

Tesis de Doctorado

**ANATOMÍA Y BIOMECÁNICA DEL ESQUELETO
VERTEBRAL EN PEREZOSOS FÓSILES Y
ACTUALES**

P. Sebastián Tambusso

2021

Director: Dr. Richard A. Fariña

Co-Director: Dr. Cesar L. Schultz

Pedeciba – Biología

Universidad de la República

Integrantes del Tribunal:

Dr. Enrique Lessa

Dr. Daniel Perea

Dr. Raúl Vezzosi

ÍNDICE

RESUMEN	2
Capítulo I	
INTRODUCCIÓN	4
ANTECEDENTES	13
OBJETIVOS.....	16
BIBLIOGRAFÍA.....	18
Capítulo II	
IDENTIFICACIÓN DE VÉRTEBRAS DE PEREZOSOS TERRESTRES MEDIANTE ANÁLISIS MULTIVARIADO.....	35
Material suplementario 1.....	48
Material suplementario 2.....	58
Capítulo III	
FUSIÓN DE VÉRTEBRAS TORÁCICAS ANTERIORES EN PEREZOSOS TERRESTRES DEL PLEISTOCENO.....	71
Material suplementario.....	81
Capítulo IV	
ANÁLISIS COMPARATIVO MORFOLÓGICO Y BIOMECÁNICO DEL ESQUELETO AXIAL DE LOS PILOSA Y SU CORRELACIÓN CON HÁBITOS LOCOMOTORES.....	87
CONCLUSIONES FINALES Y PERSPECTIVAS.....	159
AGRADECIMIENTOS.....	164
APÉNDICE.....	166

RESUMEN

La columna vertebral tiene un rol fundamental en el soporte del cuerpo contra la gravedad, está conectada a las extremidades por medio de componentes óseos, ligamentosos y musculares. Asimismo, está compuesta por muchas articulaciones consecutivas que participan activamente en la locomoción. Si bien se han realizado avances en el estudio del esqueleto poscraneano axial en especies vivientes, el estudio abordado hacia taxones extintos, y particularmente de mamíferos, ha sido a menudo descuidado por los paleontólogos por ser considerado monótono o carente de morfologías diagnósticas, más aún, porque se debe contar con una serie completa del esqueleto axial para poder realizar ciertos análisis. Las vértebras de los mamíferos podrían ser consideradas bastante homogéneas. Sin embargo, las variaciones en la forma y proporciones de sus distintos componentes pueden ser de gran utilidad para evaluar hábitos locomotores, biomecánicos, relaciones filogenéticas e incluso llegar a distinguir entre géneros o especies similares. Dentro de los xenartros, los perezosos son un grupo de estudio muy interesante ya que, si bien actualmente solo se encuentran representados por dos géneros arborícolas (*Bradypus* y *Choloepus*), su registro paleontológico es mucho más diverso, contándose cerca de 90 géneros extintos (y en aumento), entre los que se puede encontrar especies completamente terrestres, algunos trepadores, e incluso semi-acuáticos. En el presente trabajo, a través de análisis anatómicos, análisis de morfometría lineal y de morfometría geométrica, se ha podido mostrar que el estudio del esqueleto axial de los perezosos puede ofrecer un buen nivel de variabilidad anatómica, así como también información ecomorfológica. A partir de

análisis multivariados, se ha logrado identificar diferencias en las vértebras que permitieron clasificarlas a nivel de género e incluso asignar la posición de cada vértebra en la columna con un gran nivel de precisión. También se encontraron características particulares en las vértebras torácicas del género extinto *Glossotherium* que permiten distinguirlo del resto. Estas diferencias pueden ser el resultado de defectos en la segmentación durante el desarrollo embrionario, transformaciones homeóticas, o debido a fuerzas aplicadas sobre las vértebras torácicas por el uso de un hábito particular en este género que llevaría a una condición patológica o a un apoyo adicional como resultado indirecto. Por último, el análisis de la morfología de toda la columna vertebral en el Orden Pilosa, encuentra aquí importantes diferencias morfológicas en la columna vertebral de las distintas especies que pueden estar correlacionadas con aspectos ecológicos, como el modo de locomoción o la postura. Los resultados de este trabajo muestran que, lejos de ser un elemento monótono u homogéneo, las vértebras de los perezosos son elementos muy interesantes para evaluar su variación en relación a aspectos evolutivos y ecológicos, de la cual aún se puede obtener mucha información a partir de su análisis.

Capítulo I

INTRODUCCIÓN

Durante el Pleistoceno los xenartros fueron el grupo de mamíferos más característico en América del Sur (Hoffstetter, 1958; Patterson y Pascual, 1968), con un registro paleontológico que se extiende desde el Paleoceno (Scillato-Yané, 1976; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 2007). Este grupo se encontraba compuesto por armadillos, gliptodontes, “osos” hormigueros, perezosos terrestres y arborícolas, formando parte principal de la fauna de mediano y gran tamaño (Fariña et al. 2013). Si bien los xenartros se caracterizan por ser un grupo endémico de América del Sur, varios géneros alcanzaron América del Norte y América Central durante el fenómeno de dispersión bidireccional conocido como Gran Intercambio Biótico Americano, que se dio en varios pulsos entre los 9 y 3 millones de años antes del presente (Webb, 1976, 2006; Woodburne, 2010; Campbell Jr. et al., 2010).

En base, principalmente, a características esqueléticas y dentarias, el Superorden Xenarthra se compone por el Orden Cingulata, aquellos xenartros actuales y extintos que presentan una coraza formada por placas dérmicas (e.g., armadillos, pampaterios y gliptodontes) y el Orden Pilosa, compuesto por dos Subórdenes: Vermilingua (“osos” hormigueros) y Folivora (perezosos arborícolas actuales y perezosos extintos) (Gaudin y McDonald, 2008).

Actualmente los Folivora están representados únicamente por dos géneros vivientes, los perezosos arborícolas *Bradypus* y *Choloepus*. Sin embargo, el registro fósil de los perezosos presenta una riqueza taxonómica más diversa, reportándose cerca

de 90 géneros (McKenna and Bell, 1997). Sin embargo, este número sigue en aumento gracias a los hallazgos realizados en nuevas localidades fosilíferas, principalmente en Perú, Uruguay, Chile y Venezuela (e.g., McDonald y Muizon, 2002; Carlini et al., 2006a, b; McKenna et al., 2006; Pujos et al., 2007; Rinderknecht et al., 2007, 2010; Shockey et al., 2009; De Iuliis et al., 2011; McDonald et al., 2013). La mayor parte de los ejemplares fósiles provienen de depósitos o de unidades sedimentarias que comprenden una edad Mioceno temprano al Pleistoceno.

Los perezosos actuales y extintos son los xenartros en los que se han realizado mayor cantidad de estudios en el área de la sistemática filogenética, utilizando caracteres morfológicos (Engelmann, 1985; Webb, 1985; De Iuliis, 1996; White y MacPhee, 2001; McDonald y Muizon 2002; McDonald y Perea, 2002; Pujos, 2006; Muizon et al., 2003, 2004; Gaudin, 2003, 2004; Pujos et al., 2007; Cartelle et al., 2009; De Iuliis et al., 2009; McAfee, 2009; Czerwonogora y Fariña, 2012; Corona et al., 2013; Miño-Bolini et al., 2014; Amson et al., 2017; Boscaini et al., 2019; Varela et al., 2019; De Iuliis et al., 2020; Stinnesbeck et al., 2021), así como también moleculares (Höss et al., 1996; Poinar et al., 1998, 2003; Greenwood et al., 2001; Hofreiter et al., 2003; Buckley et al., 2015; Slater et al., 2016; Ruiz-García et al., 2017; Delsuc et al., 2019, Presslee et al., 2019).

Según el exhaustivo análisis de Gaudin (2004) en base a caracteres del cráneo y la mandíbula, el Suborden Folivora se puede dividir en cuatro familias monofiléticas: Megatheriidae, Nothrotheriidae, Megalonychidae y Mylodontidae. Este autor establece que los perezosos actuales serían difiléticos, con *Bradypus* posicionado como el grupo hermano del resto de los perezosos y *Choloepus* dentro de la familia Megalonychidae. Más recientemente, Varela et al. (2019) extendieron el análisis morfológico incluyendo

nuevos taxones y caracteres postcraneanles, que permitieron reconstruir nuevos resultados filogenéticos en base a inferencias Bayesianas (Figura 1). Estos resultados apoyan la existencia de los clados anteriormente reconocidos para el grupo, logrando

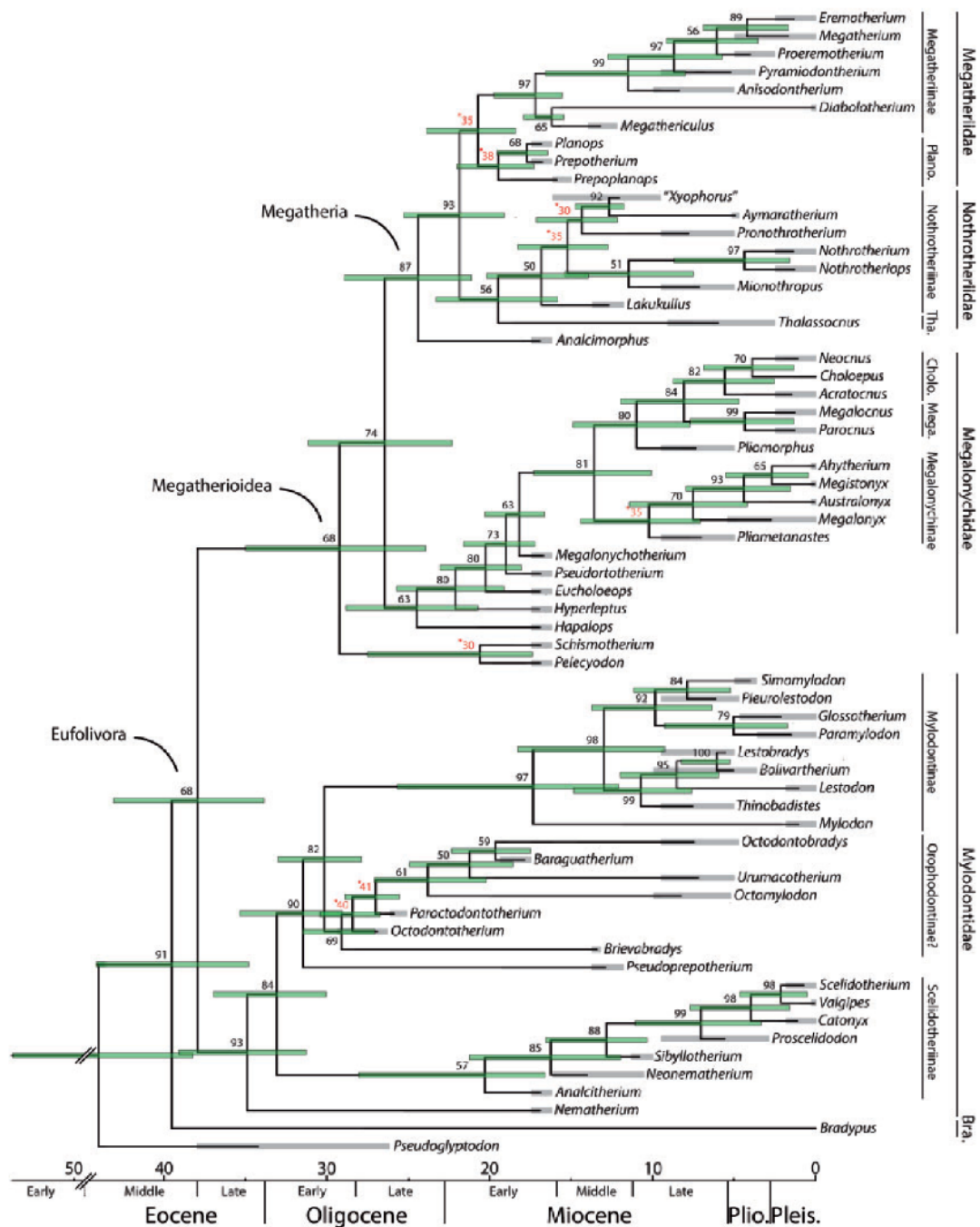


Figura 1: Relaciones filogenéticas dentro del Suborden Folivora según Varela et al. (2019)

obtener tiempos de divergencia para grandes clados que no podían ser datados con métodos moleculares. Por otra parte, los resultados moleculares más recientes, basados en análisis de ADN mitocondrial y secuencias de aminoácidos del colágeno (Delsuc et al., 2019; Presslee et al., 2019), mostraron algunas diferencias notables en comparación con los resultados morfológicos. Estos nuevos análisis muestran que *Bradypus* no sería el grupo hermano del resto de los perezosos, si no que se encuentra anidado dentro de un clado que incluye a *Megatherium*, *Nothrotheriops* y *Megalonyx*. Mientras que *Choloepus* se agrupa con los Mylodontidae, no con los Megalonychidae y, además, los perezosos de las Antillas pasan a ser el grupo hermano del resto de los perezosos. Más allá de estos nuevos resultados, los perezosos actuales siguen perteneciendo a clados diferentes. Por lo tanto, la difilia de los perezosos arborícolas actuales continúa representando uno de los casos más llamativos de convergencia evolutiva (Gaudin, 2004; Nyakatura, 2012).

Las descripciones anatómicas de perezosos fósiles se remontan hasta finales del siglo XVIII, gracias a los trabajos realizados por el gran anatomista francés Georges Cuvier. La descripción del perezoso *Megatherium americanum* es considerada la primera publicación en vertebrados fósiles (Cuvier, 1796). Posteriormente, Richard Owen realiza un detallado estudio anatómico al describir extensamente a *M. americanum* en cinco volúmenes, en las que describe minuciosamente el cráneo, el esqueleto axial poscraneano y el esqueleto apendicular (Owen, 1851-1860). Además, este autor elabora una detallada descripción del esqueleto completo de la especie *Glossotherium robustum* (Owen, 1842). Ambos trabajos son una fuente de información muy completa de estos géneros. Entre otros perezosos fósiles, Owen (1840) describe un

esqueleto casi completo de *Scelidotherium leptcephalum*, a partir de restos colectados por Charles Darwin en América del Sur, durante su viaje en el H.M.S. Beagle.

Si bien numerosos autores han realizado importantes aportes al conocimiento de la anatomía de los perezosos fósiles, es destacable la contribución de Stock (1925) en cuanto a la descripción anatómica de los esqueletos completos en tres géneros extintos de perezosos terrestres de América del Norte: *Nothrotherium*, *Megalonyx* y *Paramylodon*. En dicho trabajo, Stock realiza una descripción muy detallada del esqueleto axial y apendicular de estos perezosos. Recientemente, se destacan las exhaustivas descripciones anatómicas del esqueleto poscraneano en el género sudamericano *Thalassocnus*, realizadas por Amson et al. (2015a, b, c).

La gran diversidad en las características morfológicas del cráneo y la mandíbula en los perezosos fósiles ha sido utilizada para realizar análisis paleobiológicos que permitieron inferir las preferencias dietarias de, entre otros, los grandes perezosos del Pleistoceno (Mylodontidae y Megatheriidae). Los trabajos de Bargo et al. (2006) y Bargo y Vizcaíno (2008) en perezosos de América del Sur, muestran que dentro de los milodóntidos, los géneros *Lestodon* y *Glossotherium* habrían sido pastadores al bulto, no selectivos; mientras que *Mylodon* y *Scelidotherium* serían selectivos o intermedios, seleccionando plantas o partes de plantas, pastos y hojas de árboles y arbustos. Por otra parte, *Megatherium* habría sido el más selectivo (Bargo y Vizcaíno, 2008) y su dieta podría haber estado compuesta por hojas, ramas y frutos, además, la morfología de sus dientes le habría permitido incluir carne, lo que le proporcionaría una dieta omnívora (Fariña, 1996; Bargo, 2001b; Bargo y Vizcaíno, 2008); Asimismo, Fariña y Blanco (1996) discuten acerca de las características de los miembros anteriores que apoyan esta hipótesis. En el caso de los perezosos de América del Norte, el análisis de la morfología

de la premaxila muestra resultados comparables respecto a la alimentación. *Paramylodon* sería un pastador poco selectivo o quizás intermedio; mientras que *Nothrotheriops*, *Eremotherium* y *Megalonyx* habrían sido más selectivos (McDonald, 2005). Pujos et al. (2012) extienden este análisis para incluir una mayor cantidad de géneros y concluyen que la gran mayoría de los perezosos fósiles habrían sido ramoneadores selectivos, mientras que los milodóntidos serían característicamente pastadores.

Análisis recientes utilizando isótopos estables (^{13}C y ^{15}N) en muestras de perezosos fósiles en América del Sur y del Norte (Coltrain et al., 2004; France et al., 2007; Czerwonogora et al., 2012; Prado et al., 2015; Bocherens et al., 2017; Domingo et al., 2020; Dantas et al., 2021; Lobato et al., 2021) son congruentes con las dietas inferidas a partir de los estudios morfológicos y biomecánicos. Por otra parte, recientemente Tejada et al. (2021), basándose en el análisis isotópico de nitrógeno de aminoácidos específicos, propusieron que el perezoso terrestre *Myiodon* podría haber sido un omnívoro oportunista, dejando ver que algunos perezosos podrían haber tenido una dieta más amplia que la inferida a partir de estudios morfológicos de su dentición, una idea que hace tiempo había sido propuesta para la especie *Megatherium americanum* (Fariña y Blanco, 1996)

En cuanto a la morfología poscraneana, si bien los perezosos fósiles parecerían presentar mayor homogeneidad entre los diversos grupos, es posible identificar variaciones que han sido correlacionadas con diversos tipos de locomoción, entre los que se incluyen aquellos completamente terrestres (Toledo, 1996; Bargo et al., 2000), algunos trepadores (Pujos et al., 2007; Toledo et al., 2012, 2013) e incluso semi-acuáticos (Muizon y McDonald, 1995; Amson et al., 2014, 2015a, b, c.). Esta

distinción en los tipos de locomoción se basa principalmente en la anatomía de las extremidades, aunque en algunos casos han sido apoyadas por algunas características observadas en las vértebras (e.g., Muizon & McDonald, 1995; Amson et al., 2015c).

Debido a que los perezosos actuales están altamente especializados para vivir en los árboles (siendo casi incapaces para la locomoción terrestre, aunque sí son capaces de nadar), no son buenos análogos morfológicos para realizar comparaciones biomecánicas con los perezosos terrestres extintos. Por otra parte sus masas corporales (entre 2 y 8 kg) son mucho menores que las de los grandes perezosos del Pleistoceno, como *Megatherium* o *Lestodon*, cuyas masas alcanzaron varias toneladas (Fariña et al., 1998; Bargo et al., 2000).

Por estas razones, todavía hay aspectos de la locomoción de los perezosos fósiles que aún no están totalmente comprendidos (Vizcaíno et al., 2008; Milne et al., 2012)

Si bien, como se mencionó anteriormente, los perezosos fósiles presentan una amplia diversidad en la morfología craneana y, quizás en menor medida, en la morfología poscraneana, hay muchos géneros que son muy similares entre sí, como en el caso de *Lestodon* y *Glossotherium* y, en ocasiones, resulta difícil poder asignar ciertos restos fósiles encontrados a alguno de estos taxones si no están asociados a restos craneanos o a algunos elementos diagnósticos de las extremidades. Uno de estos casos es el esqueleto axial vertebral.

En el caso de los xenartros, las vértebras presentan la característica singular más importante que define al grupo: la presencia de articulaciones intervertebrales accesorias (xenartrales) en las últimas vértebras torácicas y todas las lumbares (Rose y Emry, 1993; Gaudin, 1999; Figura 2).

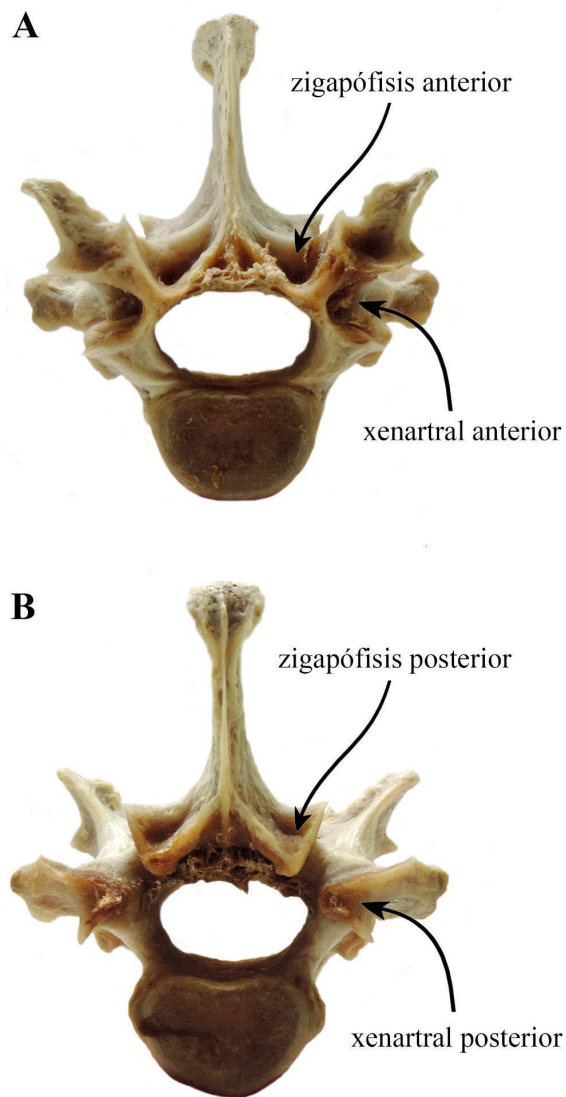


Figura 2. Última vértebra torácica de *Myrmecophaga* en **A**, vista anterior; **B**, vista posterior, señalando la ubicación de las articulaciones intervertebrales.

Las vértebras de los mamíferos podrían ser consideradas bastante homogéneas. Sin embargo, las variaciones en la morfología y proporciones de sus distintos componentes pueden ser de gran utilidad para evaluar hábitos locomotores (Argot, 2003; Pierce et al. 2011), relaciones filogenéticas (Galliari et al., 2010) e incluso poder

llegar a realizar distinciones entre géneros similares (McCuaig y Cumbaa, 1992; De Iuliis, 1996) y entre especies del mismo género (Amson et al., 2015c).

