bradypus</i>	3,1	4,0	6,0	4,0	5,5	6,0	6,0	8,0	5,5	Vizcaíno <i>et al.</i> , 2006
<i>Choloepus</i>	7,3	7,7	5,2	5,8	3,9	6,0	4,2	5,9	4,1	Vizcaíno <i>et al.</i> , 2006

Los datos morfométricos fueron transformados por medio de logaritmo y luego fueron ajustados por tamaño a partir de los residuos de regresiones de la variable de interés con la masa corporal. Dichos residuos representan valores relativos de variabilidad una vez controlado el tamaño corporal. De no controlarse los resultados

se verían sesgados por la fuerte señal producto de la correlación inevitable entre las variables de interés y el tamaño del organismo. En el caso de los taxones que presentan la pérdida del primer caniniforme/molariforme inferior, se asignó un valor muy bajo de 1 mm para no excluirlos del análisis. Si bien esta aproximación puede repercutir sobre los resultados, el enfoque resulta conservador, ya que supone un escenario evolutivo no tan drástico como la pérdida total del diente sino su extrema reducción, un proceso que a su vez ha sido recientemente documentado en Nothrotheriidae (Pujos *et al.*, 2016). Una aproximación similar se utiliza frecuentemente con valores iguales a 0 previo a una transformación logarítmica por medio de la adición de una constante pequeña a todos los valores en la muestra (Yamamura, 1999).

Para evaluar la existencia de diferencias significativas en las tasas evolutivas de los caniniformes en comparación con el resto de la dentición, se siguió la metodología propuesta por Adams (2012). Se utilizó la función mvBM del paquete mvMORPH (Clavel *et al.*, 2015) del software estadístico R (R Core Team 2017) para ajustar modelos evolutivos independientes para el primer diente y los molariformes posteriores y modelos que supongan correlación evolutiva entre las variables. Se evaluaron siete modelos a partir de las de las restricciones impuestas en las matrices de varianza-covarianza mostradas en la Tabla 11. En dichas matrices, las diagonales representan las tasas evolutivas del rasgo y los triangulares representan las correlaciones evolutivas entre ellos. Los diferentes modelos se encuentran descritos por matrices donde números iguales indican restricción sobre los valores que pueden tomar los parámetros y los valores NA fijan ausencia de correlación. De esta forma, por ejemplo, una matriz con diagonal compuesta por el mismo valor corresponde a un modelo donde las tasas evolutivas de todos los rasgos son iguales. Por otro lado, una

matriz con los triangulares compuestos por el mismo valor corresponde a un modelo donde las correlaciones evolutivas entre todos los rasgos son iguales. Los modelos ajustados a la filogenia contemplan todas las posibilidades en relación a la existencia o no de correlación entre el primer diente y el resto, así como también, diferencias o similitudes en sus tasas evolutivas. Los modelos se compararon por medio de sus valores de AICc (Burnham y Anderson 2002). Además, se estimaron las matrices de varianza-covarianza evolutiva y las matrices de correlaciones evolutivas parciales para los mejores modelos.

Tabla 11. Matrices de restricción utilizadas en los diferentes modelos evolutivos multivariados ajustados a los datos dentales. Abreviaturas como en Taba 1.

	Tc	Tm	Tm	Tm		Tc	Tm	Tm	Tm		Tc1	Tm1	Tm2	Tm3			
	1	1	2	3		1	1	2	3		1	1	2	3			
1	Tc1	1	5	6	7	4	Tc1	1	2	2	2	7	Tc1	1	3	4	5
	Tm	5	2	8	9		Tm	2	1	3	4		Tm	3	2	6	7
	1	6	8	3	10		1	2	3	1	5		1	4	6	2	8
	2	7	9	10	4		2	2	4	5	1		2	5	7	8	2
	3						3						3				
		Tc	Tm	Tm	Tm			Tc	Tm	Tm	Tm						
		1	1	2	3			1	1	2	3						
2	Tc1	1	na	na	na	5	Tc1	1	3	3	3						
	Tm	na	1	2	3		Tm	3	2	4	5						
	1	na	2	1	4		1	3	4	2	6						
	2	na	3	4	1		2	3	5	6	2						
	3						3										
		Tc	Tm	Tm	Tm			Tc	Tm	Tm	Tm						
		1	1	2	3			1	1	2	3						
3	Tc1	1	na	na	na	6	Tc1	1	2	3	4						
	Tm	na	2	3	4		Tm	2	1	5	6						
	1	na	3	2	5		1	3	5	1	7						
	2	na	4	5	2		2	4	6	7	1						
	3						3										

Modelo

- 1** Libre
- 2** Sin correlación; igual tasa evolutiva
- 3** Sin correlación; diferentes tasas evolutivas
- 4** Correlación cte.; igual tasa evolutiva
- 5** Correlación cte.; diferentes tasas evolutivas
- 6** Correlación var.; igual tasa evolutiva
- 7** Correlación var.; diferentes tasas evolutivas

De forma adicional, se mapeó la presencia de caniniforme o molariforme o su ausencia, a partir de una reconstrucción de caracteres ancestrales en la filogenia por medio de la función make.simmap del paquete de R phytools (Revell, 2012). Luego

se ajustó un modelo evolutivo (modelo 8) a los datos dentales contemplando varios regímenes evolutivos según la morfología del primer diente para evaluar tasas más rápidas cuando la morfología del primer diente inferior es caniniforme. En dicho modelo no se aplicaron restricciones a las matrices de varianza-covarianza.

Por último, se realizó una reconstrucción de caracteres ancestrales con datos continuos de ancho transversal del primer diente sobre la filogenia mediante la función contMap del paquete phytools. En este caso, los valores para los nodos internos y los *tips* faltantes fueron estimados a partir del modelo multivariado considerando las diferentes morfologías del diente con la función estim del paquete mvMORPH.

Resultados

Los resultados indican que los residuos de los caniniformes presentan un mayor grado de variabilidad que el resto de los dientes, con una desviación mediana absoluta dos veces mayor (Tabla 12).

Tabla 12. Desviación mediana absoluta (**MAD**) de las diferentes variables estudiadas. Abreviaturas como en Tabla 1.