De acuerdo a Fariña et al. (2014a), *Lestodon armatus* es el perezoso fósil que se encuentra con más abundancia en los yacimientos del Pleistoceno de Uruguay, seguido por *Glossotherium robustum* que aparece algo menos representado en el registro fósil de nuestro país. La abundancia relativa al total de la fauna estudiada es de 9% para *L. armatus* y 1.4% para *G. robustum* (Fariña et al., 2014a). A pesar de la abundancia de restos fósiles en Uruguay, Argentina y Brasil y, a diferencia con otras especies, existen escasas descripciones detalladas de la anatomía y morfología del esqueleto poscraneano de *L. armatus* (Gervais 1873; Vargas-Peixoto et al. 2021),

Si bien estas dos especies son bastante similares en sentido general, presentan características en el cráneo, la mandíbula y en las extremidades que permiten su identificación. Por otra parte, usualmente *L. armatus* presenta un mayor tamaño corporal que *G. robustum* (Fariña et al., 1998; Bargo et al., 2000). Hasta el momento no hay ningún trabajo formal en el que se identifiquen las similitudes o diferencias en el esqueleto axial vertebral de estos perezosos.

Intentar asignar una identificación de los restos vertebrales se vuelve importante cuando éstos son los únicos elementos hallados en un sitio, o cuando se encuentran varias especies co-ocurriendo en un sitio (Varela y Fariña 2016; Varela et al. 2018), como en el caso del yacimiento del Arroyo del Vizcaíno (Fariña et al., 2014b). El criterio del tamaño para la identificación de las vértebras podría no ser útil en todos los casos, ya que algún solapamiento de tamaño entre individuos de ambos géneros (es decir, *L. armatus* más pequeño o *G. robustum* más grande) haría que este criterio no fuera siempre acertado.

En el presente trabajo se pretende realizar un análisis anatómico y biomecánico del esqueleto axial vertebral para identificar posibles diferencias entre los distintos géneros, así como también evaluar la locomoción en perezosos terrestres del Pleistoceno

ANTECEDENTES

Como se mencionó anteriormente, diversos autores han realizados descripciones del esqueleto axial vertebral y apendicular en varios géneros de perezosos terrestres como *Scelidotherium* (Owen, 1840), *Glossotherium* (Owen, 1842) *Megatherium* (Owen, 1851-1860; De Iuliis, 1996), *Nothrotherium* y *Paramylodon* (Stock, 1925), *Megalonyx* (Stock, 1925; McDonald, 1977), *Eremotherium* (De Iuliis, 1996), e incluso entre las especies dentro del género *Thalassocnus* (Amson et al., 2015c). Estas descripciones han mostrado diferencias claras entre las vértebras de los distintos taxones y, en algunos, pueden ser muy útiles para lograr identificar características taxonómicas diagnósticas.

Stock (1925) observa que existen diferencias morfológicas entre las vértebras cervicales de *Nothrotherium*, *Paramylodon* y *Glossotherium* (el atlas y el axis presentan diferencias más notorias entre estos géneros), así como también entre las torácicas y las lumbares. Por otra parte, McDonald (1977) encuentra diferencias en las proporciones del cuerpo y la espina dorsal entre *Megalonyx*, *Nothrotherium* y *Paramylodon*.

En géneros morfológicamente muy similares entre sí, como *Eremotherium* y *Megatherium*, De Iuliis (1996) menciona que existen diferencias diagnósticas menores entre las vértebras de ambos taxones.

Amson et al. (2015c) encuentran diferencias anatómicas en las vértebras cervicales y toracolumbares entre las cinco especies del género *Thalassocnus* analizadas en su trabajo.

Hasta el momento no hay ningún estudio formal en el que se realice una descripción de las vértebras de *Lestodon*, así como tampoco se han realizado comparaciones con otros milodóntidos para evaluar el grado de similitud entre ellos a nivel del esqueleto axial vertebral.

La adaptación morfológica y funcional de la columna vertebral en relación a la locomoción en mamíferos ha sido poco estudiada en comparación con la morfología de las extremidades. Aunque muchos de los estudios realizados se han centrado en los primates, debido a la relación con la evolución de la postura bípeda en humanos, en general muestran que en los mamíferos existe una buena correlación entre la morfología de las vértebras y los distintos tipos de locomoción (Rose, 1975; Sanders, 1998; Boszczyk et al., 2001; Sargis, 2001; Argot, 2003; Pierce et al., 2011; Randau et al. 2016, 2017).

En cuanto al estudio de las vértebras en los perezosos terrestres, McDonald (1977) menciona que la orientación de los procesos espinosos y el tamaño relativo del centro en *Megalonyx*, *Nothrotherium* y *Paramylodon* son típicos de aquellos grupos de mamíferos de gran tamaño o que adoptan posturas bípedas. A su vez, encontró que el momento de resistencia de la columna vertebral (Slijper, 1946) también se correspondía con los de mamíferos que usualmente adoptan posturas semi-erectas, como los osos.

Casinos (1996) analiza el momento de resistencia de las vértebras en *Megatherium* y encuentra resultados congruentes con los de McDonald (1977); también

analiza el momento de flexión de las vértebras (Alexander, 1985) y observa que, en posición cuadrúpeda, sus resultados se asemejan a los del dinosaurio *Triceratops*, mientras que en posición bípeda los valores que obtiene son un poco elevados pero son razonables.

El estudio de Amson et al. (2015c) en el género *Thalassocnus* muestra que la anatomía del esqueleto axial poscraneano de las distintas especies dentro de este género presentan varias adaptaciones graduales que se relacionan con un hábito de vida cada vez más acuático.

Los aspectos relacionados a la morfología funcional y a la biomecánica de la locomoción en los xenartros fósiles han sido temas de importante discusión en las últimas dos décadas y son de particular interés debido a que muchos de los mencionados organismos carecen de análogos actuales (White, 1993; Fariña, 1995; Fariña y Blanco, 1996; Fariña et al., 1997; Alexander et al., 1999; Bargo et al., 2000; Blanco & Czerwonogora, 2003; Blanco et al., 2009; Vizcaíno et al., 2003, 2011; Milne et al., 2009, 2012; Milne y O'Higgins, 2012; Toledo et al., 2012, 2013).

Respecto a la locomoción en los perezosos, Owen (1842, 1851) consideró que los grandes perezosos terrestres habrían sido cuadrúpedos, que podían posarse sobre sus extremidades posteriores ayudándose con la cola. Posteriormente Coombs (1983) propuso que la configuración de la pelvis y las extremidades traseras hubiera permitido una postura semi-bípeda que les habría servido para alimentarse de los árboles, lo cual se vería apoyado por la posición de su centro de masa. Cuenca Anaya (1995) examina algunos aspectos funcionales de las extremidades anteriores en *Scelidotherium* y considera que su locomoción sería mayormente cuadrúpeda. Toledo (1996) realiza un

análisis biomecánico de la pelvis y las extremidades posteriores en perezosos del Pleistoceno para caracterizar las pautas locomotoras. En dicho análisis este autor concluye que los perezosos se pueden dividir en varias categorías ecomorfológicas. Por otro lado, Casinos (1996) se focaliza en el bipedalismo y cuadrupedalismo del perezoso *Megatherium*. Asimismo, Blanco y Czerwono (2003) al evaluar la locomoción en este género, basados en mediciones del esqueleto y de huellas, obtienen resultados que apoyan una locomoción bípeda en este perezoso.

En cuanto a los hábitos de los perezosos, Bargo et al. (2000) proponen que en los milodóntidos la longitud del olécranon y la capacidad de resistencia del húmero evidencian una conducta excavadora en estos perezosos, particularmente en *Glossotherium* y *Scelidotherium*; a su vez destacan que en *Lestodon* este hábito sería poco probable, debido a que el húmero presenta una menor capacidad de resistencia en comparación con los anteriores.

En lo que respecta a la locomoción de *Lestodon*, Toledo (1996) propone como modo de locomoción más plausible la postura cuadrúpeda, aunque con la posibilidad de adoptar una postura bípeda, una hipótesis apoyada por McDonald (2007), el cual propone que el modo de locomoción mayormente adoptado por los perezosos únicamente puede confirmarse en base a un estudio de huellas.

OBJETIVOS

El objetivo principal de este trabajo es identificar posibles diferencias entre el esqueleto axial de los distintos géneros de perezosos terrestres del Pleistoceno, así como

también evaluar y caracterizar los hábitos locomotores por medio de análisis anatómicos y biomecánicos del esqueleto axial vertebral.

Para ésto, se determinarán las diferencias anatómicas que permitieran distinguir las vértebras de géneros similares tanto en forma o en tamaño. Se determinarán las características morfológicas que permitieran identificar la posición de cada vértebra dentro de la serie. De esta manera, será posible poder asignar vértebras aisladas a su posición correspondiente. Se analizará la postura y la locomoción en perezosos de las superfamilias Mylodontoidea y Megatheriioidea por medio del estudio morfofuncional y biomecánico del esqueleto axial vertebral, a través de la evaluación del momento de resistencia de la columna vertebral y del análisis de morfometría geométrica.

BIBLIOGRAFÍA

- Alexander RM. (1985). Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs. Zoological Journal of the Linnean Society 83:1-25.
- Alexander RM, Fariña RA, Vizcaíno SF. (1999). Tail blow energy and carapace fractures in a large glyptodont (Mammalia, Xenarthra). Zoological Journal of the Linnean Society 126: 41-49.
- Aramayo S, Manera de Bianco T. (1987). Hallazgo de una icnofauna continental (Pleistoceno tardío) en la localidad de Pehuén-Có (Partido de Coronel Rosales), Provincia de Buenos Aires, República Argentina. Parte 1: Edentata. Litopterna. Proboscidea. Anales del IV Congreso Latinoamericano de Paleontología. Bolivia 1: 516-531.
- Amson E, Argot C, McDonald HG, Muizon C de. (2015a). Osteology and Functional Morphology of the Fore Limb of the Marine Sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada). Journal of Mammalian Evolution 22(2): 169-242.
- Amson E, Argot C, McDonald HG, Muizon C de. (2015b). Osteology and Functional Morphology of the Hind Limb of the Marine Sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada). Journal of Mammalian Evolution 22(3): 355-419.
- Amson E, Argot C, McDonald HG, Muizon C de. (2015c). Osteology and Functional Morphology of the Axial Postcranium of the Marine Sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada) with Paleobiological Implications. Journal of Mammalian Evolution 22(4): 473-518.

- Amson E, Muizon C de, Laurin M, Argot C, Buffrénil V de. (2014). Gradual adaptation of bone structure to aquatic lifestyle in extinct sloths from Peru. *Proc. R. Soc. Lon. B* 281(1782): 20140192.
- Amson E, Muizon C, Gaudin TJ. (2017). A reappraisal of the phylogeny of the Megatheria (Mammalia: Tardigrada), with an emphasis on the relationships of the Thalassocninae, the marine sloths. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 179(1), 217-236.
- Argot C. (2003). Functional-adaptive anatomy of the axial skeleton of some extant marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 255: 279-300.
- Bargo MS. (2001). The ground sloth *Megatherium americanum*: Skull shape, bite forces, and diet. *Acta Paleontologica Polonica* 46: 173-192.
- Bargo MS, Vizcaíno SF. (2008). Paleobiology of Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana* 45: 175-196.
- Bargo MS, Toledo N, Vizcaíno SF. (2006). Muzzle of South American Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada). *Journal of Morphology* 267: 248-263.
- Bargo MS, Vizcaíno SF, Archuby FM, Blanco R.E. (2000). Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene) mylodontid ground sloths (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20: 601-610.
- Blanco RE, Czerwonogora A. (2003). The gait of *Megatherium* Cuvier 1796 (Mammalia, Xenarthra, Megatheriidae). En: Fariña RA, Vizcaíno SF, Storch G.

- (eds.), Morphological studies in fossil and extant Xenarthra (Mammalia). Senckenbergiana biologica, 83: 61-68.
- Blanco RE, Jones WW, Rinderknecht A. (2009). The sweet spot of a biological hammer: the centre of percussion of glyptodont (Mammalia: Xenarthra) tail clubs. Proc. R. Soc. B 276: 3971-3978.
- Bocherens H, Cotte M, Bonini RA, Straccia P, Scian D, Soibelzon L, Prevosti FJ. (2017). Isotopic insight on paleodiet of extinct Pleistocene megafaunal Xenarthrans from Argentina. Gond Res 48: 714.
- Boscaini A, Pujos F, Gaudin TJ. (2019). A reappraisal of the phylogeny of Mylodontidae (Mammalia, Xenarthra) and the divergence of mylodontine and lestodontine sloths. Zoologica Scripta, 48(6): 691-710.
- Boszczyk BM, Boszczyk AA, Putz R. (2001). Comparative and functional anatomy of the mammalian lumbar spine. The Anatomical Record. 264: 157-168.
- Buckley M, Fariña RA, Lawless C, Tambusso PS, Varela L, Carlini AA, Powel JE, Martinez JG. (2015). Collagen sequence analysis of the extinct giant ground sloths *Lestodon* and *Megatherium*. PLoS One, 10(11), e0139611.
- Campbell Jr KE, Prothero DR, Romero-Pittman L, Hertel F, Rivera N. (2010). Amazonian magnetostratigraphy: Dating the first pulse of the Great American Faunal Interchange. Journal of South American Earth Sciences 29: 619-626.
- Carlini AA, Brandoni D, Sánchez, R. (2006a). First megatheriines (Xenarthra, Phyllophaga, Megatheriidae) from the Urumaco (late Miocene) and Codore (Pliocene) formations, Estado Falcón, Venezuela. J Syst Palaeontol 4:269–278.

- Carlini AA, Scillato-Yané GJ, Sánchez R. (2006b). New Mylodontoidea (Xenarthra: Phyllophaga) from the middle Miocene-Pliocene of Venezuela. *J Syst Palaeontol* 4:255-267.
- Cartelle C, De Iuliis G, Ferreira RL. (2009). Systematic revision of tropical brazilian scelidotheriine sloths (Xenarthra, Mylodontoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 555-566.
- Casinos A. (1996). Bipedalism and quadrupedalism in *Megatherium*: an attempt at biomechanical reconstruction. *Lethaia* 29:87-96.
- Coltrain JB, Harris JM, Cerling TE, Ehleringer JR, Dearing M, Ward J, Allen J. (2004). Rancho La Brea stable isotope biogeochemistry and its implications for the palaeoecology of the late Pleistocene, coastal southern California. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 205: 199-219.
- Coombs MC. (1983). Large mammalian clawed herbivores: a comparative study. *Transactions of the American Philosophical Society* 73:1-96.
- Corona A, Perea D, McDonald HG. (2013). *Catonyx cuvieri* (Xenarthra, Mylodontidae, Scelidotheriinae) from the late Pleistocene of Uruguay, with comments regarding the systematics of the subfamily. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 1214-1225.
- Cuenca Anaya J. (1995). El aparato locomotor de los esclidoterios (Edentata, Mammalia) y su paleobiología. Adjuntament de Valencia, Colección "Estudis" 6, 452 pp.
- Cuvier G. (1796). Notice sur le squelette d'une très-grande espèce de quadrupède unconnue jusqu'a présent, trouvé a Paraguay, et déposé au cabinet d'histoire

- naturelle de Madrid. Magasin Encyclopedique: ou Journal des Sciences. des Lettres et des Arts 1: 303-310. 2: 227-228.
- Czerwonogora A, Fariña RA. (2012). How many Pleistocene species of *Lestodon* (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada)? Journal of Systematic Palaeontology 11: 251-263.
- Czerwonogora A, Fariña RA, Toni EP. (2012). Diet and isotopes of Late Pleistocene ground sloths: first results for *Lestodon* and *Glossotherium* (Xenarthra, Tardigrada). N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 262: 257-266.
- Dantas MAT, Vieira Araújo A, Eltink Nogueira E, Alves Silva L, Araujo Leoni R, Moura Félix P, Cherkinsky A. (2021). Isotopic paleoecology ($\delta^{13}\text{C}$) of mesoherbivores from Late Pleistocene of Gruta da Marota, Andaraí, Bahia, Brazil. Historical Biology, 33(5), 643-651.
- De Iuliis G. (1996). A systematic review of the Megatheriinae (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae). Ph.D. dissertation. University of Toronto, Ontario. 781 pp
- De Iuliis G, Gaudin TJ, Vicars M. (2011). A new genus and species of nothrotheriid sloth (Xenarthra, Tardigrada, Nothrotheriidae) from the late Miocene (Huayquerian) of Peru. Palaeontology 54: 171-205.
- De Iuliis G, Pujos F, Tito G. (2009). Systematic and taxonomic revision of the Pleistocene ground sloth *Megatherium* (*Pseudomegatherium*) tarijense (Xenarthra: Megatheriidae), Journal of Vertebrate Paleontology, 29: 1244-1251.
- De Iuliis G, Boscaini A, Pujos F, McAfee RK, Cartelle C, Tsuji LJ, Rook L. (2020). On the status of the giant mylodontine sloth *Glossotherium wegneri* (Spillmann,

- 1931)(Xenarthra, Folivora) from the late Pleistocene of Ecuador. *Comptes Rendus Palevol*, 19(12), 215-232.
- Domingo L, Tomassini RL, Montalvo CI, Sanz-Pérez D, Alberdi MT. (2020). The Great American Biotic Interchange revisited: a new perspective from the stable isotope record of Argentine Pampas fossil mammals. *Scientific reports*, 10(1), 1-10.
- Engelmann GF. (1985). The Phylogeny of the Xenarthra. En: Montgomery GG. ed. *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Smithsonian Institution Press. pp. 51-64.
- Fariña RA. (1995). Limb bone strenght and habits in large glyptodonts. *Lethaia* 28: 189-196.
- Fariña RA. (1996). Trophic relationships among Lujanian mammals. *Evol. Theo.* 11: 125-134.
- Fariña RA, Blanco RE. (1996). *Megatherium*, the stabber. *Proc. R. Soc. Lon. B* 263: 1725-1729.
- Fariña RA, Czerwonogora A, Di Giacomo M. (2014a). Splendid oddness: revisiting the curious trophic relationships of South American Pleistocene mammals and their abundance. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 86: 311-331.
- Fariña RA, Vizcaíno SF, Bargo MS. (1998). Body mass estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical* 5: 87-108.
- Fariña RA, Vizcaíno SF, Blanco RE. (1997). Scaling of the indicator of athletic capability in fossil and extant land tetrapods. *Journal of Theoretical Biology* 185: 442-446.

- Fariña RA, Vizcaíno SF, De Iuliis G. (2013). *Megafauna: Giant Beasts of Pleistocene South America*. Indiana University Press. 448 pp
- Fariña RA, Tambusso PS, Varela L, Czerwonogora A, Di Giacomo M, Musso M, Bracco-Boksar R, Gascue A. (2014b). Arroyo del Vizcaíno, Uruguay: A fossil-rich 30-ka-old megafaunal locality with cut-marked bones. *Proc. R. Soc. Lon B* 281 (1774): 20132211
- France CAM, Zelanko PM, Kaufman AJ, Holtz TR. (2007). Carbon and nitrogen isotopic analysis of Pleistocene mammals from the Saltville Quarry (Virginia, USA): Implications for trophic relationships. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 249: 271-282.
- Galliari FC, Carlini AA, Sánchez-Villagra MR. (2010). Evolution of the axial skeleton in armadillos (Mammalia, Dasypodidae). *Mammalian Biology* 75: 326-333.
- Gaudin TJ. (1999). The morphology of xenarthrous vertebrae (Mammalia: Xenarthra). *Fieldiana, Geology* 41: 1-38.
- Gaudin TJ. (2003). Phylogeny of the Xenarthra (Mammalia). *Senckenbergiana biológica* 83: 27–40.
- Gaudin TJ. (2004). Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 255–305.
- Gaudin TJ, McDonald HG. (2008). Morphology-based investigations of the phylogenetic relationships among extant and fossil Xenarthrans. En, Vizcaíno SF, Loughry J, eds. *Biology of the Xenarthra*. University of Florida Press. pp. 24-36.

- Gervais MP. (1873). Mémoire Sur Plusieurs Espèces de Mammifères Fossiles Propres à L'Amérique Méridionale. Mémoires de la Société Géologique de France, 2ème série, tome IX, mémoire n° 5.
- Greenwood AD, Castresana J, Feldmaier-Fuchs G, Pääbo S. (2001). A molecular phylogeny of two extinct sloths. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 18: 94–103.
- Hoffstetter R. (1958). Xenarthra. En: Piveteau J. ed. *Traité de Paléontologie*, vol. 2, no. 6. Masson and Cie, Paris. pp 535–636.
- Hofreiter M, Betancourt JL, Sbriller AP, Markgraf V, McDonald HG. (2003). Phylogeny, diet, and habitat of an extinct ground sloth from Cuchillo Curá, Neuquén Province, southwest Argentina. *Quaternary Research* 59: 364–78.
- Höss M, Dilling A, Currant A, Pääbo S. (1996). Molecular phylogeny of the extinct ground sloth *Myiodon darwini*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 93: 181–85.
- Lobato C, Varela L, Tambusso PS, Miño-Boilini ÁR, Clavijo L, Fariña RA. (2021). Presence of the ground sloth *Valgipes bucklandi* (Xenarthra, Folivora, Scelidotheriinae) in southern Uruguay during the Late Pleistocene: Ecological and biogeographical implications. *Quaternary International*, 601(10): 104-115
- McAfee RK. (2009). Reassessment of the cranial characters of *Glossotherium* and *Paramylodon* (Mammalia: Xenarthra: Mylodontidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 155: 885-903.
- McCuaig D, Cumbaa SL. (1992). A Guide to the Identification of Postcranial Bones of *Bos taurus* and *Bison bison*. Canadian Museum of Nature Musée canadien de la nature *Syllogeus* 71: 277 pp.