	Tc1	Tm1	Tm2	Tm3
MAD	0,148	0,085	0,061	0,052

Al mismo tiempo, el mapeo de las diferentes morfologías del primer diente (Figura 11) muestra varios cambios de caniniforme a molariforme (en Bradypodidae, Megatheriidae y al menos cinco en Mylodontidae) y varias pérdidas de caniniforme en grupos distantes (dos pérdidas independientes en Nothrotheriidae y otra en el milodóntido *Octomyodon*) mientras que no se registraron cambios de molariforme a caniniforme.

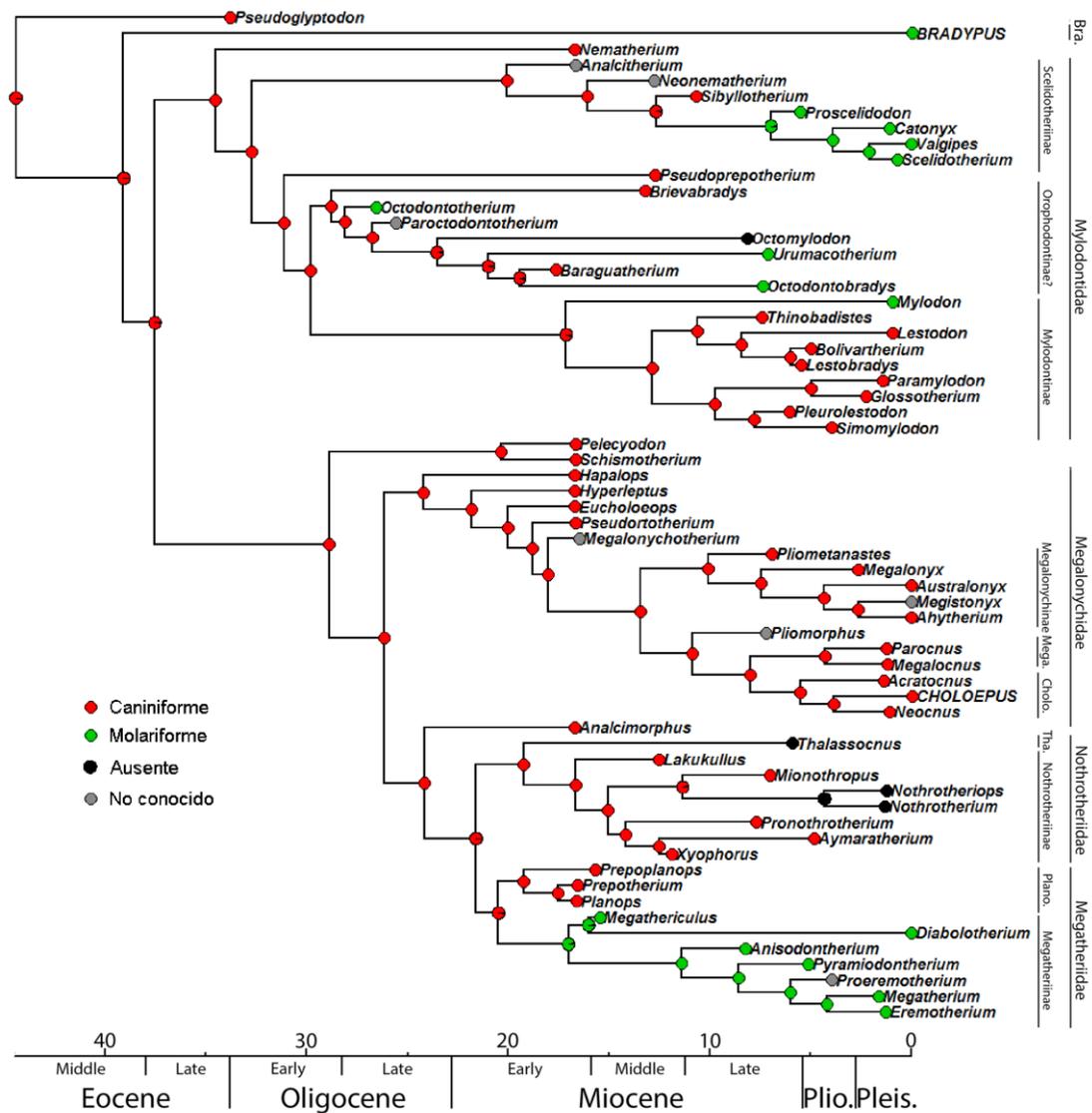


Figura 11. Filogenia escalada temporalmente de los perezosos con mapeo de la presencia de caniniforme, molariforme o la pérdida del primer diente de la mandíbula. Se pueden contabilizar 7 pasajes independientes de caniniforme a molariforme y 3 pérdidas independientes del diente. **Bra.** Bradyrodontidae; **Mega.** Megalocninae; **Cholo.** Choloepodinae; **Tha.** Thalassocninae; **Plano.** Planopsinae; **Plio.** Plioceno; **Pleis.** Pleistoceno.

En relación a los diferentes modelos ajustados sobre la filogenia, el modelo sin mapeo de caracteres con mejor AICc (Modelo 5) corresponde a un escenario en el cual el primer diente se encuentra escasamente correlacionado con el resto (con igual coeficiente de correlación con los tres últimos molariformes) y presenta tasas evolutivas diferentes. El resto de los modelos considerados presentó menor apoyo,

con valores de $\Delta AICc > 3$ en todos los casos (Tabla 13). En particular, en la matriz de varianza-covarianza evolutiva se observó la existencia de tasas evolutivas tres veces más elevadas en el primer diente respecto al resto, mientras que en la matriz de correlaciones evolutivas parciales se observó una escasa correlación (Tabla 14).

Tabla 13. Ajustes de los diferentes modelos evolutivos considerados (ver texto para detalles de los modelos).

Modelo	log.likelihood	AICc	$\Delta AICc$
1	192,6758	-355,3	20,2
2	175,5739	-334,5	41
3	184,6547	-350,5	25
4	179,1998	-339,5	36
5	189,8427	-358,6	16,9
6	179,5967	-335,9	39,6
7	190,1842	-354,9	20,6
8	228,1941	-375,5	0

Tabla 14. Resultados de los dos modelos con mejor ajuste (ver texto para detalles de los modelos).

Modelo 5									
		Matriz de varianza-covarianza evolutiva			Matriz de correlaciones evolutivas parciales				
		Tc1	Tm1	Tm2	Tm3	Tc1	Tm1	Tm2	Tm3
Tc1		0,0066	0,0015	0,0015	0,0015	1,00	0,06	0,03	0,09
Tm1		0,0015	0,0021	0,0020	0,0018	0,06	1,00	0,71	0,22
Tm2		0,0015	0,0020	0,0021	0,0019	0,03	0,71	1,00	0,44
Tm3		0,0015	0,0018	0,0019	0,0021	0,09	0,22	0,44	1,00
Modelo 8									
		Matriz de varianza-covarianza evolutiva			Matriz de correlaciones evolutivas parciales				
Estado = caniniforme		Tc1	Tm1	Tm2	Tm3	Tc1	Tm1	Tm2	Tm3
	Tc1	0,0032	0,0012	0,0011	0,0012	1,00	0,18	-0,16	0,26
	Tm1	0,0012	0,0019	0,0017	0,0016	0,18	1,00	0,62	0,22
	Tm2	0,0011	0,0017	0,0017	0,0015	-0,16	0,62	1,00	0,53
	Tm3	0,0012	0,0016	0,0015	0,0017	0,26	0,22	0,53	1,00
Estado = molariforme		Tc1	Tm1	Tm2	Tm3	Tc1	Tm1	Tm2	Tm3
	Tc1	0,0118	0,0152	0,0165	0,0112	1,00	0,70	-0,55	0,52
	Tm1	0,0152	0,0202	0,0221	0,0149	0,70	1,00	0,96	-0,77
	Tm2	0,0165	0,0221	0,0242	0,0165	-0,55	0,96	1,00	0,88
	Tm3	0,0112	0,0149	0,0165	0,0116	0,52	-0,77	0,88	1,00

Adicionalmente, el modelo incorporando la morfología del primer diente (Modelo 8) ofreció un ajuste aún mayor a los datos con valores de AICc ampliamente menores (Tabla 13). Además, en dicho modelo se pudo observar la escasa correlación entre los caniniformes y los molariformes, así como también, sus tasas evolutivas elevadas (al igual que en el modelo anterior) mientras el diente presenta morfología de caniniforme, pero correlaciones y tasas similares al resto de los molariformes mientras el diente presenta morfología de molariforme (Tabla 14).

Por último, el ajuste de los datos continuos de ancho transversal del primer diente permitió observar una gran variabilidad y, particularmente en especies con caniniforme, cambios hacia dientes más grandes o más pequeños, mientras que se observan tendencias más uniformes entre especies cercanas cuando la morfología es de molariforme (Figura 12).