- McDonald HG. (1977). Description of the Osteology of the Extinct Gravigrade Edentate, *Megalonyx*, with Observations on its Ontogeny, Phylogeny and Functional Anatomy. MS Thesis, Zoology. University of Florida, Gainesville, 381 pp
- McDonald HG. (2005). Paleoecology of extinct xenarthrans and the Great American Biotic Interchange. *Bull. Fla. Mus. Nat. Hist.* 45: 313-333.
- McDonald HG. (2007). Biomechanical inferences of locomotion in ground sloths: integrating morphological and track data. *New Mex Mus Nat Hist Sci Bull* 42: 201-208.
- McDonald HG. (2012). Evolution of the pedolateral foot in ground sloths: patterns of change in the astragalus. *Journal of Mammalian Evolution* 19: 209-215.
- McDonald HG, De Iuliis G. (2008). Fossil history of sloths; pp. 39–55 en Vizcaíno SF, Loughry WJ. (eds.), *The Biology of the Xenarthra*. University Press of Florida, Gainesville
- McDonald HG, Muizon C de. (2002). The cranial anatomy of *Thalassocnus* (Xenarthra, Mammalia), a derived nothrothere from the Neogene of the Pisco Formation (Peru). *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 349–65.
- McDonald HG, Perea D. (2002). The large scelidotherid *Catonyx tarijensis* (Xenarthra, Mylodontidae) from the Pleistocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 677–83.
- McDonald HG, Rincón AD, Gaudin TJ. (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* 33:1226-1238.

- McKenna MC, Bell SK. (1997). Classification of Mammals Above the Species Level. Columbia University Press, New York. 631 pp
- McKenna MC, Wyss AR, Flynn JJ. (2006). Paleogene *Pseudoglyptodont* xenarthrans from Central Chile and Central Patagonia. *Am Mus Novitates* (3536):1–18.
- Milne N, 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. *Proc. R. Soc. B* 279: 3449-3456.
- Milne N, Toledo N, Vizcaíno SF. (2012). Allometric and group differences in the xenarthran femur. *Journal of Mammalian Evolution* 19: 199-208.
- Milne N, Vizcaíno SF, Fernicola JC. (2009). A 3D geometric morphometric analysis of digging ability in the extant and fossil cingulate humerus. *Journal of Zoology* 278: 48-56.
- Miño-Bolini Á, Carlini AA, Scillato-Yané GJ. (2014). Revisión sistemática y taxonómica del género *Scelidotherium* Owen, 1839 (Xenarthra, Phyllophaga, Mylodontidae). *Rev. bras. paleontol.* 17: 43-58.
- Muizon C de, McDonald HG. (1995). An aquatic sloth from the Pliocene of Peru. *Nature* 375: 224-227.
- Muizon C de, McDonald HG, Salas R, Urbina M. (2003). A new early species of the aquatic sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Xenarthra) from the late Miocene of Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 886–94.
- Muizon C de, McDonald HG, Salas R, Urbina M. (2004). The youngest species of the aquatic sloth *Thalassocnus* and a reassessment of the relationships of the nothrothere sloths (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 387–97.

- Nyakatura JA. (2012). The convergent evolution of suspensory posture and locomotion in tree sloths. *Journal of Mammalian Evolution* 19: 225-234.
- Owen R. (1840). Fossil Mammalia. En: *The Zoology of the voyage of H.M.S. Beagle*, C. Darwin (ed.). Smith, Elder and Co., London. pp 14-112.
- Owen R. (1842). Description of the Skeleton of an Extinct Gigantic Sloth, *Myiodon robustus*, Owen, With Observations on the Osteology, Natural Affinities, and Probable Habits of the Megatherioid Quadrupeds in General. R. & J. E. Taylor, London, pp. 176
- Owen R (1851). On the *Megatherium* (*Megatherium Americanum*, Cuvier and Blumenbach).Part I. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 141:719–764.
- Owen R. (1855). On the *Megatherium* (*Megatherium Americanum*, Cuvier and Blumenbach). Part II. Vertebrae of the Trunk. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 145:359–388.
- Owen R. (1856). On the *Megatherium* (*Megatherium Americanum*, Cuvier and Blumenbach). Part III: The skull. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 146:571–589.
- Owen R. (1858). On the *Megatherium* (*Megatherium Americanum*, Cuvier and Blumenbach). Part IV. Bones of the anterior extremities. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 148:261–278.
- Owen R. (1860). On the *Megatherium* (*Megatherium Americanum*, Cuvier and Blumenbach). Part V. Bones of the posterior extremities. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 149:809–829.

- Pascual R, Ortiz Jaureguizar E. (2007). The Gondwanan and South American episodes: two major and unrelated moments in the history of the South American mammals. *Journal of Mammalian Evolution* 14: 75–137.
- Patterson B, Pascual R. (1968). The fossil mammal fauna of South America. *The Quarterly Review of Biology* 43: 409-451.
- Pierce PE, Clack JA, Hutchinson JR. (2011). Comparative axial morphology in pinnipeds and its correlation with aquatic locomotory behaviour. *Journal of Anatomy* 219: 502-514.
- Poinar HN, Hofreiter H, Spaulding WG, Martin PS, Stankiewicz BA, Bland H, Evershed RP, Possnert G, Pääbo S. (1998). Molecular coproscopy: dung and diet of the extinct ground sloth *Nothrotheriops shastensis*. *Science* 281: 402–406.
- Poinar HN, Kuch M, McDonald HG, Martin PS, Pääbo S. (2003). Nuclear gene sequences from a late Pleistocene sloth coprolite. *Current Biology* 13: 1150–1152.
- Prado JL, Martinez-Maza C, Alberdi MT. (2015). Megafauna extinction in South America: A new chronology for the Argentine Pampas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 425: 41-49.
- Pujos F. (2006). *Megatherium celendinense* sp. nov. from the Pleistocene of the Peruvian Andes and the phylogenetic relationships of megatheriines. *Palaeontology* 49: 285–306.
- Pujos F, De Iuliis G, Argot C, Werdelin L. (2007). A peculiar climbing Megalonychidae from the Pleistocene of Peru and its implications for sloth history. *Zool J Linn Soc* 149:179–235.

- Pujos F, Gaudin TJ, De Iuliis G, Cartelle C. (2012). Recent advances on variability, morpho-functional adaptations, dental terminology, and evolution of sloths. *Journal of Mammalian Evolution* 19:159-169.
- Püschel HP, Püschel TA, Rubilar-Rogers D. (2017). Taxonomic comments of a *Glossotherium* specimen from the Pleistocene of central Chile. *Bol. Mus. Nac. His. Nat., Chile*. 66(2):223–262.
- Randau M, Cuff AR, Hutchinson JR, Pierce SE, Goswami A. (2017). Regional differentiation of felid vertebral column evolution: a study of 3D shape trajectories. *Organisms Diversity & Evolution*, 17(1): 305-319.
- Randau M, Goswami A, Hutchinson JR, Cuff AR, Pierce SE. (2016). Cryptic complexity in felid vertebral evolution: shape differentiation and allometry of the axial skeleton. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 178(1): 183-202.
- Rinderknecht A, Bostelmann E, Perea D, 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. *J Vertebr Paleontol* 30:899-910.
- Rinderknecht A, Perea D, McDonald HG. (2007). A new Mylodontinae (Mammalia, Xenarthra) from the Camacho Formation (late Miocene), Uruguay. *J Vertebr Paleontol* 27:744–747.
- Rose MD. (1975). Functional proportions of primate lumbar vertebral bodies. *Journal of Human Evolution* 4: 21-38.
- Rose KD, Emry, RJ. (1993). Relationships of Xenarthra, Pholidota, and fossil "edentates": The morphological evidence; pp. 81-102 en Szalay ES, Novacek

- MJ, McKenna MC. (eds), *Mammal Phylogeny. Vol. 2, Placentals*. Springer-Verlag, New York.
- Ruiz-García M, Chacón D, Plese T, Schuler I, Shostell JM. (2018). Mitogenomics phylogenetic relationships of the current sloth's genera and species (Bradypodidae and Megalonychidae). *Mitochondrial DNA Part A*, 29(2): 281-299.
- Sanders WJ. (1998). Comparative morphometric study of the australopithecine vertebral series Stw-H8/H41. *Journal of Human Evolution* 34: 249-302.
- Sargis EJ. (2001). A preliminary qualitative analysis of the axial skeleton of tupaiids (Mammalia, Scandentia): functional morphology and phylogenetic implications. *J. Zool., Lond.* 253: 473-483.
- Scillato-Yané GJ. (1976). Sobre un Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) de edad Riochiquense (Paleoceno superior) de Itaboraí, Brasil. *Anales de la Academia Brasileira de Ciências* 48: 527–530.
- Shockey BJ, Salas-Gismondi R, Baby P, Guyot J-L, Baltazar MC, Huamán L, Clack A, Stucchi M, Pujos F, Emerson JM, Flynn JJ. (2009). New Pleistocene cave faunas of the Andes of Central Peru: radiocarbon ages and the survival of low latitude, Pleistocene DNA. *Palaeontol Electron* 12:1–15.
- Slater GJ, Cui P, Forasiepi AM, Lenz D, Tsangaras K, Voirin B, de Moraes-Barros N, McPhee RDE, Greenwood AD. (2016). Evolutionary relationships among extinct and extant sloths: the evidence of mitogenomes and retroviruses. *Genome biology and evolution*, 8(3), 607-621.

- Slijper EJ. (1946). Comparative biologic-anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of mammals. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandsche Akademie van Wetenschappen, Afd. Natuurkunde* 42: 1-128.
- Stock C. (1925). Cenozoic gravigrade edentates of western North America with special reference to the Pleistocen Megalonychinae and Mylodontidae of Rancho La Brea. *Carnegie Institute of Washington Publications* 331: 206 pp
- Stinnesbeck SR, Stinnesbeck W, Frey E, Aviles Olguin J, González AG. (2021). *Xibalbaonyx exinferis* n. sp.(Megalonychidae), a new Pleistocene ground sloth from the Yucatán Peninsula, Mexico. *Historical Biology*, 33(10), 1952-1963.
- Tejada JV, Flynn JJ, MacPhee R, O'Connell TC, Cerling TE, Bermudez L, Capuñay C, Wallsgrove N, Popp BN. (2021). Isotope data from amino acids indicate Darwin's ground sloth was not an herbivore. *Scientific reports*, 11(1), 1-10.
- Toledo PM de. (1996). Locomotory patterns within the Pleistocene sloths. Ph.D. dissertation, University of Colorado, Boulder, 309 pp
- Toledo N, Bargo MS, Vizcaíno SF. (2013). Muscular Reconstruction and Functional Morphology of the Forelimb of Early Miocene Sloths (Xenarthra, Folivora) of Patagonia. *The Anatomical Record* 296:305-325.
- Toledo N, Bargo MS, Cassini GH, Vizcaíno SF. (2012). The forelimb of early Miocene sloths (Mammalia, Xenarthra, Folivora): Morphometrics and functional implications for substrate preferences. *Journal of Mammalian Evolution* 19:185-198.
- Varela L, Fariña RA. (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 PS, Patiño SJ, Di Giacomo M, Fariña RA. (2018). Potential distribution of fossil xenarthrans in South America during the late Pleistocene: co-occurrence and provincialism. *Journal of Mammalian Evolution*, 25(4), 539-550.
- Varela L, Tambusso PS, McDonald HG, Fariña RA. (2019). Phylogeny, macroevolutionary trends and historical biogeography of sloths: insights from a Bayesian morphological clock analysis. *Systematic Biology*, 68(2), 204-218.
- Vargas-Peixoto D, Colusso CS, Da-Rosa ÁAS, Kerber L. (2021). A new record of *Lestodon armatus* Gervais 1855 (Xenarthra, Mylodontidae) from the Quaternary of southern Brazil and remarks on its postcranial anatomy. *Historical Biology*, 33(2), 159-175.
- Vizcaíno SF, Bargo MS, Fariña RA. (2008). Form, function, and paleobiology in xenarthrans. En: Vizcaíno SF, Loughry WJ (eds) *Biology of the Xenarthra*. University of Florida Press, Gainesville, pp 86–99.
- Vizcaíno SF, Milne N, Bargo MS. (2003). Limb reconstruction of *Eutatus seguini* (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). Paleobiological implications. *Ameghiniana* 40: 89-101.
- Vizcaíno SF, Blanco RE, Bender JB, Milne N. (2011). Proportions and function of the limbs of glyptodonts. *Lethaia* 44: 93-101.
- Webb SD. (1976). Mammalian faunal dynamics of the Great American Interchange. *Paleobiology* 2: 216-234.
- Webb SD. (2006). The Great American Biotic Interchange: Patterns and Processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 98: 245-257.

- Webb S. (1985). The interrelationships of the tree sloths and ground sloths. In Montgomery GG. ed. The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas, 105–12. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C
- White JL. (1993). Indicators of locomotor habits in xenarthrans: Evidence for locomotor heterogeneity among fossil sloths. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 230-242.
- White JL, MacPhee RDE. (2001). The sloths of the West Indies: a systematic and phylogenetic review. In. Woods CA, Sergile FE. (eds.), *Biogeography of the West Indies: patterns and perspectives*. 2nd ed., 201–35. CRC Press, New York.
- Woodburne MO. (2010). The Great American Biotic Interchange: Dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17: 245-264.

Capítulo II

P. Sebastián Tambusso & Richard A. Fariña (2021). GROUND SLOTH VERTEBRAE IDENTIFICATION THROUGH MULTIVARIATE ANALYSIS. *Historical Biology*, 33(9): 1412-1421

Para este capítulo se buscó clasificar y asignar correctamente las vértebras de varios géneros de perezosos terrestres extintos, así como también identificar la posición de cada vértebra dentro de la columna vertebral. Esto pretende hacer posible la asignación de vértebras aisladas, o aquellas que se encuentran en sitios con elementos de varios taxones, a un género en particular y su posición correspondiente en la columna.

Se examinaron un total de 318 vértebras pertenecientes a individuos adultos de ocho géneros de perezosos terrestres del Pleistoceno: *Glossotherium*, *Lestodon*, *Megalonyx*, *Megatherium*, *Nothrotheriops*, *Paramylodon*, *Scelidotherium* y *Scelidodon*. La muestra incluyó tanto elementos aislados como elementos asociados a esqueletos parciales y completos.

Se realizó una serie de análisis univariados y multivariados de las vértebras en los que se incluyeron análisis de componentes principales (PCA) y análisis discriminantes lineales (LDA). Se llevaron a cabo dos conjuntos de análisis discriminantes, uno utilizando los géneros como la variable de agrupación para clasificar las vértebras de esos taxones, y el otro, usado el número de vértebra (es decir, la posición en la columna vertebral) como variable de agrupación para identificar la posición de cada vértebra a lo largo de la columna vertebral. Todos los análisis se

realizaron utilizando cuatro subconjuntos del total de datos original: 1) todas las vértebras; 2) solo cervicales; 3) solo torácicas; 4) torácicas + lumbares combinadas. Dado que los perezosos terrestres presentan solo 1 a 3 vértebras lumbares (este número varía según el grupo), no se realizaron análisis utilizando solo las lumbares, ya que la cantidad de datos no era suficiente. Para el análisis discriminante, el 90% de las muestras se utilizaron como entrenamiento y el 10% para evaluar cada análisis.

En cuanto a la clasificación de los géneros, los análisis discriminantes muestran un alto porcentaje de reclasificación taxonómica correcta. Cuando se consideró la columna completa, el 93.5% de las muestras de entrenamiento y el 100% (18 de 18) de las muestras de prueba se clasificaron correctamente. En el caso de solo cervical, tanto las muestras de entrenamiento como las de prueba (5 de 5) se clasificaron correctamente al 100%. El análisis de solo torácicas clasificó correctamente el 95.6% de las muestras de entrenamiento y el 84,6% (11 de 13) de las muestras de prueba. Y, por último, en el análisis torácico + lumbar, el 95,4% del entrenamiento y el 100% (14 de 14) de las muestras de prueba se clasificaron correctamente.

Para la posición de las vértebras, cuando se considera toda la columna vertebral, la precisión de los análisis es baja. El 70% de las muestras de entrenamiento y solo el 18,8% (2 de 16) de las muestras de prueba se clasificaron correctamente. Sin embargo, en las muestras de prueba, la posición se clasificó erróneamente en 1 lugar en el 21,5% y en 2 lugares en el 4.9% de los casos. Por lo tanto, si consideramos juntos aquellos correctamente clasificados y mal clasificados por uno o dos lugares, la clasificación alcanza el 91,4%

Al igual que en el análisis taxonómico, el análisis por región tiene un mejor porcentaje de reclasificación. Para el análisis solo cervical, el 91,9% de las muestras de

entrenamiento se clasificaron correctamente, y para las muestras de prueba, las clasificadas correctamente y clasificadas erróneamente en 1 o 2 lugares suman el 100%. El solo torácico clasificó correctamente el 98% de las muestras de entrenamiento y el 81,8% de las muestras de prueba. En el análisis torácico + lumbar, el 93,8% del entrenamiento se clasificó correctamente y el 83,3% de la prueba.

Este trabajo representa el primer estudio en perezosos terrestres en el que se busca realizar una clasificación de las vértebras presacras con base en análisis morfológicos cuantitativos.

Más allá de los buenos resultados obtenidos, cabe mencionar que aunque se incluyeron varios géneros en la base de datos, no está representada toda la diversidad de perezosos terrestres. Si bien este trabajo puede servir para clasificar vértebras aisladas, no es infalible en el hecho de que la reclasificación por LDA se lleve a cabo necesariamente en los grupos definidos a priori; por lo tanto, es posible que alguna vértebra de otro taxón que no se haya sido considerado en el presente trabajo pueda caer dentro de alguno de estos grupos definidos. Del mismo modo, dado que no se pudieron muestrear algunas posiciones de las vértebras, es posible que exista algún margen de error que deba resolverse si se pudiera aumentar la muestra.

En cualquier caso, este trabajo busca mostrar que más allá de la aparente homogeneidad en el esqueleto postcraneal axial de los perezosos terrestres, es posible realizar estudios cuantitativos que permitan evaluar la diversidad y variación entre grupos. Esto puede servir como punto de partida para comenzar a recolectar más datos sobre vértebras en otros géneros de perezosos terrestres, así como también estos estudios pueden ser la base para trabajos con otros enfoques, como los análisis biomecánicos.

ARTICLE



Ground sloth vertebrae identification through multivariate analysis

P. Sebastián Tambusso  and Richard A. Fariña

Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay

ABSTRACT

Extinct sloths (Xenarthra, Folivora) are morphologically diverse, despite some similarities among some Pleistocene genera. Cranial and diagnostic postcranial elements (especially limb bones) are taxonomically informative but the axial postcranial skeleton can prove difficult to classify, as in cases with only vertebral remains or when closely related taxa are found together. Here, 24 linear and angular measurements of presacral axial skeletons from eight genera of Pleistocene ground sloths were analysed through multivariate methods for assigning their vertebrae to a genus and to a position along the vertebral column. Both isolated vertebrae and vertebrae associated with partial and complete skeletons of each genus were included. Principal components and linear discriminant analyses show a high percentage (over 90%) of correct taxonomic reclassification. For the position of vertebrae, the accuracy increased significantly when cervical, thoracic and lumbar regions were separately considered instead of the whole column, misclassifying the position of the vertebrae only by a few positions in most cases. Our database is useful for confidently assigning isolated vertebrae of extinct sloths to a specific genus and position, showing that beyond the apparent homogeneity in the axial postcranial skeleton of ground sloths, quantitative studies allow the evaluation of diversity and variation between groups.

ARTICLE HISTORY

Received 16 October 2019
Accepted 28 November 2019

KEYWORDS

Xenarthra; ground sloths;
axial skeleton; morphology;
Pleistocene

Introduction

Sloths (Xenarthra, Folivora) are currently represented by only two genera, although their past diversity was much greater. Extinct sloths present a great cranial morphological diversity, which has been used to perform phylogenetic (e.g. Gaudin 1995, 2004; Varela et al. 2018a) and palaeobiological (e.g. Fariña 1996; Bargo 2001; McDonald 2005; Bargo et al. 2006; Bargo and Vizcaíno 2008; Pujos et al. 2012) analyses. However, the postcranial morphology appears to be more homogeneous. Some genera, particularly from the Pleistocene, are very similar in terms of size or form, such as *Scelidotherium* and *Glossotherium* or *Megatherium* and *Eremotherium*. When not associated with cranial or some key appendicular remains (e.g. humerus, femur, or astragalus), assigning postcranial elements can prove difficult. In addition, the co-occurrence of genera, either observed in the fossil record or in the analyses of their potential areas of distribution (Varela et al. 2018b), further complicates the identification. The vertebral axial skeleton is particularly challenging. In the superorder Xenarthra, the vertebrae show the most important singular characteristic that defines the group: the presence of accessory intervertebral articulations at the posterior thoracic and lumbar vertebrae, termed xenarthrales (Flower 1885; Gaudin 1999), which also gave rise to the name of the clade. This diagnostic feature, however, has not proven useful to differentiate genera to this date.

As mentioned by Amson et al. (2015), the axial postcranium is often neglected by palaeontologists, perhaps because it is considered by some as monotonous and lacking diagnostic characters, or because a complete series is often required. However, variations in the morphology and proportions of its various components can be very useful for evaluating locomotor habits (Argot 2003; Pierce et al. 2011; Randau et al. 2016),

phylogenetic relationships (Galliari et al. 2010) and even to make distinctions between similar genera (McCuaig and Cumbaa 1992; De Iuliis 1996) or between species of the same genus (Amson et al. 2015).

Several authors have made descriptions of the vertebral skeleton in various genera of ground sloths such as *Glossotherium* (Owen 1842), *Megatherium* (Owen 1855; De Iuliis 1996), *Hapalops* (Scott 1903–1904), *Nothrotherium* and *Paramylodon* (Stock 1925), *Megalonyx* (Stock 1925; McDonald 1977), *Thinobadistes* (Webb 1989), *Eremotherium* (De Iuliis 1996) and among species within a genus as in *Thalassocnus* (Amson et al. 2015). In these works, the descriptions are mostly qualitative. In those in which there are quantitative data, they generally present measurements of the centrum (height, width, and length) and some other measurement, such as maximum height or maximum width. However, these measures do not always correlate well between the different works; for example, the height and width measurements of the centrum are taken by some authors at the anterior endplate and by others at the posterior endplate.