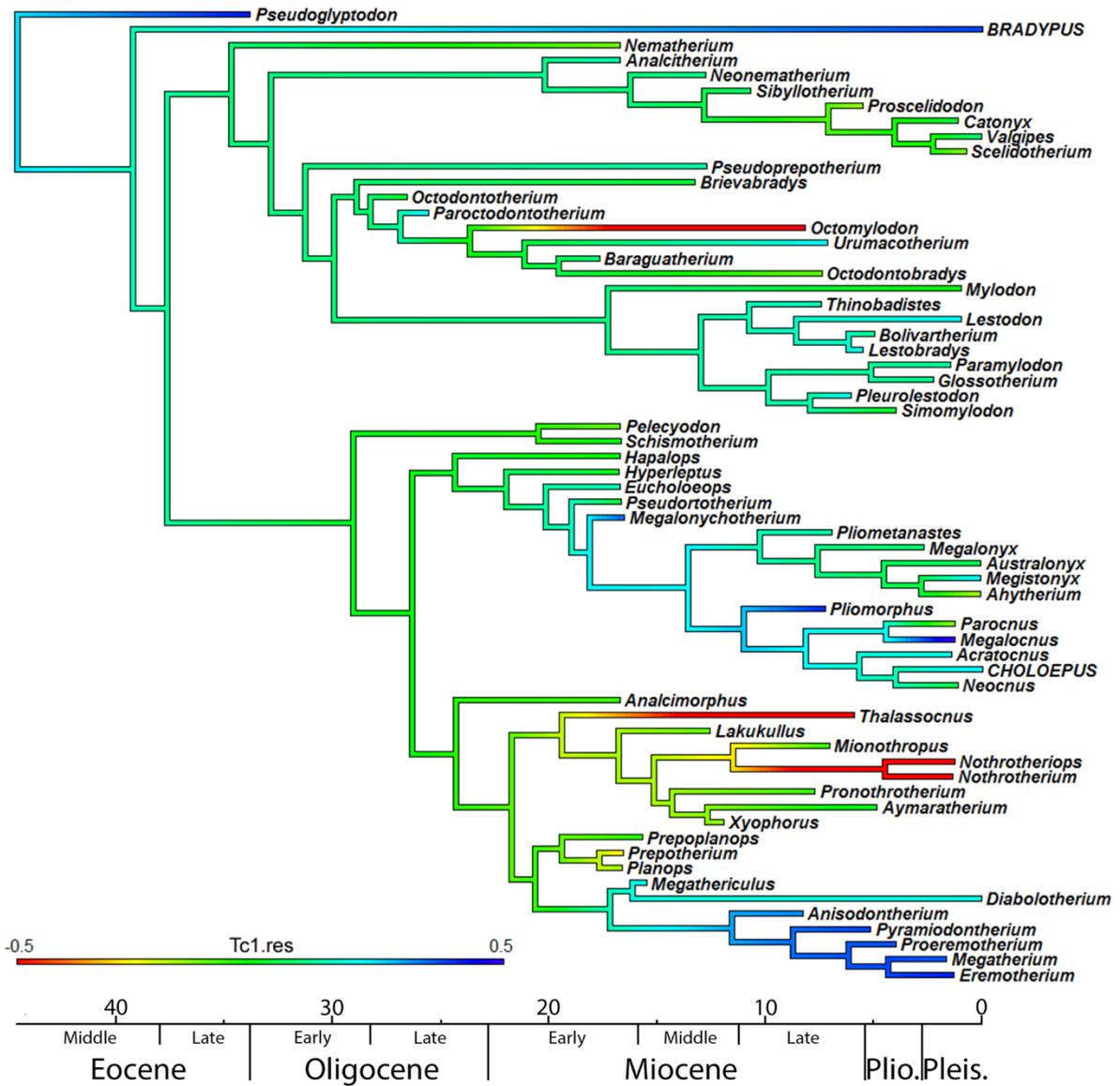


Figura 12. Filogenia escalada temporalmente de los perezosos con mapeo de los residuos del largo transversal del primer diente de la mandíbula (Tc) vs la longitud total de la mandíbula (Lt). Se observan cambios repentinos en el tamaño del caniniforme entre especies cercanas (p. ej. *Megalocnus* - *Parocnus* - *Acratocnus* - *Neocnus*; *Australonyx* - *Ahytherium*; *Eucholoeops* - *Hyperleptus* - *Pseudorthotherium* - *Hapalops*; *Pleurolestodon* - *Simomyiodon*) y tendencias de estasis (Scelidothereiinae) o aumento (Megatheriinae) más estables en los casos que el diente posee morfología de molariforme. **Plio.** Plioceno; **Pleis.** Pleistoceno.

Discusión

Si bien los resultados no apoyaron una de las hipótesis propuestas, ya que los caniniformes se encuentran correlacionados evolutivamente al resto de los dientes, dicha correlación es muy escasa. Además, se pudo confirmar que la tasa evolutiva de los caniniformes es hasta tres veces superior a la de los molariformes. A su vez, se observó que los molariformes presentan correlaciones evolutivas muy elevadas entre ellos y que sus tasas evolutivas son muy similares, probablemente debido a una fuerte presión selectiva para retener una superficie de procesamiento de alimento necesaria para los requerimientos alimenticios de los individuos manteniendo el mínimo costo para la estructura. Por otro lado, Naples (1982) nota que en *Choloepus*, y quizás en otros megaloníquidos, la presencia de caniniforme parecería limitar la adaptación del aparato masticatorio hacia una configuración típica de herbívoro (como sí ocurre en *Bradypus*), indicando la gran importancia del caniniforme como armamento para la defensa tanto activa como por medio de la intimidación.

En base a los resultados obtenidos puede suponerse la inexistencia de algún tipo de presión selectiva estabilizadora actuando sobre el caniniforme, cuya acción mantendría el tamaño del diente más estable o limitaría las pérdidas o cambios de morfología en molariformes que se observan en la filogenia. Asimismo, en especies estrechamente emparentadas y con distribución geográfica solapada que presentan caniniformes (como los megaloníquidos del norte de América del Sur o de las Antillas, o los milodontinos del sur de América del Sur, ambos en el Pleistoceno) se observan cambios rápidos en el tamaño del diente los que no parecen corresponderse con otros cambios morfológicos o ecológicos. Además, la reducción y eventual pérdida del caniniforme en varios taxones, como por ejemplo *Paramylodon* (McDonald, 2006), puede ser vista como evidencia en contra del uso del caniniforme para la adquisición

o procesamiento del alimento en esos taxones. A su vez, la evolución independiente de grandes “defensas” o “colmillos” en muchos grupos de mamíferos ha sido asociada a la acción de la selección sexual (Geist, 1966), lo cual podría aportar información sobre el origen del caniniforme en el clado, o al menos sobre el gran desarrollo adquirido en *Lestodon* y algunos otros miembros del grupo. Además, más evidencias de dimorfismo sexual en los caniniformes en algunos de estos perezosos, podrían suponer su relación con sistemas sociosexuales, que han sido demostrados muy variables en diferentes grupos taxonómicos (Liker *et al.*, 2013; Székely *et al.*, 2013).

En los grupos que presentan morfología de molariforme no se observan cambios repentinos entre taxones estrechamente emparentados. De todas formas, en Megatheriinae se observa una tendencia constante de aumento del tamaño del diente que no se observa en Scelidotheriinae. Esta tendencia podría estar relacionada con el aumento masivo del tamaño corporal en este clado, quizás debido a cambios fisiológicos asociados al aumento de tamaño corporal (Vizcaíno *et al.*, 2006; Pant *et al.*, 2014; Toledo *et al.*, 2017).

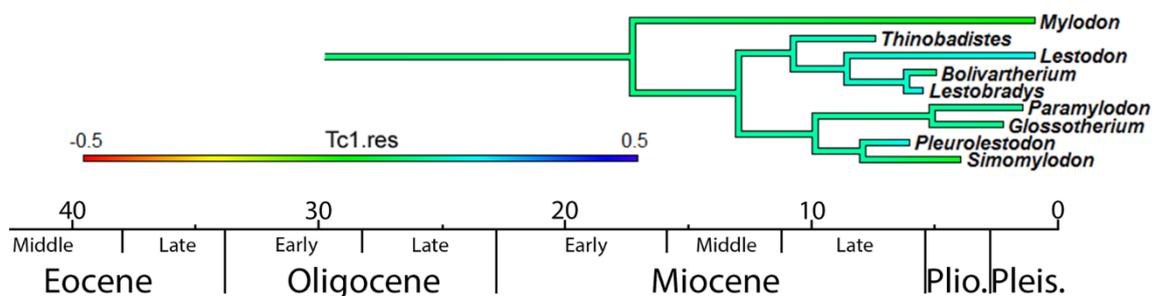


Figura 13. Variación del tamaño del primer diente inferior en los mylodontinos. Ver Figura 12 para detalle de abreviaturas. Ver texto para referencias de hipótesis de dimorfismo sexual en *Paramylodon*, *Glossotherium* y *Simomyodon*.