Some descriptions show that there are certain differences between the vertebrae of the different genera (or species), and that in some cases they could serve as diagnostic features. Stock (1925) noted that there are morphological differences between the cervical vertebrae of *Nothrotherium*, *Paramylodon*, and *Glossotherium* (the atlas and the axis present more noticeable differences between those genera), as well as between both thoracic and lumbar vertebrae. On the other hand, McDonald (1977) found differences in the proportions of the body and the spine between *Megalonyx*, *Nothrotherium*, and *Paramylodon*. In very similar genera such as *Eremotherium* and *Megatherium*, De Iuliis (1996) mentioned that there are minor diagnostic

differences between the vertebrae of both of them. Amson et al. (2015) found anatomical differences in the cervical and thoracolumbar vertebrae among the five species of *Thalassocnus* analysed in their work. Tambusso et al. (2018) studied the fusion of the spinous processes and found that, out of nine genera considered, only *Glossotherium* and *Megalonyx* present fusion of the spinous processes of the first two thoracic vertebra, and noteworthily, almost all specimens of *Glossotherium* analysed (eight in nine) present some degree of fusion. Therefore, this could be a characteristic that would allow the first two thoracic vertebrae of *Glossotherium* to be distinguished from the rest of the South American sloths (*Megalonyx* was present only in Central and North America).

Identifying vertebral remains becomes important when these are the only elements found in a site, or when genera of a same subfamily are found together. This is the case of the Arroyo del Vizcaíno site in Uruguay (AdV; Fariña et al. 2014), a rich fossiliferous site in which at least three genera of Pleistocene ground sloths are found together.

The aim of this work is to perform a morphometric analysis to classify and correctly assign the vertebrae of several extinct ground sloth genera and to identify the position of each vertebra within the vertebral column. In doing this, we intend to make possible to assign isolated vertebrae, or those found in sites with elements from several taxa, to a particular genus and their corresponding position. In addition, we intend to codify a standard of vertebral measurements to assist with such endeavours for future workers.

Material and methods

Specimens

We examined a total of 318 vertebrae from eight genera of Pleistocene ground sloths: *Glossotherium*, *Lestodon*, *Megalonyx*, *Megatherium*, *Nothrotheriops*, *Paramylodon*, *Scelidotherium*, and *Scelidodon*. The sample included both isolated elements and elements associated to partial and complete skeletons, housed in the following collections: Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay (MNHN); Museo Paleontológico 'Armando Calcaterra', Colonia, Uruguay (MPAC); Colección Arroyo del Vizcaíno, Sauce, Uruguay (CAV); Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Buenos Aires, Argentina (MACN); Museo de La Plata, La Plata, Argentina (MLP); National Museum of Natural History, Washington DC, USA (NMNH). Data for some genera were also obtained from the literature: *Nothrotheriops* (Stock 1925), *Megalonyx* (McDonald 1977), *Glossotherium* (Püschel et al. 2017). Although the data obtained vary in terms of completeness and quantity of replicas for each genera or position of the vertebrae (for some vertebrae position it was not possible to obtain data), they are sufficient to obtain results to analyse. For *Lestodon*, *Glossotherium*, and *Megalonyx*, a greater number of replicas were sampled for each position. For *Nothrotheriops*, *Paramylodon*, *Scelidotherium*, and *Scelidodon* only one replica was sampled for each position. In the case of *Megatherium*, several replicas were sampled for some positions, but there were positions that could not be sampled.

Anatomical measurements and data analysis

All presacral vertebrae of adult specimens, with the exception of the atlas and the axis, were measured from photographs in the software ImageJ (v. 1.51j8). These photographs were calibrated with measures taken on the bones to ensure there were no

differences between the images and the fossils. The atlas and axis were not included due to the morphological differences of these elements with the rest of the vertebrae. A total of 24 linear and angular measurement categories were analysed (Figure 1, Table 1), and an overall total of 5895 measurement values in the dataset were obtained (Supp. Mat. 1). Missing values were randomly imputed in R version 3.1.2 (R Core Team 2013) using the function `aregImpute` from `Hmisc` package. All linear and angular measurements were log10-transformed prior to analysis. In the cases of data taken from the literature (*Nothrotheriops*, *Megalonyx*, and *Glossotherium* SGO.PV.2), since these works had fewer measurements than those considered in this study, their measurements could only be used for some analyses as made explicit (see below).

Univariate, principal components (PCA), and linear discriminant (LDA) analyses were performed in the software JMP (v.11.0). For the univariate analysis, differences among genera were assessed using a Tukey–Kramer HSD (honestly significant difference) *post hoc* test (Sokal and Rohlf 1995). Two groups of discriminant analyses were carried out: one using genera as the grouping variable to classify the vertebrae of those taxa and the other, using the number of vertebra (i.e. the position in the vertebral column) as a grouping variable to identify the position of each vertebra along the vertebral column. All the analyses were conducted using the original dataset (all-vertebrae) and three subsets: cervical-only, thoracic-only, and thoracic + lumbar combined. Lumbar-only analyses were not performed due to the low amount of data available, as ground sloths' number of lumbar vertebrae varies from 1 to 3 depending on the group (in addition to the possible intraspecific variation as in extant xenarthrans, Sánchez-Villagra et al. 2007; Borges et al. 2017). In all sets, 90% of the specimens were used as training and 10% were used to test the classification on each analysis. For PCA and LDA, data from *Nothrotheriops*, *Megalonyx*, and the specimen *Glossotherium* SGO.PV.2 were not included in the analyses due to the small amount of measurements in these specimens, and also because there are differences between which measurements were taken in each one of them.

Specimens from the AdV site, as well as some unidentified or doubtfully assigned from other collections, were not included in the primary analyses. After performing and testing the analysis, they were classified according to the results obtained.

Results

From the univariate analysis applied on the original dataset and the three subsets, the Tukey–Kramer HSD test shows that in the most common measurements found in the literature (e.g. 1, 3, 5 and 24) it is possible to find significant differences in the mean values between some of the genera (Supp. Mat. 2), although there is some overlap between these measurements (Figure 2). Those genera that can be differentiated with almost all measurements, in particular in the total height (24), are *Megatherium* followed by *Lestodon*, and to a lesser extent *Scelidodon* and *Nothrotheriops*. Among the remaining genera analysed (*Glossotherium*, *Megalonyx*, *Paramylodon*, and *Scelidotherium*), it is almost impossible to make a distinction. These results are consistent in the different sets analysed (all-vertebrae, cervical-only, thoracic-only, and thoracic + lumbar). One of the greatest differences occurs among the cervical vertebrae, particularly with measurements 6 and 24, since the C7 of *Megatherium* has a much larger spine than the rest of the cervical vertebrae. When *Megatherium*'s C7s are excluded

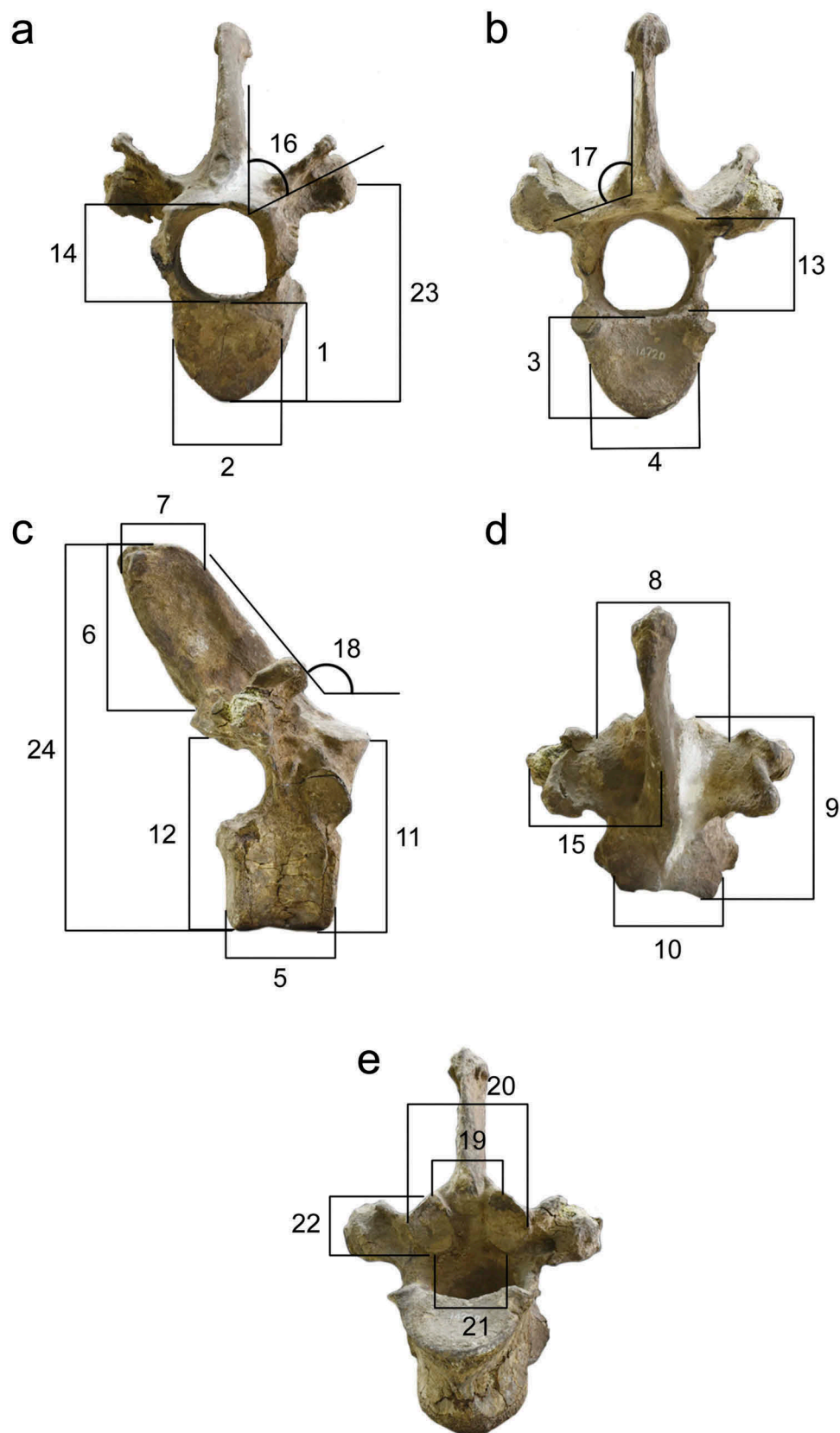


Figure 1. Measurements of the vertebra used in this work in (a) anterior, (b) posterior, (c) lateral, (d) dorsal and (e) posteroventral views. References as in Table 1.

from measurements 6 and 24, there are no significant differences between this genus and *Lestodon* (p-Value: 0.9623 and 0.8220, respectively).

When these univariate analyses were performed to evaluate the position of each vertebra, it was not possible to find significant differences between the positions in any of the sets analysed.

Table 1. List of measurements taken on each vertebra.

Nº	Measurement
1	Dorsoventral height of centrum across anterior endplate
2	Transverse width of centrum at mid-line across anterior endplate
3	Dorsoventral height of centrum across posterior endplate
4	Transverse width of centrum at mid-line across posterior endplate
5	Anteroposterior length of centrum
6	Height of neural spine from posterior dorsal mid-point of neural canal
7	Anteroposterior length of neural spine at tip
8	Transverse width of lamina
9	Inter-zygapophyseal length
10	Maximum width of prezygapophysis
11	Dorsoventral height at prezygapophysis
12	Dorsoventral height at postzygapophysis
13	Height of neural canal at anterior end
14	Height of neural canal at posterior end
15	Width of transverse process
16	Dorsoventral angle of transverse process
17	Dorsoventral angle of postzygapophysis
18	Neural spine angle
19	Posterior-most width of postzygapophyses
20	Maximum width of postzygapophyses
21	Anterior-most width of postzygapophyses
22	Anteroposterior length of postzygapophysis
23	Dorsoventral height of transverse process at its centre
24	Total height

In the principal component analysis, for the all-vertebrae set (Figure 3), the sum of the first four components accounts for 85.5% of the total variance. The PC1 accounts for 57.6% of the variance and, as can be seen in Figure 3, it is quite clear that PC1 is mainly related with the overall size of the vertebrae, with that of *Megatherium* (the largest sloth) at the positive end of the component, and that of *Scelidodon* (the smallest sloth on this analysis) at the negative end. The PC2 accounts for 17.8% of the variance and appears to be more related to the shape (or the relative proportions) of each vertebra, with the most anterior vertebrae of each genus towards the positive values and the most posterior ones towards the negative values. For the cervical-only set (Figure 4(a)), PC1 accounts for 68.1% and PC2 for 8.9%. Lastly, for the thoracic + lumbar set (Figure 4(b)), PC1 accounts for 61.3% and PC2 for 11.6%.

Regarding the classification of the genera, the linear discriminant analyses show a high percentage of correct taxonomic reclassification (Figure 5). When the entire column was considered, 93.5% of the training specimens (159 in 170) and 100% (18 in 18) of the test specimens were correctly reclassified. In the case of cervical-only, both the training (38 in 38) and test (five in five) specimens were 100% correctly reclassified. The thoracic-only analysis correctly reclassified 95.6% of the training specimens (114 in 119) and 84.6% (11 in 13) of the test specimens. Lastly, in the thoracic + lumbar analysis 95.4% of the training (125 in 131) and 100% (14 in 14) of the test specimens were correctly reclassified.

For the position of vertebrae (Table 2), when all genera are analysed together and the entire vertebral column is considered, the accuracy of the analyses is low; 70.1% of the training specimens (103 in 147) and only 18.8% (2 in 16) of test specimens were correctly reclassified. However, in both training and test specimens, the position was misclassified by 1 place in 21.5% of the cases or by 2 places in 4.9% of the cases. Therefore, if we consider together those correctly reclassified and misclassified by one and two places, the classification reaches 91.4% (149 in 163). In the same way to what happens in the classification of the genera, the analysis by region has a better percentage of reclassification. For the cervical-only

analysis, 91.9% (34 in 37) of training specimens were correctly reclassified, but the percentage reaches 100% when those slightly misclassified (those misclassified by 1 and 2 places) are included. For test specimens, those correctly reclassified plus the slightly misclassified sum up to 100%. The thoracic-only correctly classified 85.3% (87 in 102) of the training specimens (98% when slightly misclassified ones were included) and 81.8% of test specimens (correctly classified plus slightly misclassified). In the thoracic + lumbar analysis 79.7% (90 of 113) of the training specimens were correctly classified (93.8% when slightly misclassified ones were included), and 83.3% (10 in 12) of the test ones (correctly reclassified plus slightly misclassified).

Unidentified specimens

A total of 46 unidentified or doubtfully assigned vertebrae were analysed in order to evaluate their classification and their position in the vertebral column (Table 3).

The analysis of genera has some minor variations according to the different sets used (all-vertebrae, cervical-only, thoracic-only, and thoracic + lumbar). For the cervical vertebrae, there is no difference between the all-vertebrae and cervical-only sets. Specimen MLP N.N. (4) was classified as *Lestodon* and MACN 1991 was classified as *Scelidodon* in both sets. Four cervical vertebrae from the AdV site (CAV 714, 383, 344, and 1223) were classified as *Lestodon*. For the thoracolumbar vertebrae, the only difference between sets were the classification of MACN 7074 (three associated vertebrae); in the all-vertebrae set, one of them was classified as *Scelidodon* (*prob* (*pred*) = 0.887), while the other two were classified as *Scelidotherium* (*prob* (*pred*) = 0.922 and 0.949). In the thoracic-only and thoracic + lumbar sets, all three were classified as *Scelidodon* (*prob* (*pred*) = 1.00, 1.00 and 0.992), which would be a more accurate result since the three vertebrae belong to the same individual. Two of the 17 vertebrae analysed from the AdV site (CAV 305 and 307) were classified as *Glossotherium* (*prob* (*pred*) = 0.999 and 0.995), while the rest were classified as *Lestodon* (*prob* (*pred*) > 0.995, with the exception of CAV 344 in which the probability is lower). In the case of MACN 19,085, it was originally catalogued as *Lestodon*, although all the analyses classify this specimen as *Glossotherium* (*prob* (*pred*) = 0.939).

For the analysis of the position, cervical vertebrae were analysed with the cervical-only set and the thoracolumbar with the thoracic + lumbar set. The results are shown in Table 3. As can be seen, for the cervical vertebrae most of the classifications have a high probability of prediction. However, at least one misclassification can be observed. CAV 344 has bilateral rib facets in the posterior face of the centrum, which indicates that it is most certainly a C7; furthermore, this vertebra is the only one of the AdV site in which the taxonomy probability of prediction is lower than 0.9 which may be implying that it could be a C7 of *Glossotherium*. For the thoracolumbar vertebrae, the probability of prediction, in general, is lower than in cervical ones, as should be expected for the higher number of elements in that region of the spine.

Discussion

This work represents the first study in ground sloths in which a classification of presacral vertebrae is sought based on morphological quantitative analyses. Even though the use of only some linear measurements can be useful to significantly discriminate

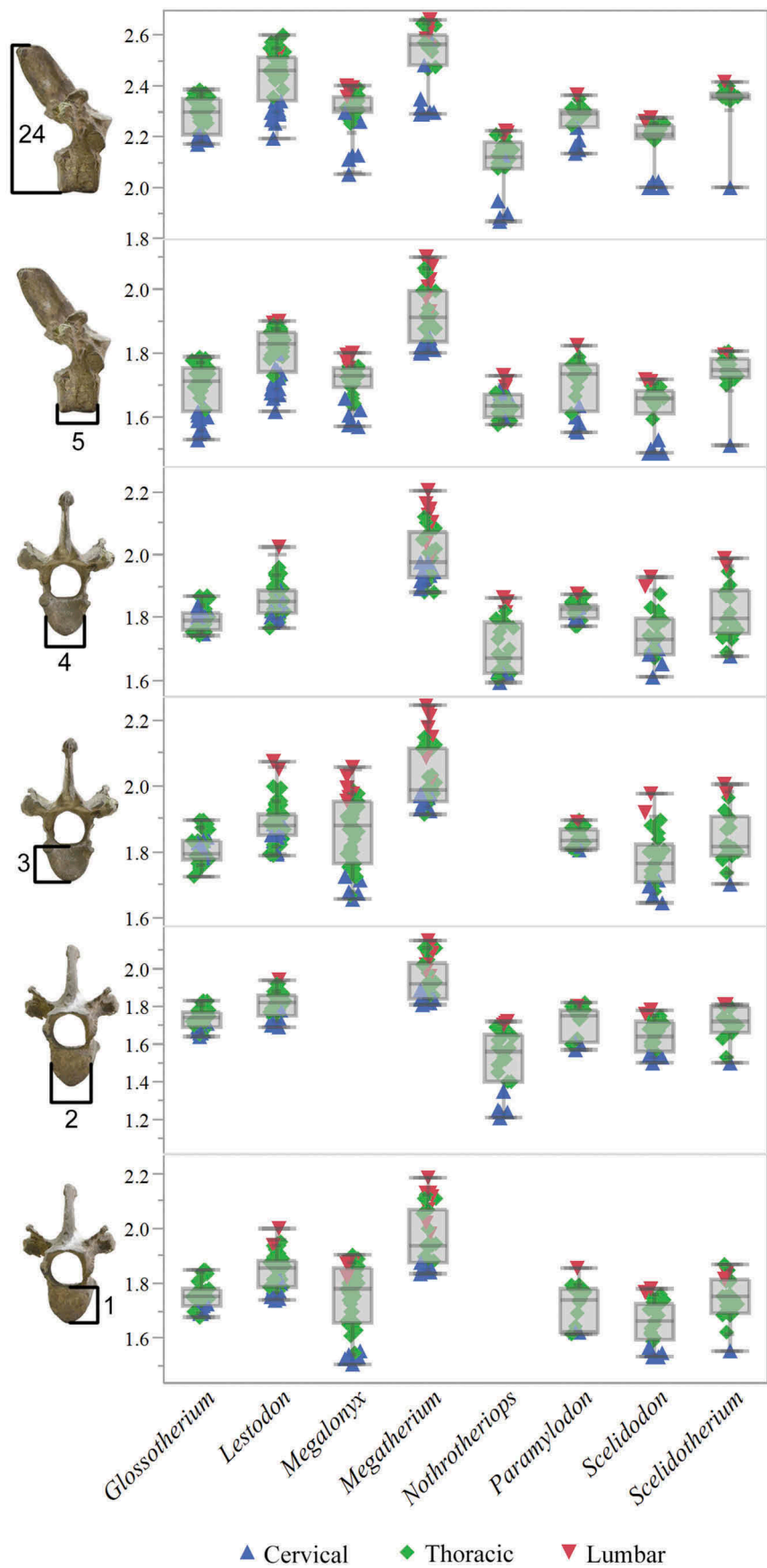


Figure 2. Sample of the most common measures observed in the literature for the eight genera analysed in this study. References as in Table 1.

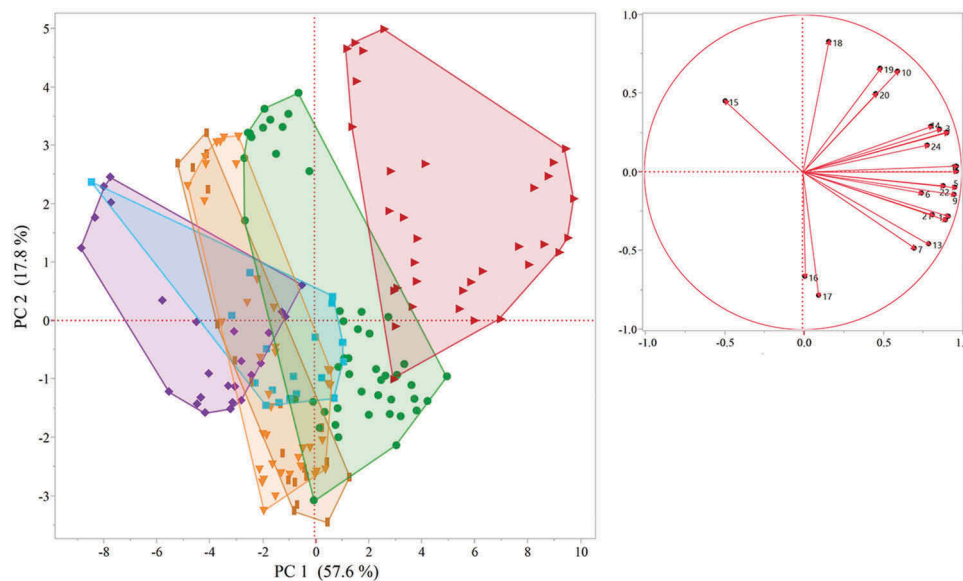


Figure 3. Principal component analysis of all-vertebrae set. References: *Glossotherium*, *Lestodon*, *Megatherium*, *Paramylodon*, *Scelidodon*, *Scelidothierium*.

between some genera, our study shows that the combination of several linear and angular measurements through multivariate analysis is the one that presents the best results, both to significantly discriminate between all the analysed genera, as well as for the position of each vertebra in the spine. Though, as mentioned earlier, some vertebral positions were not sampled for some taxa, we believe that this does not invalidate the results obtained. In any case, we do realise that it would be desirable to have a greater number of data that would allow us to further evaluate the variability within each genus and position.