Por último, cabe destacar las numerosas investigaciones ya mencionadas que demuestran la existencia de dimorfismo sexual en perezosos fósiles que abarcan a taxones de diferentes familias como el megatérido *Eremotherium* y los milodóntidos *Paramylodon*, *Catonyx* y *Scelidotherium*, así como también, varias menciones a la posible existencia de dimorfismo sexual en los milodontinos (Figura 13) *Glossotherium* (Cabrera, 1936; Christiansen y Fariña, 2003) y *Simomylodon* (Boscaini *et al.*, 2018), y el megaloníquido *Eucholoeops* (Scott, 1904). En este sentido, si bien Prothero y Raymond (2008) argumentan a favor de un menor número de especies con dimorfismo sexual a lo previamente considerado en perezosos, no se debe descartar que, al igual que en una innumerable cantidad de mamíferos (Andersson, 1994), la selección sexual haya jugado algún rol sobre los procesos evolutivos que ocurrieron a lo largo de la historia del grupo. Asimismo, la existencia de dimorfismo sexual podría verse oscurecida por los escasos restos disponibles de muchas de las especies del clado. Por ejemplo, como predecía McDonald (2006), y en concordancia con evidencias que sugieren que la selección sexual podría ser responsable de la coexistencia de especies ecológicamente similares (M'Gonigle *et al.*, 2012), muchas de las especies para las cuales existe cierta evidencia de dimorfismo sexual se encuentran emparentadas (dentro de la familia Mylodontidae), ocurren en el Pleistoceno y poseen distribuciones geográficas considerablemente solapadas (Varela *et al.*, 2017).

Bibliografía

- Adams, D. C. (2012). Comparing evolutionary rates for different phenotypic traits on a phylogeny using likelihood. *Systematic Biology*, 62(2), 181-192.
- Adams, D. C., Berns, C. M., Kozak, K. H., y Wiens, J. J. (2009). Are rates of species diversification correlated with rates of morphological evolution? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1668), 2729-2738.
- Adams, D. C., Korneisel, D., Young, M., y Nistri, A. (2017). Natural history constrains the macroevolution of foot morphology in European plethodontid salamanders. *The American Naturalist*, 190(2), 292-297.
- Andersson, M. B. (1994). *Sexual selection*. Princeton University Press, 599 pp.
- Arnegard, M. E., McIntyre, P. B., Harmon, L. J., Zelditch, M. L., Crampton, W. G., Davis, J. K., Sullivan, J. P., Lavoué, S. y Hopkins, C. D. (2010). Sexual signal evolution outpaces ecological divergence during electric fish species radiation. *The American Naturalist*, 176(3), 335-356.
- Bargo, M. S. (2001). El aparato masticatorio de los perezosos terrestres (Xenarthra, Tardigrada) del Pleistoceno de la Argentina. Morfometría y biomecánica. Unpublished PhD thesis. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 400 pp.
- Boscaini, A., Gaudin, T., Mamani Quispe, B., Antoine P.O. y Pujos F. (2018). New insights in the evolutionary history and the paleobiology of the ground sloth *Simomyiodon uccasamamensis* (Xenarthra, Mylodontidae) from the Pliocene of the Bolivian Altiplano. *5th International Palaeontological Congress (Paris)*, Abstracts: 971
- Brandoni, D. (2011). The Megalonychidae (Xenarthra, Tardigrada) from the late Miocene of Entre Ríos Province, Argentina, with remarks on their systematics and biogeography. *Geobios*, 44(1), 33-44.

- Brandoni, D. (2014). “*Xyophorus*” sp. en el Mioceno Medio de Chubut: implicancias sistemáticas, biogeográficas y biocronológicas del registro de un Nothrotheriinae en el Neógeno de la Argentina. *Ameghiniana*, 51(2), 94-105.
- Brandoni, D., Powell, J. E., y González, O. E. (2011). *Anisodontherium* from the late Miocene of north-western Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 57(2), 241-249.
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. (2002). *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach*. 2d ed. Springer, New York, 355 pp.
- Cabrera, A.L., 1936, Las especies del género *Glossotherium*. *Notas del Museo de La Plata Paleontología* 1, 193-206.
- Carlini, A. A., y Scillato-Yané, G. J. (1998). Nuevos Xenarthra del Friasense (Mioceno medio) de Argentina. *Studia geologica salmanticensia*, 34, 43-67.
- Carlini, A. A., Brandoni, D., Scillato-Yané, G. J., y Pujos, F. (2002). Una nueva especie de megaterino (Xenarthra, Megatheriidae) del Mioceno tardío-Plioceno de Catamarca, Argentina. *Ameghiniana*, 39(3), 367-377.
- Carlini, A. A., Brandoni, D., y Sánchez, R. (2006). First Megatheriines (Xenarthra, Phyllophaga, Megatheriidae) from the Urumaco (Late Miocene) and Codore (Pliocene) Formations, Estado Falcón, Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4(3), 269-278.
- Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J., y Sánchez, R. (2006). New Mylodontoidea (Xenarthra, Phyllophaga) from the Middle Miocene-Pliocene of Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4(3), 255-267.
- Carlini, A. A., Brandoni, D., y Dal Molin, C. N. (2013). A new genus and species of Planopinae (Xenarthra: Tardigrada) from the Miocene of Santa Cruz Province, Argentina. *Zootaxa*, 3694(6), 565-578.

- Cartelle, C., De Iuliis, G., y Pujos, F. (2008). A new species of Megalonychidae (Mammalia, Xenarthra) from the Quaternary of Poço Azul (Bahia, Brazil). *Comptes Rendus Palevol*, 7(6), 335-346.
- Cartelle, C., De Iuliis, G., y Ferreira, R. L. (2009). Systematic revision of tropical Brazilian scelidotheriine sloths (Xenarthra, Mylodontoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(2), 555-566.
- Christiansen, P., y Fariña, R. A. (2003). Mass estimation of two fossil ground sloths. *Senckenbergiana Biologica*, 83, 95-101.
- Clavel, J., Escarguel, G., y Merceron, G. (2015). mvMORPH: an R package for fitting multivariate evolutionary models to morphometric data. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(11), 1311-1319.
- Croft, D. A. (2001). Cenozoic environmental change in South America as indicated by mammalian body size distributions (cenograms). *Diversity and distributions*, 7(6), 271-287.
- Cuervo, J. J., y Møller, A. P. (1999). Evolutionary rates of secondary sexual and non-sexual characters among birds. *Evolutionary Ecology*, 13(3), 283-303.
- De Esteban-Trivigno, S., Mendoza, M., y De Renzi, M. (2008). Body mass estimation in Xenarthra: a predictive equation suitable for all quadrupedal terrestrial placentals? *Journal of Morphology*, 269(10), 1276-1293.
- De Iuliis, G., Pujos, F., y Cartelle, C. (2009). A new ground sloth (Mammalia: Xenarthra) from the Quaternary of Brazil. *Comptes Rendus Palevol*, 8(8), 705-715.
- De Iuliis, G., Gaudin, T. J., y Vicars, M. J. (2011). A new genus and species of nothrotheriid sloth (Xenarthra, Tardigrada, Nothrotheriidae) from the late Miocene (Huayquerian) of Peru. *Palaeontology*, 54(1), 171-205.