From the univariate analysis, it is quite clear that the main difference between the means of the measurements in the different genera is the overall size, most notably observed in the mean of the total height (24). This result should not be surprising, since, according to estimates of body mass for most of the genera analysed in this work (Fariña et al. 1998; Bargo et al. 2000; Christiansen and Fariña 2003; McDonald 2005; Toledo et al. 2017) there are considerable differences in size between them, which is correlated with the observed difference in the overall size of the vertebrae. However, these results alone do not allow a great distinction to be made between each genus.

On the one hand, although it is possible to distinguish quite well between those genera of greater or lesser size, it is not possible to do it between the intermediate-sized genera (*Glossotherium*, *Megalonyx*, *Paramylodon*, and *Scelidothierium*). To some extent, this could be worked out, since the database included specimens found only in South America (*Lestodon*, *Glossotherium*, *Megatherium*, *Scelidothierium*, and *Scelidodon*) or only in North America (*Megalonyx*, *Nothrotheriops*, and *Paramylodon*). But even taking that into account, it is not possible to differentiate between the means of the medium-sized specimens from North America (*Megalonyx* and *Paramylodon*) and those of South America (*Glossotherium* and *Scelidothierium*).

On the other hand, the classification by means of univariate analyses uses the mean of the measurements and, as can be seen in Figure 2, there is a range of dispersion in each measurement in which there may be some overlap between genera of different sizes, particularly when it comes to the thoracic vertebrae.

Therefore, unless it is a very large or a very small vertebra, using only one measurement (such as total height) may not be enough to properly classify it. As mentioned earlier, this type of analysis also failed to classify the position of each vertebra within the series.

The multivariate analyses (PCA and LDA) allow a clearer distinction among the vertebrae of the studied genera. However, as in univariate analyses, the PCA separation between the genera mainly reflects the size, with the larger and smaller genera in both ends of PC1 and a major overlap among the medium-sized genera. On the other hand, unlike univariate analyses, PCA demonstrates a distinction between the different vertebrae and, even though it is not possible to exactly define the location (i.e. the exact position in the series), the different regions of the vertebral column can be identified in the morphospace to a large extent. Finally, LDAs are the analyses that allow a better classification of the observed data, both in the classification of genera and in the position of each vertebra. Unlike the previous analyses, the LDAs show a good reclassification even in those medium-sized genera that could not be distinguished using the other methods and, even more, it is the only method in which the position of each vertebra could be classified with a high level of confidence. Although the reclassification of the position in some cases is not totally accurate, as shown before, errors are rather minimal and allow to narrow the inference of the position of isolated vertebrae in comparison with other kinds of analyses.

While it is possible that size, as well as intraspecific variation, are playing an important role in the classification, we believe that these factors are largely resolved in the analyses presented. As mentioned earlier, some genera have very similar body sizes and this is reflected in the measurements of the vertebrae (e.g. *Glossotherium*, *Paramylodon*, and *Scelidothierium*). However, the results of the discriminant analyses show that it is possible to differentiate them despite this similarity in size. On the other hand, although it was not possible to evaluate the intraspecific variation in all genera, in the cases in which more data were obtained (e.g. *Lestodon* and *Glossotherium*), this variability would be contemplated, since there are samples of several individuals and different localities, and apparently does not have a great effect on

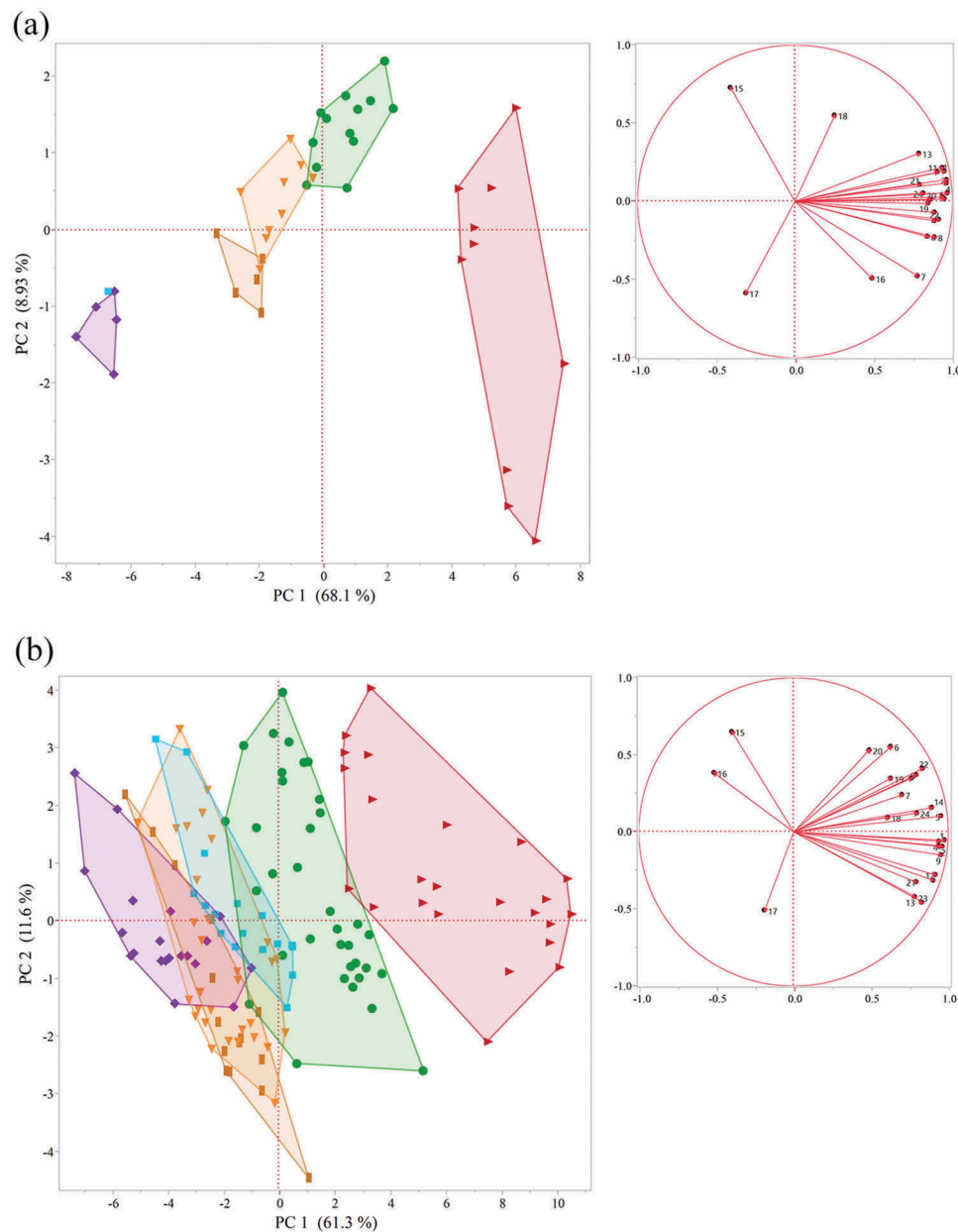


Figure 4. Principal component analysis of (a) cervical-only set and (b) thoracic + lumbar set. References as in Figure 3.

the results. Although, it would be necessary to obtain more data from the different genera studied to evaluate how this variability could affect the rest of the specimens analysed.

A similar approach to that presented in this work, but using Maximum-Likelihood criterion in two-dimensional Cartesian landmarks, was conducted by Polly and Head (2004) to assign isolated snake vertebrae to a particular position in the vertebral column. Their results are similar to those obtained in this work, since in the cases in which the vertebrae were not correctly assigned, the error occurred mostly by one or two positions. The fossil record of snakes consists predominantly of isolated vertebrae and most taxonomic assignments are based on variations in vertebral shape; therefore, taxonomic differences in vertebral shape must be distinguished from intracolumnar variation (Polly and Head 2004). In the case of ground sloths, while vertebrae are not the only elements found, and taxonomic assignments are mostly based on other skeletal elements, recognising and correctly identifying the vertebrae is still of great importance.

As can be seen in the results of the doubtful vertebrae, some of these might be erroneously classified in the collections that house them. Although these cases are few, they could have some impact on possible analyses on the anatomy or biomechanics of these genera. Therefore, we consider that it is important to have tools, such as those presented in this work, that allow corroborating the classification of isolated vertebrae or not associated with diagnostic elements prior to being used for other analyses.

In relation to biomechanical studies, it is interesting to mention what has been observed regarding the size of the neural spine in the seventh cervical vertebra. As noted previously, *Megatherium* has a C7 that is clearly much higher than the preceding cervical vertebrae. However, this is not exclusive of this genus. For instance, in *Nothrotheriops*, the C7 also has a much higher spine than the rest of the cervical vertebrae (Stock 1925, p. 57). The same occurs in *Megalonyx* and, to a lesser extent, in *Paramylodon*. In this latter genus, as well as in *Glossotherium*, the neural spine of C7 is slightly lower than T1. However, in *Lestodon*, the neural spine of T1 is

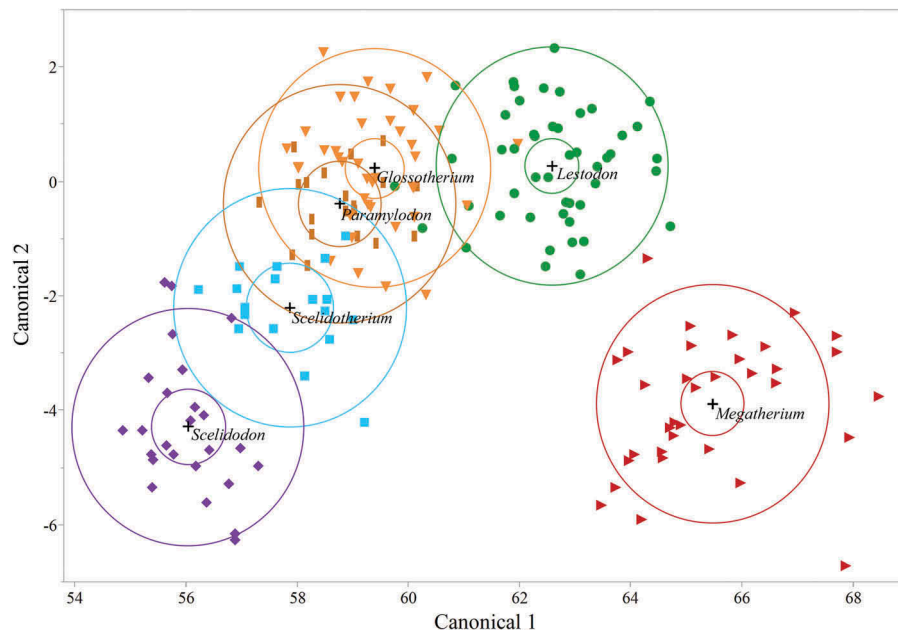


Figure 5. Linear discriminant analysis of all-vertebrae set. The inner ellipses represent the 95% confidence region to contain true mean of group; outer ellipses represent the normal region estimated to contain 50% of the population for that group. References as in Figure 3.

Table 2. Summary of linear discriminant analysis to evaluate the position in the vertebral column in the four sets analysed in this work. Slightly misclassified account for those vertebra misclassified by 1 and 2 places.

Set	Training	Training plus slightly misclassified	Test	Test plus slightly misclassified
All-vertebrae	70.1%	91.4%	18.87%	75%
Cervical-only	91.9%	100%	0%	100%
Thoracic-only	85.3%	98%	27.3%	81.8%
Thoracic + lumbar	79.7%	93.8%	16.7%	83.3%

much higher than C7. This low spine of C7 is also observed in the late Miocene genus *Thalassocnus*, and according to Amson et al. (2015), that could be related to the aquatic habits of this genus, also inferred from other osteological correlates (de Muizon and McDonald 1995; Amson et al. 2014, 2018). With this we are not implying that *Lestodon* could have had swimming habits, but that this high spine could be related to a different head posture in relation to the neck than the rest of the ground sloths analysed, perhaps indirectly associated with the possibility of bipedalism in this genus (de Toledo 1996; Bargo et al. 2000). Regarding *Thalassocnus*, although the work of Amson et al. (2015) on the analysis of its axial postcranial skeleton is very complete and presents a certain number of measurements that could have been used in this work, we decided not to include it because it is an older genus than those analysed in this study. Therefore, having no other specimen from the same era, it does not make sense to evaluate the possibility of discriminating between the vertebral morphology of this genus and those from the Pleistocene. However, the inclusion of this genus in future biomechanical analyses would be very interesting due to its unusual habits for a ground sloth.

It is worth mentioning that, although there are several genera in the database, the whole diversity of ground sloths is not represented. While this work can be used to classify isolated vertebrae, it is not infallible in

the fact that reclassification by LDA is necessarily carried out in the groups *a priori* defined; therefore, it is possible that some vertebra of another taxon that is not considered in the present work may fall within some of these defined groups. Similarly, since some vertebrae positions could not be sampled, it is possible that there is some margin of error that should be solved if the sample could be increased. In any case, this work can serve as a starting point to start collecting more data on vertebrae in other genera of ground sloths, or at least so that vertebrae are taken more into account in published works. For example, Saint-André and De Iuliis (2001) described a new species of *Megatherium*, *M. altiplanicum*; among the postcranial elements of the holotype, there is the atlas and two consecutive thoracic vertebrae. Although they made a description of these thoracic vertebrae, no figure of them is shown, and there are measurements only for the atlas. The same happens with the description of *Australonyx aquae* (De Iuliis et al. 2009), in which the holotype has the complete axial postcranial skeleton, but this is only briefly described, without data of measurements or figures, and similarly with the description of *Ahytherium aureum* (Cartelle et al. 2008). In other cases, as in *Mirandabradys* and *Bolivartherium* (Carlini et al. 2006), the holotype has associated vertebrae but these are barely mentioned in the description.

Recently, a greater focus has been observed in the analysis of vertebrae of fossil sloths, such as the work of Amson et al. (2015), as well as in other groups, as in the recent work of Antón et al. (2019) on cervical morphology in a machairodont. Beyond the very good anatomical descriptions in these works, it is very remarkable how well they are illustrated and the quantitative data they present.

The present study seeks to show that beyond the apparent homogeneity in the axial postcranial skeleton of ground sloths, it is possible to carry out quantitative studies that allow the evaluation of diversity and variation between groups, and these studies can be the basis for works with other approaches, such as biomechanical studies. For these reasons, we believe that it is necessary that these elements begin to be taken more into account, and that the illustrations and data that are taken (and published) in the articles are improved, since in this way we could achieve greater progress in the study of this region of the skeleton.

Table 3. Linear discriminant analysis of cervical vertebrae (analysed with the cervical-only set) and thoracolumbar (with the thoracic + lumbar set) for unidentified specimens. *misclassified, see text.

	Predicted genus	prob (pred)	Predicted position	prob (pred)
MLP SN (4)	<i>Lestodon</i>	0.836	6	0.473
MACN 10,628	<i>Lestodon</i>	0.926	4	0.992
MACN 1991	<i>Scelidodon</i>	1.000	3	0.999
CAV 714	<i>Lestodon</i>	0.963	3	1.000
CAV 383	<i>Lestodon</i>	0.999	5	0.641
CAV 344	<i>Lestodon</i>	0.620	3*	1.000
CAV 1223	<i>Lestodon</i>	1.000	5	0.982
MACN 14,720	<i>Lestodon</i>	0.999	15	0.551
MACN 17,182	<i>Lestodon</i>	1.000	21	0.390
MACN 19,085	<i>Glossotherium</i>	0.934	15	0.806
MLP 3.76	<i>Lestodon</i>	1.000	22	0.575
MLP 3.76	<i>Lestodon</i>	1.000	15	0.621
MLP SN(2)	<i>Glossotherium</i>	0.999	23	0.929
MLP 3.924	<i>Glossotherium</i>	1.000	16	0.613
MLP 3.924	<i>Glossotherium</i>	1.000	20	0.939
MNHN S.N.	<i>Glossotherium</i>	1.000	18	0.579
MNHN S.N.	<i>Glossotherium</i>	1.000	18	0.643
NHMN 137,722	<i>Scelidotherium</i>	0.999	21	0.379
MACN 7074	<i>Scelidodon</i>	1.000	9	0.994
MACN 7074	<i>Scelidodon</i>	1.000	11	0.999
MACN 7074	<i>Scelidodon</i>	0.996	12	0.447
MLP 2.38	<i>Megatherium</i>	0.999	10	0.980
MLP 2.45	<i>Megatherium</i>	1.000	21	0.786
MLP 2.46	<i>Megatherium</i>	0.999	21	0.655
MLP 2.48	<i>Megatherium</i>	1.000	21	0.347
MLP 2.154	<i>Megatherium</i>	0.999	21	0.949
MLP 2.43	<i>Megatherium</i>	0.944	20	0.906
MLP 2.41	<i>Megatherium</i>	1.000	21	0.995
MACN 15,772	<i>Megatherium</i>	1.000	21	0.817
CAV 510	<i>Lestodon</i>	1.000	10	0.889
CAV 307	<i>Glossotherium</i>	0.999	17	0.324
CAV 828	<i>Lestodon</i>	1.000	11	0.988
CAV 304	<i>Lestodon</i>	1.000	13	0.543
CAV 338	<i>Lestodon</i>	0.999	13	0.783
CAV 115	<i>Lestodon</i>	1.000	14	0.802
CAV 757	<i>Lestodon</i>	1.000	20	0.585
CAV 677	<i>Lestodon</i>	1.000	20	0.779
CAV 1146	<i>Lestodon</i>	1.000	13	0.274
CAV 646	<i>Lestodon</i>	0.999	22	0.594
CAV 308	<i>Lestodon</i>	1.000	24	0.537
CAV 356	<i>Lestodon</i>	1.000	20	0.869
CAV 586	<i>Lestodon</i>	1.000	19	0.706
CAV 647	<i>Lestodon</i>	1.000	22	0.344
CAV 305	<i>Glossotherium</i>	0.989	21	0.996
CAV 1219	<i>Lestodon</i>	1.000	11	0.595
CAV 1226	<i>Lestodon</i>	1.000	20	0.696

Acknowledgments

We are grateful to Andrés Rinderknecht (Museo Nacional de Historia Natural), Alejandro Kramarz (Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”), Marcelo Reguero (Museo de La Plata) and Amanda Milhouse (National Museum of Natural History) for access to the collections under their care. We also thank Luciano Varela for very useful discussions in previous versions of this manuscript, and Mariana Di Giacomo for improving the usage of English. Thanks to Robert K. McAfee, Eli Amson, and an anonymous reviewer for critical suggestions and corrections that greatly improved the final manuscript.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

Funding

This work was funded by Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII, grants: FCE_1_2014_1_104572, POS_NAC_2014_1_102504) and National Geographic (Grant number 178431).

ORCID

P. Sebastián Tambusso  <http://orcid.org/0000-0001-7349-5292>

References

- Amson E, Argot C, McDonald HG, de Muizon C. 2015. Osteology and functional morphology of the axial postcranium of the marine sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada) with paleobiological implications. *J Mamm Evol.* 22:473–518.
- Amson E, Billet G, de Muizon C. 2018. Evolutionary adaptation to aquatic lifestyle in extinct sloths can lead to systemic alteration of bone structure. *Proc R Soc B.* 285:20180270.
- Amson E, de Muizon C, Laurin M, Argot C, de Buffrénil V. 2014. Gradual adaptation of bone structure to aquatic lifestyle in extinct sloths from Peru. *Proc R Soc B.* 281:20140192.
- Antón M, Siliceo G, Pastor JF, Morales J, Salesa MJ. 2019. The early evolution of the sabre-toothed felid killing bite: the significance of the cervical morphology of *Machairodus aphanistus* (Carnivora: felidae: machairodontinae). *Zool J Linn Soc.* zlz086. doi:10.1093/zoolinnea/zlz086.
- Argot C. 2003. Functional-adaptive anatomy of the axial skeleton of some extant marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *J Morphol.* 255:279–300.
- Bargo MS. 2001. The ground sloth *Megatherium americanum*: skull shape, bite forces, and diet. *Acta Palaeontol Pol.* 46:173–192.
- Bargo MS, Toledo N, Vizcaíno SF. 2006. Muzzle of South American Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada). *J Morphol.* 267:248–263.
- Bargo MS, Vizcaíno SF. 2008. Paleobiology of Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana.* 45:175–196.
- Bargo MS, Vizcaíno SF, Archuby FM, Blanco RE. 2000. Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene) mylodontid ground sloths (Mammalia, Xenarthra). *J Vert Paleontol.* 20:601–610.
- Borges NC, Cruz VS, Fares NB, Cardoso JR, Bragato N. 2017. Morphological evaluation of the thoracic, lumbar and sacral column of the giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla* Linnaeus, 1758). *Pesq Vet Bras.* 37(4):401–407.
- Carlini AA, Scillato-Yané GJ, Sánchez R. 2006. New Mylodontoidea (Xenarthra, Phyllophaga) from the Middle Miocene-Pliocene of Venezuela. *J Syst Palaeontol.* 4:255–267.
- Cartelle C, De Iuliis G, Pujos F. 2008. A new species of Megalonychidae (Mammalia, Xenarthra) from the Quaternary of Poço Azul (Bahia, Brazil). *C R Palevol.* 7:335–346.
- Christiansen P, Fariña RA. 2003. Mass estimation of two fossil ground sloths. *Senckenb Biol.* 83:95–101.
- De Iuliis G. 1996. A systematic review of the Megatheriinae (Mammalia: xenarthra: megatheriidae) [Ph.D. dissertation]. Ontario: University of Toronto; p. 781.
- De Iuliis G, Pujos F, Cartelle C. 2009. A new ground sloth (Mammalia: xenarthra) from the Quaternary of Brazil. *C R Palevol.* 8(8):705–715.
- de Muizon C, McDonald HG. 1995. An aquatic sloth from the Pliocene of Peru. *Nature.* 375:224–227.
- de Toledo PM. 1996. Locomotory patterns within the Pleistocene sloths [Ph.D. dissertation]. Boulder: University of Colorado; p. 309.
- Fariña RA. 1996. Trophic relationships among Lujanian mammals. *Evol Theo.* 11:125–134.
- Fariña RA, Tambusso PS, Varela L, Czerwonogora A, Di Giacomo M, Musso M, Bracco-Boksar R, Gascue A. 2014. Arroyo del Vizcaíno, Uruguay: a fossil-rich 30-ka-old megafaunal locality with cut-marked bones. *Proc R Soc B.* 281:20132211.
- Fariña RA, Vizcaíno SF, Bargo MS. 1998. Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene-early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozool Neotrop.* 5:87–108.
- Flower WH. 1885. An introduction to the osteology of the Mammalia. London: MacMillan and Company.
- Galliari FC, Carlini AA, Sánchez-Villagra MR. 2010. Evolution of the axial skeleton in armadillos (Mammalia, Dasypodidae). *Mamm Biol.* 75:326–333.
- Gaudin TJ. 1995. The ear region of edentates and the phylogeny of the Tardigrada (Mammalia, Xenarthra). *J Vertebr Paleontol.* 15:672–705.
- Gaudin TJ. 1999. The morphology of xenarthrous vertebrae (Mammalia: Xenarthra). *Fieldiana Geol.* 41:1–38.
- Gaudin TJ. 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zool J Linn Soc.* 140:255–305.
- McCuaig D, Cumbaa SL. 1992. A guide to the identification of postcranial bones of *Bos taurus* and *Bison bison*. *Can Mus Nat Syllogeus.* 71:277.