- De Iuliis, G., Pujos, F., Toledo, N., Bargo, M. S., y Vizcaíno, S. F. (2014). *Eucholoeops* Ameghino, 1887 (Xenarthra, Tardigrada, Megalonychidae) from the Santa Cruz Formation, Argentine Patagonia: implications for the systematics of Santacrucian sloths. *Geodiversitas*, 36(2), 209-255.
- Dos Santos, J. C. R., Rancy, A., y Ferigolo, J. (1993). Octodontobradyninae, uma nova subfamília de Orophodontidae (Edentata, Tardigrada) do Mioceno superior-Plioceno do estado do Amazonas, Brasil. *Ameghiniana*, 30(3), 255-264.
- Engelmann, G. F. (1987). A new Deseadan sloth (Mammalia: Xenarthra) from Salla, Bolivia, and its implications for the primitive condition of the dentition in edentates. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7(2), 217-223.
- Fariña, R. A., Vizcaíno, S. F., y Bargo, M. S. (1998). Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene-early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical*, 5(2), 87-108.
- Gaudin, T. J. (2004). Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140(2), 255-305.
- Geist, V. (1966). The evolution of horn-like organs. *Behaviour*, 27(1), 175-214.
- Gingerich, P. D. (2009). Rates of evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 657-675.
- Harmon, L. J., Losos, J. B., Jonathan Davies, T., Gillespie, R. G., Gittleman, J. L., Bryan Jennings, W., Kozak, K. H., McPeck, M. A., Moreno-Roark, F., Near, T. J., Purvis, A., Ricklefs, R. E., Schluter, D., Schulte II, J. A., Seehausen, O., Sidlauskas, B. L., Torres-Carvajal, O., Weir, J. T. y Mooers, A. Ø. (2010). Early bursts of body size and shape evolution are rare in comparative data. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 64(8), 2385-2396.

- Hirschfeld, S. E. (1981). *Pliometanastes protistus (Edentata, Megalonychidae) from Knight's Ferry, California with discussion of early Hemphillian Megalonychids*. Museum of Paleontology, University of California, Berkeley, 16 pp.
- Hirschfeld, S. E. (1985). *Ground sloths from the Friasian La Venta fauna, with additions to the Pre-Friasian Coyaima fauna of Colombia, South America*. University of California Press, 91 pp.
- Hoffstetter, R. (1954). Les gravigrades cuirassés du Déséadien de patagonie. *Mammalia*, 18(2), 159-169.
- Klaczko, J., Ingram, T., y Losos, J. (2015). Genitals evolve faster than other traits in *Anolis* lizards. *Journal of Zoology*, 295(1), 44-48.
- Liker, A., Freckleton, R. P., y Székely, T. (2013). The evolution of sex roles in birds is related to adult sex ratio. *Nature Communications*, 4, 1587.
- M'Gonigle, L. K., Mazzucco, R., Otto, S. P., y Dieckmann, U. (2012). Sexual selection enables long-term coexistence despite ecological equivalence. *Nature*, 484(7395), 506.
- Matthew, W. D., y de Paula Couto, C. (1959). *The Cuban edentates*. American Museum of Natural History, 56 pp.
- Mcafee, R. K. (2009). Reassessment of the cranial characters of *Glossotherium* and *Paramylodon* (Mammalia: Xenarthra: Mylodontidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155(4), 885-903.
- McDonald, H. G. (2005). Paleoeecology of extinct xenarthrans and the Great American Biotic Interchange. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 45(4), 313-333.

- McDonald, H. G. (2006). Sexual dimorphism in the skull of Harlan's ground sloth. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 510:1–9.
- McDonald, H. G., Rincón, A. D., y Gaudin, T. J. (2013). A new genus of megalonychid sloth (Mammalia, Xenarthra) from the late Pleistocene (Lujanian) of Sierra de Perija, Zulia State, Venezuela. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(5), 1226-1238.
- Miño-Boilini, Á. R. (2012). Sistemática y evolución de los Scelidotheriinae (Xenarthra, Mylodontidae) cuaternarios de la Argentina. Doctoral dissertation, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 317 pp.
- Naples, V. L. (1982). Cranial osteology and function in the tree sloths, *Bradypus* and *Choloepus*. *American Museum Novitates* 2739, 1-41.
- Negri, F. R., y Ferigolo, J. (2004). Urumacotheriinae, nova subfamilia de Mylodontinae (Mammalia, Tardigrada) do Mioceno superior-Plioceno, América do Sul. *Revista Brasileira de Paleontología*, 7(2), 281-288.
- O'Meara, B. C., Ané, C., Sanderson, M. J., y Wainwright, P. C. (2006). Testing for different rates of continuous trait evolution using likelihood. *Evolution*, 60(5), 922-933.
- Pant, S. R., Goswami, A., y Finarelli, J. A. (2014). Complex body size trends in the evolution of sloths (Xenarthra: Pilosa). *BMC evolutionary biology*, 14(1), 184.
- Prothero, D., y Raymond, K. (2008). Variation and sexual size dimorphism in pleistocene ground sloths (Xenarthra). *Neogene Mammals: Bulletin* 44, 44, 331.
- Pujos, F. (2006). *Megatherium celendinense* sp. nov. from the Pleistocene of the Peruvian Andes and the phylogenetic relationships of megatheriines. *Palaeontology*, 49(2), 285-306.