- McDonald HG. 1977. Description of the osteology of the extinct gravi-grade edentate, *Megalonyx*, with observations on its ontogeny, phylogeny, and functional anatomy [master's thesis]. Gainesville (FL): University of Florida.
- McDonald HG. 2005. Paleoecology of extinct xenarthrans and the Great American biotic interchange. *Bull Fla Mus Nat Hist.* 45:313–333.
- Owen R. 1842. Description of the skeleton of an extinct gigantic sloth, *Myodon robustus*, Owen, with observations on the osteology, natural affinities, and probable habits of the megatherioid quadrupeds in general. London: R. & J. E. Taylor; p. 176.
- Owen R. 1855. On the Megatherium (*Megatherium americanum*, Cuvier and Blumenbach). Part II. Vertebrae of the Trunk. *Philos T R Soc Lon.* 145:359–388.
- Saint-André PA, De Iuliis G. 2001. The smallest and most ancient representative of the genus *Megatherium* Cuvier, 1796 (Xenarthra, Tardigrada, Megatheriidae), from the Pliocene of the Bolivian Altiplano. *Geodiversitas.* 23:625–645.
- Pierce PE, Clack JA, Hutchinson JR. 2011. Comparative axial morphology in pinnipeds and its correlation with aquatic locomotory behaviour. *J Anat.* 219:502–514.
- Polly PD, Head JJ. 2004. Maximum-likelihood identification of fossils: taxonomic identification of Quaternary marmots (Rodentia, Mammalia) and identification of vertebral position in the pipesnake *Cylindrophis* (Serpentes, Reptilia). In: Elewa AMT, editor. *Morphometrics – applications in biology and paleontology*. Berlin (Heidelberg, New York): Springer-Verlag; p. 197–222.
- Pujos F, Gaudin TJ, De Iuliis G, Cartelle C. 2012. Recent advances on variability, morpho-functional adaptations, dental terminology, and evolution of sloths. *J Mamm Evol.* 19:159–169.
- Püschel HP, Püschel TA, Rubilar-Rogers D. 2017. Taxonomic comments of a *Glossotherium* specimen from the Pleistocene of central Chile. *Bol Mus Nac His Nat Chile.* 66(2):223–262.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>
- Randau M, Goswami A, Hutchinson JR, Cuff AR, Pierce SE. 2016. Cryptic complexity in felid vertebral evolution: shape differentiation and allometry of the axial skeleton. *Zool J Linn Soc.* 178:183–202.
- Sánchez-Villagra MR, Narita Y, Kuratani S. 2007. Thoracolumbar vertebral number: the first skeletal synapomorphy for afrotherian mammals. *Syst Biodivers.* 5(1):1–7.
- Scott WB. 1903–1904. Mammalia of the Santa Cruz beds. Rep Princeton Univ Exped Patagonia. 5:1–490.
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1995. *Biometry*. 3rd ed. New York, NY: W.H. Freeman and Company; p. 880.
- Stock C. 1925. Cenozoic gravi-grade edentates of Western North America: with special reference to the Pleistocene *Megalonychinae* and *Mylodontidae* of Rancho La Brea (No. 331). Carnegie Institution of Washington.
- Tambusso PS, Varela L, McDonald HG. 2018. Fusion of anterior thoracic vertebrae in Pleistocene ground sloths. *Hist Biol.* 1–8. doi:10.1080/08912963.2018.1487419.
- Toledo N, Bargo MS, Vizcaino SF, De Iuliis G, Pujos F. 2017. Evolution of body size in anteaters and sloths (Xenarthra, Pilosa): phylogeny, metabolism, diet and substrate preferences. *Earth Env Sci T R Soc Edinburgh.* 106:289–301.
- Varela L, Tambusso PS, McDonald HG, Fariña RA. 2018a. Phylogeny, macro-evolutionary trends and historical biogeography of sloths: insights from a Bayesian morphological clock analysis. *Syst Biol.* 68:204–218.
- Varela L, Tambusso PS, Patiño SJ, Di Giacomo M, Fariña RA. 2018b. Potential distribution of fossil xenarthrans in South America during the late Pleistocene: co-occurrence and provincialism. *J Mamm Evol.* 25:539–550.
- Webb SD. 1989. Osteology and relationship of *Thinobadistes segnis*, the first mylodont sloth in North America. In: Redford KH, Eisenberg JF, editors. *Advances in neotropical mammalogy*. Gainesville: Sandhill Crane Press; p. 496–532.

Supplementary material 1 for:

Ground sloth vertebrae identification through multivariate analysis

P. Sebastián Tambusso, Richard A. Fariña

Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay

Corresponding author: P. Sebastián Tambusso, E-mail: stambusso@fcien.edu.uy

Content:

Complete data set with the analysed specimens specifying the source, the collection number, the genera to which it belongs ("?" in case it is not known), the region of the column to which it belongs (C: cervical, T: thoracic, L: lumbar), and the position it occupies ("?" in case it is not known).

Source	Collection N°	Genus	Region	Vertebra	Measurements																								
					1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
This study	MLP 94	Lestodon	C	4	1.802	1.787	1.898	1.848	1.733	2.074	1.276	1.931	1.962	1.999	1.903	1.919	1.461	1.593	1.931	2.146	1.483	2.018	1.911	1.957	1.893	1.572		2.340	
This study	MLP 94	Lestodon	C	5	1.823	1.801	1.902	1.872	1.727	1.980	1.354	1.938	1.952	1.967	1.869	1.924	1.520	1.602	1.955	2.090	1.493	1.985	1.950	1.985	1.904	1.587		2.301	
This study	MLP 94	Lestodon	C	6	1.829	1.817	1.909	1.875	1.747	1.983	1.318	1.944	1.923	2.008	1.905	1.964	1.576	1.598	2.000	2.081	1.400	1.965	1.951	1.971	1.932	1.498		2.317	
This study	MLP 94	Lestodon	T	8	1.814	1.812	1.845	1.815	1.833	2.436	1.977	1.964	2.015	1.941	2.014	1.982	1.497	1.613	2.020	2.084	2.108	2.068	1.724	1.875	1.909	1.716	1.839	2.585	
This study	MLP 94	Lestodon	T	9	1.870	1.808	1.846	1.808	1.831	2.396	1.782	1.974	2.042	1.903	1.943	2.041	1.603	1.643	1.980	2.002	2.146	2.109	1.708	1.885	1.913	1.689	1.996	2.551	
This study	MLP 94	Lestodon	T	10	1.862	1.835	1.859	1.819	1.867	2.352	1.870	2.016	2.068	1.924	1.997	2.058	1.610	1.665	1.940	2.020	2.101	2.074	1.691	1.968	1.916	1.690	2.046	2.542	
This study	MLP 94	Lestodon	T	11	1.862	1.830	1.867	1.821	1.843	2.310	1.793	2.018	2.034	1.968	1.998	2.097	1.635	1.724	1.933	2.036	2.081	2.054	1.615	1.945	2.005	1.708	2.099	2.535	
This study	MLP 94	Lestodon	T	12	1.886	1.863	1.862	1.855	1.852	2.270	1.860	1.955	2.031	1.990	2.045	2.129	1.688	1.748	1.949	2.056	2.087	2.076	1.645	1.928	1.979	1.712	2.126	2.518	
This study	MLP 94	Lestodon	T	13	1.862	1.839	1.872	1.860	1.829	2.226	1.833	1.925	2.043	1.964	2.070	2.107	1.713	1.680	1.951	2.014	2.058	2.092	1.683	1.869	1.846	1.585	2.125	2.478	
This study	MLP 94	Lestodon	T	15	1.865	1.868	1.886	1.882	1.852	2.173	1.870	1.948	2.073	1.970	2.098	2.129	1.766	1.760	1.975	1.852	2.029	2.108	1.736	1.959	1.892	1.589	2.157	2.455	
This study	MLP 94	Lestodon	T	16	1.862	1.853	1.879	1.877	1.864	2.172	1.888	1.988	2.085	1.975	2.107	2.136	1.804	1.776	1.975	1.845	2.006	2.123	1.816	1.935	1.835	1.571	2.155	2.482	
This study	MLP 94	Lestodon	T	19	1.875	1.863	1.910	1.874	1.870	2.186	1.792	1.958	2.084	1.981	2.135	2.149	1.825	1.761	1.979	1.849	2.008	2.136	1.777	1.976	1.848	1.621	2.192	2.459	
This study	MLP 94	Lestodon	T	20	1.893	1.879	1.923	1.897	1.860	2.185	1.812	1.954	2.104	1.971	2.153	2.157	1.809	1.827	1.996	1.831	2.040	2.138	1.728	1.980	2.017	1.698	2.198	2.467	
This study	MLP 94	Lestodon	T	21	1.884	1.876	1.933	1.921	1.850	2.189	1.977	1.954	2.053	1.971	2.100	2.216	1.809	1.827	1.996	1.768	2.054	2.150	1.728	1.904	1.893	1.698	2.198	2.457	
This study	MLP 94	Lestodon	T	22	1.925	1.890	1.943	1.932	1.857	2.251	1.717	1.991	2.111	2.003	2.152	2.211	1.831	1.816	1.997	1.777	2.054	2.150	1.707	1.904	1.886	1.756	2.232	2.509	
This study	MLP 94	Lestodon	T	24	1.937	1.921	1.987	1.957	1.866	2.223	1.696	1.992	2.148	1.969	2.147	2.216	1.881	1.823	1.989	1.775	2.012	2.132	1.760	1.857	1.807	1.713	2.261	2.499	
This study	MLP 94	Lestodon	L	26	1.998	1.942	2.048	2.023	1.900	2.222	1.843	1.919	2.207	1.894	2.208	2.240	1.890	1.884	2.149	1.701	1.509	2.061	1.790	1.857	1.714	1.703	2.334	2.532	
This study	MACN 13010	Lestodon	C	3	1.763	1.741	1.814	1.785	1.712	1.858	1.396	1.919	1.920		1.825	1.911												2.192	
This study	MACN 13010	Lestodon	C	4	1.769		1.835		1.663	1.898	1.342	1.933	1.943		1.914	1.924												2.269	
This study	MACN 13010	Lestodon	C	5	1.754	1.754	1.796	1.796	1.688	1.985	1.305	1.884	1.889		1.905	1.923												2.309	
This study	MACN 13010	Lestodon	C	6	1.763		1.799	1.799	1.672	2.015	1.423	1.944	1.954		1.859	1.928												2.328	
This study	MACN 13010	Lestodon	C	7	1.776		1.876		1.751	1.995	1.560	1.918	1.948		1.958	1.974												2.331	
This study	MACN 13010	Lestodon	T	8	1.788	1.740	1.824	1.824	1.730	2.388	1.878	1.971	1.945		1.976	1.895											1.572	2.542	
This study	MACN 13010	Lestodon	T	9	1.789	1.839	1.839		1.815	2.404	1.973	2.029	2.008		1.943	2.046												1.938	2.600
This study	MACN 13010	Lestodon	T	10	1.855		1.851		1.814	2.297	1.792	2.069	2.052		1.991	2.075												2.049	2.539
This study	MACN 13010	Lestodon	T	11	1.856		1.901		1.843	2.197	1.761	2.035	1.989		2.015	2.042												2.128	2.483
This study	MACN 13010	Lestodon	T	12	1.854		1.813		1.843	2.186	1.906	2.092	2.046		1.998	2.039												2.142	2.479
This study	MACN 13010	Lestodon	T	13	1.879		1.823		1.846	2.172	1.865	2.041	2.012		1.970	2.112												2.158	2.463
This study	MACN 13010	Lestodon	T	14	1.874		1.884		1.865	2.168	1.855	2.105	2.050		2.082	2.127												2.183	2.458
This study	MACN 13010	Lestodon	T	15	1.880		1.880		1.846	2.170	1.811	2.102	2.104		2.119	2.127												2.231	2.475
This study	MACN 13010	Lestodon	T	16	1.864		1.910		1.879	2.149	1.847	2.066	2.083		2.114	2.145												2.195	2.465
This study	MACN 13010	Lestodon	T	17	1.884		1.886		1.881	2.130	1.823	2.078	2.085		2.115	2.125												2.201	2.455
This study	MACN 13010	Lestodon	T	18	1.886		1.881		1.879	2.134	1.803	2.107	2.112		2.109	2.137												2.185	2.453
This study	MACN 13010	Lestodon	T	19	1.896		1.944		1.867	2.147	1.813	2.162	2.139		2.097	2.133												2.161	2.456
This study	MACN 13010	Lestodon	T	20	1.908		1.909		1.862	2.158	1.822	2.171	2.151		2.116	2.140												2.198	2.472
This study	MACN 13010	Lestodon	T	21	1.938		1.946		1.861	2.160	1.745	2.173	2.133		2.124	2.146												2.270	2.470
This study	MACN 13010	Lestodon	T	22	1.938		1.998		1.863	2.162	1.827	2.134	2.135		2.146	2.193												2.260	2.465
This study	MACN 13010	Lestodon	T	23	1.950		1.993		1.862	2.181	1.890	2.147	2.152		2.167	2.202												2.248	2.491
This study	MACN 13010	Lestodon	L	24	1.940		2.076		1.893	2.197	1.856	2.147	2.162		2.162	2.218												2.312	2.505
This study	MACN 9396	Lestodon	C	3	1.765	1.707	1.851	1.800	1.679	1.980	1.252	1.917	1.921	1.933	1.862	1.900	1.502	1.509	1.873	2.109	1.702	1.965	1.911	1.950	1.790	1.617		2.301	
This study	MACN 9396	Lestodon	C	4	1.744	1.689																							

This study	MACN 9396	<i>Lestodon</i>	C	6	1.783	1.722	1.886	1.816	1.705	1.980	1.248	1.927	1.955	1.933	1.862	1.946	1.433	1.594	2.000	2.103	1.669	1.965	1.938	1.989	1.875	1.595	2.301	
This study	MLP N.N.(5)	<i>Lestodon</i>	C	7	1.823	1.818	1.864	1.910	1.797	1.967	1.459	1.899	1.976	2.048	1.958	2.002	1.682	1.591	2.021	2.057	1.508	1.966	1.881	1.897	1.769	1.582	2.325	
This study	MLP N.N.(4)	<i>Lestodon</i>	C	3	1.753	1.702	1.797	1.792	1.702	1.892	1.255	1.873	1.938	1.898	1.950	1.951	1.470	1.618	1.920	2.086	1.615	2.041	1.869	1.912	1.806	1.550	2.252	
This study	MLP N.N.(4)	<i>Lestodon</i>	C	4	1.777	1.707	1.847	1.807	1.690	1.794	1.299	1.861	1.898	1.960	1.862	1.975	1.470	1.551	1.919	2.057	1.589	2.002	2.041	1.912	1.932	1.584	2.316	
This study	MLP N.N.(4)	<i>Lestodon</i>	C	5	1.771	1.745	1.859	1.841	1.670	1.965	1.207	1.883	1.856	2.009	1.862	1.944	1.444	1.498	1.952	2.061	1.562	2.016	1.952	1.955	1.815	1.513	2.289	
This study	MLP N.N.(4)	<i>Lestodon</i>	C	?	1.773	1.733	1.867	1.854	1.713	1.997	1.272	1.899	1.919	1.995	1.907	1.947	1.544	1.623	1.987	2.102	1.610	2.029	1.952	1.966	1.856	1.516	2.300	
This study	MLP 3.70-83	<i>Lestodon</i>	T	8	1.849	1.822	1.825	1.794	1.794	2.436	1.977	1.970	1.986	1.991	1.973	2.216	1.545	1.652	2.029	2.012	2.118	2.051	1.713	1.848	1.786	1.594	1.822	2.585
This study	MLP 3.70-83	<i>Lestodon</i>	T	9	1.844	1.779	1.880	1.838	1.811	2.315	1.761	2.028	1.937	1.978	1.958	1.994	1.605	1.633	2.000	2.007	2.055	2.109	1.734	1.900	1.911	1.609	2.015	2.551
This study	MLP 3.70-83	<i>Lestodon</i>	T	11	1.856	1.850	1.905	1.872	1.870	2.315	1.910	2.055	2.045	1.951	2.051	2.098	1.667	1.726	2.016	1.981	2.083	2.098	1.373	1.886	1.931	1.642	2.109	2.551
This study	MLP 3.70-83	<i>Lestodon</i>	T	23	1.879	1.856	1.926	1.939	1.873	2.181	1.921	1.940	2.152	1.996	2.058	2.138	1.751	1.820	2.031	1.892	1.391	2.091	1.859	1.848	1.741	1.732	2.164	2.428
This study	MLP 3.922	<i>Lestodon</i>	T	8	1.784	1.797	1.852	1.809	1.793	2.398	1.944	1.954	1.995	1.962	2.010	2.015	1.572	1.681	2.028	2.041	2.138	2.039	1.554	1.818	1.846	1.684	1.839	2.573
This study	MLP 3.922	<i>Lestodon</i>	T	11	1.810	1.838	1.849	1.831	1.836	2.307	1.927	2.043	2.115	1.943	2.008	2.073	1.707	1.786	1.986	1.887	2.120	2.060	1.455	1.823	1.907	1.666	2.050	2.550
This study	MLP 3-49	<i>Lestodon</i>	T	8	1.773	1.762	1.839	1.785	1.713	2.436	1.977	1.933	1.994	1.885	1.971	1.974	1.575	1.688	1.984	2.097	2.099	2.063	1.554	1.794	1.803	1.610	1.768	2.585
This study	MLP 3-49	<i>Lestodon</i>	T	9	1.787	1.768	1.794	1.767	1.785	2.277	1.691	1.912	1.957	1.831	1.926	1.994	1.614	1.593	1.948	2.023	2.115	2.109	1.645	1.833	1.845	1.580	1.929	2.551
This study	MLP 3-49	<i>Lestodon</i>	T	13	1.813	1.799	1.872	1.852	1.818	2.270	1.691	1.868	2.046	1.856	2.066	2.090	1.756	1.747	1.896	1.768	2.045	2.076	1.649	1.854	1.820	1.568	2.130	2.518
This study	MLP N.N.(3)	<i>Lestodon</i>	T	10	1.839	1.839	1.819	1.851	1.861	2.203	1.706	2.004	1.937	1.927	2.044	2.108	1.775	1.752	1.978	2.053	2.065	2.071	1.373	1.791	1.843	1.470	2.060	2.459
This study	MACN 9442	<i>Lestodon</i>	T	10	1.790	1.836	1.901	1.844	1.825	2.203	1.706	1.992	1.991	1.824	2.030	2.065	1.726	1.706	1.895	2.027	2.086	2.059	1.512	1.825	1.745	1.470	2.047	2.469
This study	MACN 15007	<i>Lestodon</i>	T	10	1.813	1.823	1.894	1.824	1.802	2.352	1.691	1.975	1.961	1.870	1.994	2.029	1.640	1.714	1.932	2.026	2.131	2.071	1.458	1.857	1.785	1.531	1.978	2.551
This study	MACN 15007	<i>Lestodon</i>	T	14	1.831	1.812	1.873	1.865	1.809	2.195	1.691	1.956	2.042	1.906	2.106	2.130	1.808	1.814	1.965	1.769	2.072	2.054	1.719	1.929	1.818	1.559	2.119	2.493
This study	MACN 15007	<i>Lestodon</i>	T	17	1.852	1.808	1.914	1.893	1.807	2.172	1.977	1.961	2.084	1.982	2.162	2.168	1.825	1.916	1.970	1.873	2.044	2.120	1.726	1.975	1.825	1.683	2.189	2.446
This study	MACN 15007	<i>Lestodon</i>	T	18	1.873	1.851	1.918	1.897	1.813	2.186	1.977	1.982	2.106	1.985	2.156	2.179	1.866	1.930	1.974	1.826	2.076	2.124	1.650	1.913	1.756	1.645	2.247	2.446
This study	MLP N.N.(4)	<i>Lestodon</i>	C	?	1.754	1.737	1.851	1.818	1.689	1.877	1.379	1.892	1.880	2.046	1.885	1.911	1.562	1.641	1.880	2.061	1.558	1.984	2.041	1.897	1.932	1.608	2.267	
This study	MLP N.N.(2)	<i>Lestodon</i>	T	?	1.877	1.867	1.910	1.852	1.789	2.015	1.835	1.901	2.070	1.894	2.106	2.117	1.714	1.736	1.962	1.873	1.441	2.138	1.745	1.722	1.732	1.555	2.170	2.385
This study	MLP 3.76	<i>Lestodon</i>	T	?	1.874	1.885	1.953	1.943	1.860	2.120	1.754	1.956	2.128	1.954	2.120	2.147	1.794	1.820	1.952	1.808	2.056	2.135	1.755	1.920	1.961	1.762	2.272	2.429
This study	MLP 3.76	<i>Lestodon</i>	T	?	1.907	1.863	1.953	1.944	1.881	2.231	1.925	2.042	2.110	1.846	2.154	2.180	1.834	1.844	2.024	1.824	2.042	2.093	1.746	2.000	1.866	1.666	2.213	2.429
This study	MACN 10628	<i>Lestodon</i>	C	?	1.739	1.743	1.862	1.843	1.618	2.074	1.210	2.018	1.789	2.045	1.863	1.901	1.477	1.625	1.873	2.082	1.725	2.037	2.041	2.041	1.892	1.507	2.340	
This study	MACN 17182	<i>Lestodon</i>	T	?	1.941	1.921	1.961	1.932	1.891	2.217	1.740	1.996	2.117	1.992	2.177	2.205	1.893	1.880	2.014	1.794	2.025	2.138	1.581	1.995	1.902	1.661	2.272	2.510
This study	MACN 19085	<i>Lestodon?</i>	T	?	1.775	1.755	1.787	1.810	1.836	2.064	1.776	1.929	2.052	1.885	2.052	2.074	1.760	1.760	1.899	1.823	2.056	2.137	1.474	1.791	1.759	1.537	2.066	2.357
This study	MACN 14720	<i>Lestodon</i>	T	?	1.865	1.865	1.914	1.890	1.886	2.128	1.812	2.004	2.129	1.918	2.149	2.154	1.854	1.839	1.952	1.813	2.022	2.103	1.702	1.948	1.776	1.640	2.197	2.464
This study	MNHN 233	<i>Glossotherium</i>	C	4	1.705	1.688	1.809	1.819	1.620	1.883	1.204	1.921	1.829	2.003	1.863	1.884	1.461	1.547	1.899	2.096	1.691	1.999	1.919	1.949	1.862	1.301	2.201	
This study	MNHN 233	<i>Glossotherium</i>	C	5	1.727	1.718	1.846	1.825	1.599	1.854	1.307	1.928	1.797	2.008	1.869	1.924	1.500	1.614	1.932	2.031	1.668	1.978	1.959	1.927	1.895	1.380	2.186	
This study	MNHN 233	<i>Glossotherium</i>	C	6	1.706	1.695	1.829	1.802	1.609	1.862	1.307	1.940	1.787	2.010	1.876	1.903	1.480	1.605	1.915	2.080	1.659	1.949	1.955	1.908	1.809	1.322	2.186	
This study	MNHN 233	<i>Glossotherium</i>	C	7	1.699	1.721	1.794	1.814	1.635	1.854	1.307	1.934	1.820	2.025	1.889	1.916	1.473	1.702	1.932	2.089	1.611	2.023	1.962	1.922	1.818	1.328	2.186	
This study	MNHN 233	<i>Glossotherium</i>	T	9	1.747	1.709	1.794	1.751	1.734	2.141	1.604	1.954	1.868	1.848	1.892	1.913	1.530	1.702	1.915	2.067	2.109	2.101	1.705	1.860	1.833	1.446	1.869	2.361
This study	MNHN 233	<i>Glossotherium</i>	T	10	1.761	1.736	1.797	1.789	1.730	2.122	1.609	1.978	1.922	1.885	1.893	1.937	1.651	1.646	1.883	2.010	2.106	2.125	1.624	1.823	1.816	1.422	1.958	2.344
This study	MNHN 233	<i>Glossotherium</i>	T	11	1.766	1.754	1.786	1.782	1.740	2.063	1.676	1.890	1.922	1.882	1.954	2.015	1.622	1.647	1.866	2.046	2.094	2.122	1.605	1.777	1.727	1.449	2.009	2.351
This study	MNHN 233	<i>Glossotherium</i>	T	12	1.756	1.748	1.760	1.752	1.690	1.952	1.703	1.886	1.916	1.778	2.021	2.037	1.663	1.661	1.922	1.916	2.064	2.173	1.690	1.799	1.785	1.380	1.962	2.263
This study	MNHN 233	<i>Glossotherium</i>	T	13	1.756	1.760	1.756	1.756	1.690	1.982	1.690	1.857	1.932	1.778	2.029	2.041	1.732	1.691	1.929	1.946	2.054	2.150	1.677	1.760	1.740	1.423	2.024	2.274
This study	MNHN 233	<i>Glossotherium</i>	T	14	1.760	1.756	1.763	1.756	1.708	1.954	1.740	1.929	1.959	1.778	2.041	2.061	1.716	1.713	1.914	1.894	2.037	2.132	1.699	1.799	1.775	1.342	2.081	2.272
This study	MNHN 233	<i>Glossotherium</i>	T	15	1.775	1.760	1.792	1.789	1.724	1.952	1.748	1.914	1.987	1.802	2.061	2.079	1.732	1.752	1.959	1.869	2.015	2.154	1.699	1.823	1.699	1.423	2.076	2.279
This study	MNHN 233	<i>Glossotherium</i>	T	16	1.806	1.785	1.836	1.799	1.712	1.982	1.663	1.919	1.987	1.820	2.083	2.107	1.748	1.715	1.964	1.847	2.027	2.154	1.681	1.863	1.785	1.423	2.109	2.289
This study	MNHN 233	<i>Glossotherium</i>	T	22	1.839	1.823	1.872	1.839	1.681	2.017	1.813	1.903	2.041	1.845	2.097	2.124	1.756	1.819	1.954	1.844	2.018	2.152	1.613	1.863	1.748	1.556	2.146	2.267
This study	MNHN 233	<i>Glossotherium</i>	T	23	1.851	1.833	1.898	1.833	1.708	2.011	1.764	1.839	2.079	1.833	2.104	2.140	1.728	1.708	1.949	1.767	1.641	2.158	1.771	1.756	1.767	1.628	2.186	2.287