- Pujos, F., De Iuliis, G., Argot, C., y Werdelin, L. (2007). A peculiar climbing Megalonychidae from the Pleistocene of Peru and its implication for sloth history. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149(2), 179-235.
- Pujos, F., Salas-Gismondi, R., Baby, G., Baby, P., Goillot, C., Tejada, J., y Antoine, P. O. (2013). Implication of the presence of *Megathericulus* (Xenarthra: Tardigrada: Megatheriidae) in the Laventan of Peruvian Amazonia. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11(8), 973-991.
- Pujos, F., De Iuliis, G., Quispe, B. M., y Flores, R. A. (2014). *Lakukullus anatisrostratus*, gen. et sp. nov., a new massive nothrotheriid sloth (Xenarthra, Pilosa) from the middle Miocene of Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(5), 1243-1248.
- Pujos, F., De Iuliis, G., Mamani Quispe, B., Adnet, S., Andrade Flores, R., Billet, G., Fernández-Monescillo M., Laurent Marivaux, L., Münch, P., Prámparo M. B. y Antoine, P. O. (2016). A new nothrotheriid xenarthran from the early Pliocene of Pomata-Ayte (Bolivia): new insights into the caniniform-molariform transition in sloths. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 178(3), 679-712.
- Quiñones, S. I., Miño Boilini, Á. R., y Zurita, A. E. (2017). Revisión del perezoso terrestre *Nothropus* (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada) del Pleistoceno de Argentina y Bolivia. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 20(1), 121-132.
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Revell, L. J. (2012). phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 217-223.

- Revell, L. J., Mahler, D. L., Peres-Neto, P. R., y Redelings, B. D. (2012). A new phylogenetic method for identifying exceptional phenotypic diversification. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 66(1), 135-146.
- Reynolds, R. G., Collar, D. C., Pasachnik, S. A., Niemiller, M. L., Puente-Rolón, A. R., y Revell, L. J. (2016). Ecological specialization and morphological diversification in Greater Antillean boas. *Evolution*, 70(8), 1882-1895.
- Rincón, A. D., McDonald, H. G., Solórzano, A., Flores, M. N., y Ruiz-Ramoni, D. (2015). A new enigmatic Late Miocene mylodontoid sloth from northern South America. *Royal Society open science*, 2(2), 140256.
- Rincón, A. D., Solórzano, A., McDonald, H. G., y Flores, M. N. (2017). *Baraguatherium takumara*, gen. et sp. nov., the earliest Mylodontoid sloth (Early Miocene) from Northern South America. *Journal of Mammalian Evolution*, 24(2), 179-191.
- Rinderknecht, A., Bostelmann T, E., Perea, D., y Lecuona, G. (2010). A new genus and species of Mylodontidae (Mammalia: Xenarthra) from the late Miocene of southern Uruguay, with comments on the systematics of the Mylodontinae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(3), 899-910.
- Rovereto, C. (1914) Los estratos araucanos y sus fosiles. *Anales del Museo nacional de historia natural de Buenos Aires*. 25, 1-247
- Saint-André, P. A., Pujos, F., Cartelle, C., De Iuliis, G., Gaudin, T. J., McDonald, H. G., y Mamani Quispe, B. (2010). Nouveaux paresseux terrestres (Mammalia, Xenarthra, Mylodontidae) du Néogène de l'Altiplano bolivien. *Geodiversitas*, 32(2), 255-306.
- Salvidio, S., Crovetto, F., y Adams, D. C. (2015). Potential rapid evolution of foot morphology in Italian plethodontid salamanders (*Hydromantes strinatii*) following

- the colonization of an artificial cave. *Journal of evolutionary biology*, 28(7), 1403-1409.
- Savage, D. E. (1946). A mandible of *Megalonyx* from the Pleistocene of Oklahoma. *Journal of Mammalogy*, 27(4), 388-390.
- Scillato-Yané, G. J. (1977). Octomyodontinae: nueva subfamilia de Mylodontidae (Edentata, Tardigrada). Descripción del cráneo y mandíbula de *Octomyodon robertoscagliai* n. sp., procedentes de la Formación Arroyo Chasicó (Edad Chasiquense, Plioceno Temprano) del sur de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y sistemáticas sobre los Mylodontoidea. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales. "L. Scaglia*, 2, 123-140.
- Scillato-Yané, G. J. (1981). Nuevo Mylodontinae (Edentata, Tardigrada) del "Mesopotamiense" (Mioceno Tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos. *Ameghiniana*, 18(1-2), 29-34.
- Scott W. B. (1904). Mammalia of the Santa Cruz beds. Part I. Edentata. En Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896-1899. Vol. 5, Paleontology 2. Princeton: Princeton University Press: 227-364.
- Shockey, B. J., y Anaya, F. (2011). Grazing in a new late Oligocene mylodontid sloth and a mylodontid radiation as a component of the Eocene-Oligocene faunal turnover and the early spread of grasslands/savannas in South America. *Journal of Mammalian Evolution*, 18(2), 101-115.
- Smith, F. A., Lyons, S. K., Ernest, S. M., Jones, K. E., Kaufman, D. M., Dayan, T., Marquet, P. A., Brown, J. H. y Haskell, J. P. (2003). Body mass of late Quaternary mammals. *Ecology*, 84(12), 3403-3403.

- Stadler, T. (2010). Sampling-through-time in birth–death trees. *Journal of theoretical biology*, 267(3), 396-404.
- Székely, T., Remeš, V., Freckleton, R. P., y Liker, A. (2013). Why care? Inferring the evolution of complex social behaviour. *Journal of evolutionary biology*, 26(7), 1381-1391.
- Taglioretti, M., Miño-Boilini, Á. R., Scaglia, F., y Dondas, A. (2014). Presencia de *Proscelidodon patrius* (Xenarthra, Scelidotheriinae) en la Formación Chapadmalal (Plioceno superior), Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina: implicancias bioestratigráficas. *Ameghiniana*, 51(5), 420-427.
- Toledo, N., Cassini, G. H., Vizcaíno, S. F., y Bargo, M. S. (2014). Mass estimation of Santacrucian sloths from the early Miocene Santa Cruz formation of Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 59(2), 267-280.
- Toledo, N., Bargo, M. S., Vizcaíno, S. F., De Iuliis, G., y Pujos, F. (2017). Evolution of body size in anteaters and sloths (Xenarthra, Pilosa): phylogeny, metabolism, diet and substrate preferences. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 106(4), 289-301.
- Turvey, S. T., y Fritz, S. A. (2011). The ghosts of mammals past: biological and geographical patterns of global mammalian extinction across the Holocene. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 366(1577), 2564-2576.
- Varela, L., Tambusso, P. S., Patiño, S. J., Di Giacomo, M., y Fariña, R. A. (2017). Potential distribution of fossil xenarthrans in South America during the Late Pleistocene: Co-Occurrence and provincialism. *Journal of Mammalian Evolution*, 1-12.