This study	MLP 3.771	<i>Glossotherium</i>	T	8	1.700	1.701	1.724	1.762	1.693	2.196	1.599	1.963	1.824	2.044	1.874	1.863	1.512	1.660	1.956	2.103	2.108	2.080	1.754	1.925	1.817	1.400	1.632	2.375
This study	MLP 3.771	<i>Glossotherium</i>	T	9	1.746	1.710	1.785	1.757	1.765	2.144	1.588	1.979	1.903	1.876	1.937	1.940	1.574	1.609	1.916	2.006	2.134	2.102	1.662	1.880	1.924	1.543	1.892	2.373
This study	MLP 3.924	<i>Glossotherium</i>	T	24	1.838	1.826	1.876	1.816	1.763	1.981	1.766	1.923	2.053	1.906	2.035	2.113	1.774	1.720	1.933	1.825	1.609	2.162	1.870	1.870	1.857	1.428	2.150	2.348
This study	MLP 3.924	<i>Glossotherium</i>	T	?	1.755	1.757	1.789	1.781	1.751	1.954	1.551	1.906	1.974	1.844	2.033	2.042	1.715	1.720	1.888	1.823	2.023	2.178	1.590	1.813	1.785	1.515	2.073	2.252
This study	MLP 3.924	<i>Glossotherium</i>	T	?	1.832	1.836	1.888	1.869	1.751	1.952	1.465	1.944	1.994	1.854	1.993	2.079	1.661	1.695	1.922	1.801	2.127	2.178	1.465	1.929	1.736	1.641	2.140	2.252
This study	MACN 7150	<i>Scelidothorium</i>	C	3	1.551	1.502	1.705	1.678	1.513	1.548	1.076	1.774	1.706	1.880	1.676	1.673	1.176	1.477	1.714	2.052	1.732	2.020	1.897	1.900	1.751	1.473		2.002
This study	MNHN N.N.	<i>Scelidothorium</i>	T	8	1.618	1.534	1.737	1.690	1.703	2.167	1.704	1.971	1.782	1.822	1.818	1.877	1.543	1.574	1.962	2.008	2.100	2.070	1.762	1.919	1.919	1.468	1.705	2.372
This study	MNHN N.N.	<i>Scelidothorium</i>	T	9	1.685	1.632	1.785	1.738	1.774	2.148	1.695	1.985	1.881	1.927	1.770	1.823	1.609	1.467	1.906	1.942	2.118	2.059	1.865	1.941	1.927	1.372	1.931	2.354
This study	MNHN N.N.	<i>Scelidothorium</i>	T	10	1.684	1.670	1.792	1.748	1.768	2.149	1.701	1.989	1.913	1.940	1.865	1.886	1.625	1.642	1.907	1.868	2.094	2.092	1.787	1.914	1.801	1.298	2.005	2.352
This study	MNHN N.N.	<i>Scelidothorium</i>	T	11	1.691	1.660	1.786	1.728	1.739	2.071	1.739	1.905	1.920	1.883	1.879	1.951	1.629	1.605	1.886	1.810	2.045	2.081	1.672	1.905	1.852	1.270	2.046	2.354
This study	MNHN N.N.	<i>Scelidothorium</i>	T	12	1.725	1.698	1.801	1.761	1.729	2.088	1.797	1.942	1.888	1.896	1.924	1.965	1.651	1.671	1.880	1.851	2.077	2.089	1.657	1.890	1.784	1.212	2.049	2.362
This study	MNHN N.N.	<i>Scelidothorium</i>	T	13	1.748	1.688	1.813	1.775	1.720	2.056	1.794	1.920	1.904	1.913	1.943	2.001	1.681	1.667	1.897	1.844	2.049	2.078	1.700	1.886	1.808	1.212	2.064	2.355
This study	MNHN N.N.	<i>Scelidothorium</i>	T	14	1.715	1.722	1.814	1.789	1.726	2.040	1.796	1.927	1.933	1.912	1.923	1.994	1.719	1.686	1.916	1.833	2.091	2.109	1.714	1.921	1.785	1.212	2.079	2.348
This study	MNHN N.N.	<i>Scelidothorium</i>	T	15	1.760	1.731	1.820	1.816	1.740	2.064	1.776	1.957	1.940	1.906	1.958	2.028	1.725	1.695	1.932	1.838	2.116	2.066	1.705	1.926	1.847	1.212	2.080	2.343
This study	MNHN N.N.	<i>Scelidothorium</i>	T	16	1.753	1.719	1.822	1.798	1.742	2.059	1.807	1.911	1.946	1.906	1.970	2.027	1.720	1.707	1.913	1.792	2.050	2.104	1.780	1.906	1.823	1.212	2.080	2.348
This study	MNHN N.N.	<i>Scelidothorium</i>	T	18	1.753	1.738	1.778	1.754	1.777	2.043	1.776	1.957	1.984	1.906	2.027	2.028	1.725	1.700	1.932	1.792	2.050	2.093	1.874	1.787	1.927	1.212	2.080	2.371
This study	MNHN N.N.	<i>Scelidothorium</i>	T	20	1.806	1.803	1.867	1.871	1.750	2.030	1.730	1.977	1.949	1.914	1.998	2.038	1.693	1.631	1.975	1.792	2.050	2.093	1.830	1.965	1.872	1.212	2.099	2.371
This study	MNHN N.N.	<i>Scelidothorium</i>	T	22	1.811	1.790	1.872	1.905	1.781	2.043	1.778	1.989	1.949	1.907	2.022	2.058	1.791	1.707	2.003	1.775	2.126	2.129	1.602	1.965	1.927	1.212	2.163	2.377
This study	MNHN N.N.	<i>Scelidothorium</i>	T	23	1.872	1.801	1.926	1.881	1.803	2.101	1.730	1.986	1.984	1.963	2.027	2.084	1.728	1.722	1.988	1.810	2.029	2.149	1.842	1.928	1.872	1.212	2.127	2.405
This study	MNHN N.N.	<i>Scelidothorium</i>	T	24	1.848	1.809	1.967	1.949	1.806	2.101	1.730	1.949	1.976	1.922	2.012	2.022	1.616	1.737	1.932	1.747	2.006	2.125	1.874	1.926	1.872	1.446	2.169	2.405
This study	MNHN N.N.	<i>Scelidothorium</i>	L	25	1.834	1.815	1.978	1.964	1.797	1.966	1.700	1.885	2.046	1.912	1.936	2.009	1.566	1.859	1.914	1.740	1.486	2.069	1.865	1.864	1.784	1.539	2.035	2.362
This study	MNHN N.N.	<i>Scelidothorium</i>	L	26	1.811	1.817	2.005	1.989	1.796	2.154	1.796	1.888	2.047	1.857	1.993	2.039	1.558	1.618	1.914	1.740	1.324	2.069	1.841	1.853	1.813	1.539	2.059	2.414
This study	NHNM 137722	<i>Scelidothorium</i>	T	?	1.803	1.797	1.903	1.860	1.716	2.020	1.721	1.931	2.024	1.925	1.947	2.072	1.679	1.704	1.939	1.755	2.088	2.108	1.644	1.961	1.857	1.480	2.107	2.341
This study	MACN 7074	<i>Scelidodon?</i>	T	8	1.474	1.458	1.616	1.624	1.575	1.950	1.572	1.930	1.749	1.848	1.583	1.734	1.279	1.467	1.808	1.999	2.126	2.059	1.569	1.965	1.927	1.468	1.579	2.186
This study	MACN 7074	<i>Scelidodon?</i>	T	?	1.522	1.516	1.641	1.595	1.635	1.956	1.487	1.783	1.806	1.793	1.704	1.760	1.279	1.496	1.787	1.858	2.083	2.123	1.626	1.818	1.792	1.350	1.854	2.189
This study	MACN 7074	<i>Scelidodon?</i>	T	?	1.579	1.585	1.687	1.646	1.614	1.947	1.627	1.757	1.851	1.837	1.811	1.853	1.467	1.533	1.787	1.854	2.049	2.149	1.569	1.787	1.788	1.238	1.873	2.186
This study	MACN 1991	<i>Scelidodon?</i>	C	?	1.558	1.517	1.688	1.644	1.512	1.504	0.996	1.864	1.713	1.886	1.648	1.723	1.220	1.431	1.728	2.115	1.738	2.064	1.897	1.900	1.751	1.473		2.000
This study	MACN 17393	<i>Scelidodon</i>	C	3	1.533	1.508	1.667	1.607	1.498	1.628	1.021	1.810	1.693	1.870	1.643	1.688	1.328	1.462	1.714	2.060	1.479	2.126	1.800	1.843	1.763	1.260		2.022
This study	MACN 17393	<i>Scelidodon</i>	C	4	1.544	1.533	1.643	1.653	1.490	1.601	1.130	1.816	1.702	1.870	1.688	1.705	1.328	1.386	1.802	2.062	1.505	2.094	1.860	1.853	1.758	1.357		2.000
This study	MACN 17393	<i>Scelidodon</i>	C	5	1.569	1.540	1.695	1.679	1.491	1.504	1.130	1.831	1.697	1.884	1.673	1.691	1.290	1.462	1.808	2.050	1.521	2.064	1.860	1.877	1.794	1.354		2.000
This study	MACN 17393	<i>Scelidodon</i>	C	6	1.554	1.547	1.725	1.700	1.505	1.566	1.130	1.852	1.676	1.891	1.600	1.657	1.328	1.417	1.874	2.025	1.479	2.072	1.860	1.862	1.753	1.442		2.004
This study	MACN 17393	<i>Scelidodon</i>	C	7	1.533	1.547	1.712	1.699	1.533	1.628	1.021	1.863	1.651	1.901	1.656	1.702	1.328	1.386	1.900	1.981	1.479	2.118	1.860	1.843	1.763	1.260		2.022
This study	MACN 17393	<i>Scelidodon</i>	T	8	1.590	1.567	1.697	1.679	1.593	1.950	1.547	1.938	1.749	1.895	1.635	1.744	1.279	1.488	1.871	1.937	2.060	2.059	1.569	1.965	1.723	1.330	1.680	2.242
This study	MACN 17393	<i>Scelidodon</i>	T	9	1.600	1.568	1.678	1.673	1.634	1.963	1.547	1.944	1.751	1.874	1.709	1.769	1.507	1.525	1.851	1.876	2.059	2.084	1.569	1.791	1.723	1.212	1.785	2.242
This study	MACN 17393	<i>Scelidodon</i>	T	10	1.616	1.594	1.706	1.694	1.670	1.967	1.572	1.951	1.784	1.861	1.744	1.791	1.505	1.529	1.864	1.870	2.060	2.063	1.569	1.965	1.927	1.212	1.812	2.245
This study	MACN 17393	<i>Scelidodon</i>	T	11	1.634	1.615	1.725	1.681	1.665	1.950	1.597	1.883	1.860	1.847	1.855	1.898	1.477	1.566	1.858	1.858	2.085	2.118	1.734	1.846	1.723	1.212	1.918	2.206
This study	MACN 17393	<i>Scelidodon</i>	T	12	1.623	1.616	1.742	1.688	1.651	1.885	1.605	1.891	1.883	1.872	1.855	1.904	1.507	1.554	1.833	1.843	2.085	2.113	1.696	1.834	1.927	1.353	1.887	2.206
This study	MACN 17393	<i>Scelidodon</i>	T	13	1.663	1.616	1.712	1.696	1.652	1.837	1.655	1.898	1.829	1.862	1.908	1.937	1.642	1.524	1.829	1.852	2.053	2.110	1.569	1.965	1.723	1.212	1.943	2.198
This study	MACN 17393	<i>Scelidodon</i>	T	14	1.650	1.644	1.746	1.694	1.641	1.814	1.658	1.899	1.808	1.876	1.904	1.921	1.566	1.529	1.842	1.837	2.053	2.099	1.719	1.847	1.723	1.212	1.953	2.186
This study	MACN 17393	<i>Scelidodon</i>	T	15	1.666	1.644	1.767	1.732	1.650	1.804	1.685	1.937	1.883	1.908	1.904	1.932	1.649	1.595	1.855	1.818	2.070	2.068	1.569	1.956	1.723	1.282	1.954	2.206
This study	MACN 17393	<i>Scelidodon</i>	T	16	1.685	1.668	1.780	1.738	1.665	1.812	1.650	1.943	1.878	1.893	1.918	1.947	1.580	1.550	1.872	1.834	2.070	2.076	1.822	1.912	1.847	1.312	1.973	2.207
This study	MACN 17393	<i>Scelidodon</i>	T	17	1.704	1.687	1.797	1.741	1.657	1.812	1.665	1.943	1.918	1.909	1.940	1.968	1.589	1.554	1.892	1.826	2.052	2.068	1.569	1.787	1.723	1.212	1.969	2.207
This study	MACN 17393	<i>Scelidodon</i>	T	18	1.721	1.682	1.799	1.771	1.653	1.816	1.685	1.946	1.840	1.897	1.940	1.937	1.616	1.568	1.885	1.835	2.052	2.084	1.569	1.853	1.723	1.212	2.032	2.229