- Varela, L., Tambusso, P.S., McDonald, H.G. y Fariña, R. A., 2018. Phylogeny, macroevolutionary trends and historical biogeography of sloths: insights from a Bayesian morphological clock analysis. *Systematic Biology*, aceptado.
- Villarroel, C. (2000). Un nuevo Mylodontinae (Xenarthra, Tardigrada) en la fauna de La Venta, Mioceno de Colombia: el estado actual de la familia Orophodontidae. *Revista de la Academia colombiana de ciencias exactas, físicas y naturales*, 24(90), 117-127.
- 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.
- Vizcaíno, S. F., Cassini, G. H., Toledo, N., y Bargo, M. S. (2012). On the evolution of large size in mammalian herbivores of Cenozoic. En *Bones, Clones, and Biomes: The History and Geography of Recent Neotropical Mammals* (Eds. Patterson y Costa), University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 76-101.
- Webb, S. D. (1989). Osteology and relationships of *Thinobadistes segnis*, the first mylodont sloth in North America. *Advances in Neotropical Mammalogy*. Sandhill Crane Press, Gainesville, 469-532.
- Yamamura, K. (1999). Transformation using $(x+ 0.5)$ to stabilize the variance of populations. *Researches on Population Ecology*, 41(3), 229-234.

Capítulo 5

Conclusiones generales y perspectivas

La presente tesis supone un abordaje desde varias metodologías diferentes al estudio de una estructura exagerada en una especie fósil, a los efectos de evaluar su posible función como ornamento para exhibición sexual o armamento para combate intraespecífico y, por lo tanto, su evolución por medio de selección sexual. En ese sentido, los resultados de los análisis efectuados mostraron la clara existencia de dimorfismo entre los individuos de *Lestodon armatus* que incluso se mantuvo al estudiar únicamente especímenes de un sitio paleontológico acotado geográficamente y temporalmente. Dicho dimorfismo, se considera de origen sexual, ya que investigaciones previas han demostrado la existencia de una única especie de *Lestodon* para el Pleistoceno final en la región en base a una variación (craniana y postcraniana) conjunta de todos los individuos en donde no se observan impases.

La presencia de dimorfismo sexual en una especie de mamífero de gran tamaño supone, con alta probabilidad, la existencia de selección sexual actuando sobre la evolución de la estructura, ya sea por medio de competencia entre machos o selección de pareja por parte de las hembras. En el caso de *L. armatus*, los grandes caniniformes corresponderían a individuos machos y podrían ser utilizados como armamento en luchas intrasexuales y como ornamentación relacionada a la elección de pareja. De todas formas, no debe descartarse su utilización en la defensa y/o intimidación, como se observa en el perezoso actual *Choloepus*, aunque debe tenerse

en cuenta que en dicho perezoso no se observa dimorfismo sexual en los caniniformes.

Al mismo tiempo, considerando el grado de dimorfismo observado y realizando comparaciones con mamíferos actuales, resulta altamente probable un sistema de apareamiento poligínico, aunque no puede determinarse con certeza la existencia de grupos sociales o simplemente encuentros limitados a las épocas de apareamiento. Dichas hipótesis se podrían ver beneficiadas con estudios que cuenten con mayores tamaños de muestra, pero fundamentalmente con el hallazgo y el estudio de nuevos sitios con presencia de gran cantidad de individuos de la especie.

De igual forma, sería de sumo interés el estudio de nuevos individuos juveniles, así como también, de las líneas de crecimiento presentes en la dentina de los dientes, para obtener trayectorias de crecimiento más completas y mejorar el conocimiento sobre el desarrollo de los caniniformes.

Por otro lado, los análisis de elementos finitos indicaron cierta “sobreconstrucción” de la mandíbula y los caniniformes, aportando evidencias que permiten complementar los análisis mencionados anteriormente y suponer la existencia de usos muy extenuantes de los caniniformes que podrían relacionarse a la utilización como armamento en luchas intrasexuales. Al mismo tiempo, los análisis de desgaste microscópico, si bien contaron con tamaños muestrales escasos, permitieron observar, de forma cualitativa, la ausencia en el caniniforme de rastros de uso asociados al procesamiento o la adquisición de alimento.

En relación a estas aproximaciones, estudios futuros podrían realizar simulaciones que modelen la existencia de diferentes fuerzas extrínsecas sobre los caniniformes, así como también, considerar los diferentes materiales y estructuras internas del diente, para evaluar la respuesta frente a diferentes escenarios de luchas

intraespecíficas. A su vez, sería indispensable el estudio del desgaste microscópico en más caniniformes para confirmar cuantitativamente lo observado en este trabajo.

Finalmente, el enfoque macroevolutivo realizado en la última sección de este trabajo permitió obtener una visión general de la evolución del primer diente en relación a su morfología y tamaño en todo el clado. De forma interesante, se observó que el primer diente es más variable que el resto de los dientes solo cuando su morfología es de caniniforme. Estos resultados, sumados a la existencia de dimorfismo sexual en los caniniformes de *Lestodon* y *Paramylodon*, así como también, a propuestas sobre dimorfismo en los caniniformes en otros perezosos o incluso a dimorfismos de tamaño confirmados en otros integrantes del clado, permiten suponer algún grado de selección sexual actuando durante la evolución de este grupo. En este sentido, serían de gran interés estudios que evalúen la existencia de dimorfismo sexual en otros perezosos a los efectos de ahondar sobre la importancia que podría haber jugado la selección sexual en el desarrollo de algunas morfologías, así como también, en los procesos de diversificación y extinción del grupo. Por último, de forma lateral en los análisis macroevolutivos se observó una relación negativa entre el tamaño del m1 y el m3 que podría indicar la existencia de cascada inhibitoria en los molariformes de los perezosos (una regla macroevolutiva ampliamente estudiada y validada en muchos grupos de mamíferos), abriendo una hipótesis muy interesante a considerar en investigaciones futuras.