This study	MACN 17393	Scelidodon	T	19	1.720	1.694	1.800	1.784	1.684	1.822	1.665	1.909	1.799	1.886	1.915	1.947	1.680	1.545	1.892	1.846	2.044	2.085	1.569	1.948	1.723	1.212	2.048	2.227
This study	MACN 17393	Scelidodon	T	20	1.730	1.716	1.805	1.786	1.678	1.823	1.695	1.895	1.840	1.860	1.942	1.968	1.584	1.545	1.911	1.799	2.049	2.081	1.769	1.965	1.723	1.212	2.064	2.247
This study	MACN 17393	Scelidodon	T	21	1.737	1.717	1.806	1.792	1.658	1.774	1.691	1.895	1.872	1.874	1.933	1.973	1.685	1.585	1.869	1.782	2.039	2.094	1.579	1.963	1.927	1.212	2.064	2.254
This study	MACN 17393	Scelidodon	T	22	1.723	1.723	1.842	1.804	1.678	1.756	1.645	1.874	1.865	1.891	1.942	1.948	1.629	1.559	1.844	1.778	2.044	2.113	1.671	1.890	1.723	1.324	2.039	2.247
This study	MACN 17393	Scelidodon	T	23	1.716	1.721	1.858	1.823	1.695	1.751	1.653	1.947	1.926	1.929	1.942	1.949	1.597	1.559	1.913	1.790	2.049	2.089	1.569	1.953	1.723	1.460	2.039	2.209
This study	MACN 17393	Scelidodon	T	24	1.754	1.743	1.881	1.833	1.700	1.766	1.666	1.942	1.920	1.929	1.915	1.948	1.607	1.576	1.938	1.806	2.039	2.078	1.681	1.931	1.798	1.384	2.025	2.221
This study	MACN 17393	Scelidodon	T	25	1.757	1.754	1.897	1.872	1.695	1.779	1.668	1.943	1.973	1.967	1.933	1.971	1.555	1.591	1.928	1.832	2.042	2.066	1.640	1.926	1.855	1.468	2.043	2.234
This study	MACN 17393	Scelidodon	L	26	1.767	1.761	1.919	1.901	1.716	1.843	1.706	1.930	1.984	1.941	1.929	1.983	1.524	1.561	1.951	1.699	1.602	2.098	1.796	1.859	1.709	1.442	2.035	2.259
This study	MACN 17393	Scelidodon	L	27	1.780	1.778	1.976	1.928	1.714	1.889	1.687	1.940	1.992	1.923	1.947	1.984	1.524	1.561	1.980	1.733	1.635	2.102	1.796	1.883	1.867	1.442	2.059	2.276
This study	NHMN 15164	Paramylodon	C	3	1.618	1.569	1.815	1.795	1.559	1.741	0.991	1.922	1.767	1.939	1.777	1.770	1.400	1.622	1.917	2.067	1.581	2.056	1.898	1.906	1.784	1.352		2.131
This study	NHMN 15164	Paramylodon	C	4	1.621	1.613	1.806	1.790	1.587	1.782	1.246	1.920	1.792	1.966	1.750	1.788	1.350	1.603	1.930	2.041	1.577	2.064	1.887	1.907	1.825	1.413		2.149
This study	NHMN 15164	Paramylodon	C	5	1.618	1.611	1.819	1.812	1.601	1.827	1.371	1.929	1.809	1.955	1.747	1.795	1.358	1.644	1.960	2.027	1.555	2.031	1.912	1.928	1.844	1.384		2.164
This study	NHMN 15164	Paramylodon	C	6	1.618	1.602	1.803	1.834	1.637	1.860	1.243	1.941	1.801	1.985	1.806	1.816	1.458	1.577	1.960	2.024	1.754	2.022	1.850	1.896	1.779	1.320		2.186
This study	NHMN 15164	Paramylodon	C	7	1.619	1.600	1.829	1.805	1.555	1.939	1.114	1.955	1.747	1.981	1.825	1.818	1.344	1.637	1.954	2.055	1.643	2.032	1.923	1.942	1.883	1.320		2.240
This study	NHMN 15164	Paramylodon	T	8	1.615	1.605	1.809	1.841	1.616	2.017	1.480	1.929	1.812	1.981	1.824	1.789	1.377	1.609	1.928	2.019	2.128	2.081	1.458	1.812	1.814	1.516	1.641	2.250
This study	NHMN 15164	Paramylodon	T	9	1.638	1.623	1.803	1.770	1.667	2.081	1.556	1.989	1.832	1.859	1.846	1.863	1.545	1.635	1.910	2.035	2.121	2.107	1.625	1.862	1.778	1.515	1.778	2.293
This study	NHMN 15164	Paramylodon	T	10	1.693	1.628	1.808	1.773	1.696	2.064	1.584	1.954	1.841	1.878	1.890	1.914	1.636	1.632	1.916	1.982	2.107	2.093	1.493	1.890	1.796	1.533	1.907	2.303
This study	NHMN 15164	Paramylodon	T	11	1.743	1.747	1.835	1.792	1.727	2.056	1.634	1.954	1.908	1.903	1.918	1.996	1.647	1.718	1.932	1.985	2.079	2.130	1.558	1.886	1.740	1.494	2.011	2.321
This study	NHMN 15164	Paramylodon	T	12	1.731	1.728	1.880	1.828	1.765	2.020	1.668	1.936	1.918	1.844	1.969	1.993	1.667	1.713	1.933	1.898	2.072	2.144	1.545	1.794	1.743	1.470	2.023	2.307
This study	NHMN 15164	Paramylodon	T	13	1.780	1.752	1.841	1.806	1.751	1.967	1.626	1.945	1.960	1.846	2.004	2.038	1.708	1.711	1.942	1.860	2.049	2.154	1.464	1.799	1.719	1.490	2.067	2.292
This study	NHMN 15164	Paramylodon	T	14	1.760	1.776	1.844	1.836	1.743	1.950	1.620	1.934	1.974	1.872	2.037	2.060	1.727	1.740	1.955	1.860	2.055	2.175	1.378	1.767	1.713	1.569	2.082	2.274
This study	NHMN 15164	Paramylodon	T	15	1.766	1.779	1.825	1.833	1.744	1.946	1.598	1.908	1.972	1.827	2.032	2.063	1.743	1.729	1.946	1.798	2.042	2.173	1.600	1.851	1.663	1.540	2.113	2.288
This study	NHMN 15164	Paramylodon	T	16	1.782	1.780	1.816	1.816	1.732	1.999	1.640	1.942	2.008	1.869	2.029	2.058	1.730	1.737	1.941	1.859	2.013	2.170	1.516	1.783	1.530	1.602	2.085	2.297
This study	NHMN 15164	Paramylodon	T	17	1.795	1.798	1.875	1.851	1.763	2.031	1.625	1.922	1.926	1.859	2.048	2.080	1.737	1.742	1.956	1.835	2.022	2.163	1.511	1.798	1.756	1.455	2.123	2.310
This study	NHMN 15164	Paramylodon	T	18	1.757	1.760	1.838	1.838	1.758	1.974	1.645	1.948	2.008	1.932	2.043	2.064	1.746	1.740	1.937	1.833	2.023	2.174	1.522	1.861	1.668	1.480	2.093	2.286
This study	NHMN 15164	Paramylodon	T	19	1.737	1.752	1.856	1.849	1.771	2.025	1.593	1.977	2.002	1.975	2.020	2.070	1.775	1.756	1.962	1.766	2.049	2.156	1.571	1.880	1.766	1.555	2.110	2.298
This study	NHMN 15164	Paramylodon	T	20	1.775	1.818	1.879	1.871	1.746	2.021	1.562	1.972	2.041	1.942	2.070	2.081	1.801	1.753	1.930	1.784	2.007	2.180	1.496	1.894	1.699	1.542	2.139	2.307
This study	NHMN 15164	Paramylodon	T	21	1.794	1.772	1.897	1.829	1.788	2.084	1.591	1.941	2.084	1.883	2.032	2.119	1.825	1.831	1.895	1.747	2.029	2.153	1.458	1.801	1.627	1.628	2.155	2.347
This study	NHMN 15164	Paramylodon	L	22	1.857	1.801	1.892	1.873	1.822	2.108	1.732	1.914	2.104	1.829	2.135	2.151	1.782	1.837	1.914	1.554	1.417	2.157	1.721	1.760	1.709	1.509	2.259	2.368
This study	MACN 2832	Megatherium	C	4	1.852	1.814	1.947	1.948	1.799	1.930	1.356	2.123	1.975	2.096	1.889	1.965	1.450	1.723	2.024	2.000	1.650	2.047	2.121	2.141	1.923	1.717		2.294
This study	MACN 2832	Megatherium	C	5	1.862	1.845	1.953	1.919	1.813	2.310	2.069	2.117	2.058	2.115	1.908	2.037	1.533	1.659	2.040	1.898	1.867	2.084	1.817	2.053	1.946	1.650		2.483
This study	MACN 2832	Megatherium	C	6	1.862	1.820	1.978	1.934	1.813	2.003	1.430	2.123	2.022	2.096	1.889	1.965	1.480	1.630	2.024	1.868	1.650	1.993	2.121	2.141	1.923	1.717		2.299
This study	MACN 2832	Megatherium	C	7	1.843	1.860	1.926	1.943	1.848	2.462	2.024	2.085	2.036	2.096	1.981	1.989	1.450	1.612	2.091	1.868	1.715	2.015	1.825	2.072	1.923	1.553		2.591
This study	MACN 2832	Megatherium	T	8	1.896	1.844	1.913	1.881	1.874	2.453	2.003	2.088	2.064	2.035	1.994	2.005	1.676	1.626	2.042	1.850	2.087	2.118	1.719	1.990	1.852	1.736	2.017	2.574
This study	MLP 2.34	Megatherium	C	7	1.857	1.838	1.939	1.934	1.855	2.462	2.069	2.115	2.037	2.102	1.981	1.965	1.480	1.723	2.099	1.889	2.099	2.039	1.836	1.999	1.988	1.679		2.587
This study	MLP 2.34	Megatherium	T	8	1.880	1.862	1.978	1.881	1.884	2.453	1.912	2.115	2.013	2.060	1.994	2.028	1.620	1.589	2.061	1.857	2.081	2.084	1.647	1.990	1.906	1.728	2.045	2.568
This study	MLP 2.34	Megatherium	T	9	1.888	1.844	1.944	1.913	1.883	2.385	1.885	2.119	2.099	2.002	1.983	2.042	1.676	1.561	2.055	1.861	2.056	2.069	1.632	1.992	1.949	1.640	2.080	2.563
This study	MLP 2.34	Megatherium	T	10	1.936	1.891	1.947	1.931	1.918	2.360	1.857	2.033	2.041	1.917	2.067	2.103	1.819	1.612	1.995	1.836	2.039	2.113	1.716	1.979	1.765	1.633	2.198	2.567
This study	MLP 2.35	Megatherium	C	3	1.874	1.844	1.975	1.892	1.800	1.968	1.489	2.100	1.975	2.104	1.897	2.016	1.590	1.629	2.024	1.985	1.727	2.084	2.121	2.141	2.002	1.649		2.316
This study	MLP 2.35	Megatherium	C	4	1.873	1.845	1.933	1.914	1.808	1.930	1.356	2.064	2.003	2.175	1.961	2.035	1.617	1.650	2.071	2.000	1.671	2.047	1.817	1.999	1.952	1.645		2.294
This study	MLP 2.35	Megatherium	C	5	1.883	1.844	1.977	1.946	1.812	1.877	1.362	2.121	2.001	2.160	1.915	2.020	1.631	1.677	2.030	2.048	1.762	1.964	1.817	2.138	2.017	1.717		2.300
This study	MLP 2.35	Megatherium	C	6	1.836	1.890	1.970	1.975	1.820	2.003	1.430	2.123	1.998	2.144	1.952	2.028	1.700	1.692	2.120	2.025	1.650	1.993	2.110	2.134	2.005	1.664		2.354
This study	MLP 2.35	Megatherium	C	7	1.846	1.878	1.968	1.979	1.822	2.429	2.024	2.110	2.058	2.119	2.022	2.041	1.719	1.673	2.159	2.008	1.898	2.013	1.817	2.118	1.973	1.717		2.591

This study	MLP 2.35	Megatherium	T	8	1.880	1.854	1.965	1.915	1.884	2.432	1.932	2.186	2.103	2.154	2.018	2.028	1.620	1.722	2.093	2.051	2.128	2.107	1.806	1.991	1.943	1.667	2.045	2.574
This study	MLP 2.35	Megatherium	T	9	1.881	1.861	1.962	1.939	1.914	2.411	1.811	2.180	2.122	2.023	1.987	2.068	1.721	1.580	2.079	1.890	2.050	2.103	1.796	1.997	1.967	1.701	2.111	2.569
This study	MLP 2.36	Megatherium	T	23	2.112	2.108	2.125	2.086	1.992	2.281	2.000	2.154	2.294	2.042	2.326	2.353	1.949	1.905	2.138	1.828	1.705	2.058	2.030	2.038	1.945	1.820	2.374	2.644
This study	MACN 5055	Megatherium	T	21	2.052	2.024	2.113	2.049	1.992	2.346	2.003	2.202	2.153	2.132	2.230	2.241	1.790	1.922	2.174	1.709	1.723	2.115	2.029	2.138	2.123	1.748	2.374	2.647
This study	MACN 5055	Megatherium	T	23	2.122	2.111	2.133	2.103	2.051	2.263	2.003	2.210	2.322	2.202	2.318	2.351	1.986	1.915	2.178	1.792	1.756	2.058	1.903	2.035	1.813	1.797	2.395	2.600
This study	MACN 5055	Megatherium	T	23	2.111	2.112	2.151	2.122	2.060	2.266	2.003	2.271	2.301	2.146	2.344	2.334	1.955	1.924	2.182	1.709	1.590	2.076	2.046	2.125	1.952	1.749	2.417	2.647
This study	MLP 2.33	Megatherium	L	24	2.119	2.084	2.146	2.105	2.068	2.291	1.874	2.143	2.274	2.145	2.298	2.337	1.902	1.841	2.192	1.780	1.551	2.014	2.056	2.053	1.873	1.889	2.415	2.645
This study	MLP 2.33	Megatherium	L	25	2.131	2.121	2.210	2.142	2.025	2.295	1.928	2.143	2.224	2.176	2.316	2.368	1.961	1.879	2.265	1.834	1.558	1.992	2.063	2.063	1.898	1.822	2.439	2.664
This study	MLP 2.49	Megatherium	L	25	2.021	1.993	2.088	2.038	1.971	2.253	1.895	2.115	2.240	1.995	2.260	2.255	1.892	1.884	2.141	1.501	1.561	2.055	1.949	1.931	1.759	1.854	2.439	2.588
This study	MACN 5055	Megatherium	L	25	2.187	2.148	2.221	2.202	2.075	2.295	1.830	2.116	2.357	2.033	2.323	2.378	1.952	1.915	2.082	1.644	1.651	1.992	1.949	2.012	1.947	1.889	2.439	2.623
This study	MACN 14041	Megatherium	L	26	2.127	2.023	2.246	2.161	2.098	2.295	1.719	2.196	2.292	2.051	2.288	2.322	1.870	1.933	2.119	1.670	1.430	1.992	2.040	2.067	1.932	1.876	2.439	2.589
This study	MACN 14170	Megatherium	L	24	2.070	2.052	2.174	2.125	2.006	2.261	1.866	2.096	2.229	1.985	2.323	2.283	1.844	1.874	2.151	1.689	1.547	2.016	1.967	1.989	1.853	1.785	2.439	2.614
This study	MLP 2.38	Megatherium	T	?	1.944	1.925	1.995	1.957	1.905	2.321	1.823	2.108	2.108	1.990	2.072	2.156	1.743	1.657	2.003	2.018	2.003	2.117	1.761	2.047	1.954	1.607	2.141	2.548
This study	MLP 2.45	Megatherium	T	?	1.945	1.934	2.010	2.018	1.878	2.140	1.828	2.140	2.157	2.121	2.161	2.199	1.829	1.865	2.007	1.818	2.030	2.150	1.663	2.044	2.123	1.870	2.234	2.475
This study	MLP 2.46	Megatherium	T	?	2.000	1.982	2.026	2.005	1.938	2.215	1.791	2.131	2.202	2.088	2.197	2.235	1.857	1.862	2.086	1.831	2.014	2.123	1.755	2.003	1.885	1.760	2.269	2.567
This study	MLP 2.48	Megatherium	T	?	1.942	1.931	1.993	2.012	1.920	2.201	1.834	2.131	2.169	2.120	2.203	2.223	1.945	1.853	2.044	1.761	1.995	2.095	1.819	2.082	1.993	1.695	2.194	2.537
This study	MLP 2.154	Megatherium	T	?	1.941	1.928	2.032	1.989	1.921	2.140	1.790	2.099	2.139	2.062	2.181	2.205	1.859	1.864	2.074	1.814	2.020	2.111	1.785	2.072	1.869	1.715	2.225	2.647
This study	MLP 2.43	Megatherium	T	?	1.933	1.929	1.948	1.930	1.843	2.141	1.790	2.018	2.116	2.044	2.150	2.180	1.774	1.821	2.012	1.870	2.013	2.080	1.825	2.037	1.829	1.667	2.218	2.471
This study	MACN 15772	Megatherium	T	?	2.069	2.055	2.100	2.067	1.989	2.204	1.815	2.197	2.234	2.145	2.233	2.315	1.924	1.939	2.129	1.837	2.048	2.170	1.890	2.138	2.022	1.749	2.328	2.561
This study	MLP 2.41	Megatherium	L	?	1.977	1.958	2.010	1.986	1.931	2.244	1.910	2.148	2.183	2.130	2.148	2.226	1.841	1.846	2.085	1.857	2.092	2.129	1.732	2.097	2.093	1.836	2.263	2.554
Stock 1925	NHMLAC 1804-1—1804-7	Nothrotheriops	C	3		1.217		1.590	1.679					1.919										1.818				1.865
Stock 1925	NHMLAC 1805-1—1805-6	Nothrotheriops	C	4		1.241		1.593	1.686					1.943										1.824				1.883
Stock 1925	NHMLAC 1806-1—1806-5	Nothrotheriops	C	5		1.248		1.622	1.669					1.961										1.829				1.894
Stock 1925	NHMLAC 1807-1—1807-7	Nothrotheriops	C	6		1.258		1.630	1.652					1.936										1.828				1.949
Stock 1925	NHMLAC 1808-1—1809-3	Nothrotheriops	C	7		1.358		1.620	1.603				1.790	1.941				1.371	1.835				1.843				2.129	
Stock 1925	NHMLAC 1809-1—1809-6	Nothrotheriops	T	8		1.407		1.629	1.607		1.763		1.728	1.928				1.352	1.832								2.130	
Stock 1925	NHMLAC 1810-1	Nothrotheriops	T	9		1.408		1.623	1.590									1.312										
Stock 1925	NHMLAC 1811-1	Nothrotheriops	T	10		1.452		1.602	1.592				1.697					1.332	1.752								2.076	
Stock 1925	NHMLAC 1812-1	Nothrotheriops	T	11		1.491		1.626	1.591				1.719					1.338	1.742								2.079	
Stock 1925	NHMLAC 1813-1	Nothrotheriops	T	12		1.496		1.625	1.581				1.723					1.380	1.732								2.078	
Stock 1925	NHMLAC 1814-1	Nothrotheriops	T	13		1.519		1.641	1.605				1.728					1.394	1.720								2.079	
Stock 1925	NHMLAC 1815-1	Nothrotheriops	T	14		1.538		1.655	1.588				1.755					1.428	1.754								2.084	
Stock 1925	NHMLAC 1816-1	Nothrotheriops	T	15		1.562		1.672	1.602				1.785					1.415	1.760								2.095	
Stock 1925	NHMLAC 1817-1	Nothrotheriops	T	16		1.582		1.681	1.613				1.785					1.790									2.095	

Stock 1925	NHMLAC 1818-1	Nothrotheriops	T	17	1.585	1.699				1.556	1.799		2.111
Stock 1925	NHMLAC 1819-1	Nothrotheriops	T	18	1.619	1.732	1.638		1.792	1.547	1.778		2.129
Stock 1925	NHMLAC 1820-1	Nothrotheriops	T	19	1.625	1.755	1.635		1.765	1.528	1.810		2.140
Stock 1925	NHMLAC 1821-1	Nothrotheriops	T	20	1.643	1.768	1.633		1.802	1.544	1.822		2.148
Stock 1925	NHMLAC 1822-1	Nothrotheriops	T	21	1.643	1.787	1.647		1.784	1.551	1.822		2.161
Stock 1925	NHMLAC 1823-1	Nothrotheriops	T	22	1.666	1.818	1.646		1.804	1.554	1.813		2.181
Stock 1925	NHMLAC 1824-1	Nothrotheriops	T	23	1.683	1.782	1.666		1.792	1.554	1.815		2.205
Stock 1925	NHMLAC 1825-1	Nothrotheriops	T	24	1.688	1.799	1.675		1.837	1.554	1.827		2.206
Stock 1925	NHMLAC 1826-1	Nothrotheriops	L	25	1.718	1.816	1.693		1.872	1.929		1.869	2.222
Stock 1925	NHMLAC 1827-1	Nothrotheriops	L	26	1.719	1.848	1.712		1.810	1.963		1.714	2.216
Stock 1925	NHMLAC 1828-1	Nothrotheriops	L	27	1.705	1.864	1.731		1.884	1.942		1.785	2.203
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	C	3	1.502	1.656	1.579	1.848		1.458		1.954	2.128
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	C	4	1.530	1.674	1.573	1.822		1.467		1.978	2.129
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	C	5	1.540	1.677	1.577	1.834		1.447		1.973	2.115
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	C	6	1.534	1.678	1.609	1.700		1.418		2.033	2.053
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	C	7	1.550	1.716	1.624	2.113		1.435	1.813	2.061	2.261
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	T	8	1.610	1.667	1.645	2.085		1.415	1.923	2.079	2.255
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	T	9	1.645	1.752	1.649	2.040		1.358	1.836	2.072	2.270
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	T	10	1.661	1.773	1.663	2.032		1.408	1.877	2.068	2.288
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	T	11	1.696	1.798	1.674	2.024		1.513	1.881	2.093	2.275
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	T	12	1.723	1.811	1.697	2.003		1.529	1.862	2.093	2.296
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	T	13	1.780	1.859	1.724	1.936		1.592	1.881	2.079	2.296
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	T	14	1.755	1.841	1.719	1.969		1.585	1.860	2.097	2.294
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	T	15	1.801	1.865	1.729	1.907		1.621	1.895	2.111	2.306
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	T	16	1.830	1.901	1.747	1.919			1.881	2.086	
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	T	17	1.823	1.868	1.745	1.918		1.624	1.889	2.061	2.300

McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	T	18	1.837	1.919	1.748	1.942	1.643	1.889	2.061	2.318
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	T	19	1.856	1.951	1.755	1.968	1.661	1.888	2.049	2.322
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	T	20	1.846	1.942	1.745	1.950	1.654	1.882	2.068	2.334
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	T	21	1.855	1.952	1.757	1.992	1.670	1.897	2.053	2.354
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	T	22	1.873	1.942	1.758	2.015		1.924	2.053	
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	T	23	1.889	1.972	1.758	2.014	1.674	1.902	2.057	2.377
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	T	24	1.903	1.987	1.716	2.027	1.688	1.919	2.057	2.379
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	T	25	1.892	1.975	1.756	2.054	1.698	1.949	2.009	2.393
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	L	26	1.869	1.995	1.769	2.069	1.655	2.150	2.000	2.402
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	L	27	1.870	2.029	1.793	2.060	1.662	2.056	2.029	2.398
McDonald 1977	ISUM 23034	Megalonyx	L	28	1.871	2.056	1.802	2.006	1.634	2.047	2.033	2.375
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	C	7	1.525	1.727	1.661	2.120	1.493	1.929	1.954	2.301
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	T	8	1.544	1.723	1.642	2.169	1.501	1.918	2.000	2.314
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	T	9	1.626	1.724	1.723	2.158	1.471	1.868	2.033	2.321
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	T	10	1.653	1.746	1.730	2.066	1.439	1.837	2.041	2.316
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	T	11	1.658	1.763	1.708	2.052	1.481	1.831	2.072	2.299
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	T	12	1.699	1.812	1.696	2.050	1.549	1.855	2.086	2.309
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	T	13	1.666	1.792	1.746	2.014	1.542	1.874	2.041	2.315
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	T	14	1.723	1.816	1.726	1.997	1.561	1.850	2.061	2.310
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	T	15	1.736	1.866	1.713	1.951	1.520	1.859	2.086	2.303
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	T	16	1.767	1.877	1.723	1.959	1.600	1.853	2.090	2.305
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	T	17	1.768	1.897	1.760	1.968	1.642	1.862	2.061	2.311
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	T	18	1.775	1.879	1.727	1.955	1.659	1.876	2.079	2.314
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	T	19	1.780	1.906	1.724	1.980	1.702	1.885	2.061	2.322
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	T	20	1.776	1.913	1.731	1.963	1.673	1.888	2.079	2.322
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	T	21	1.803	1.959	1.742	1.987	1.713	1.891	2.090	2.327

McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	T	22	1.799	1.940	1.760	1.996										1.698	1.897		2.068						2.342	
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	T	23	1.827	1.962	1.728	2.002										1.714	1.912		2.093						2.354	
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	T	24	1.863	1.955	1.757	2.014										1.690	1.896		2.090						2.366	
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	T	25	1.867	1.958	1.742	2.058										1.699	1.902		2.086						2.377	
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	L	26	1.819	1.952	1.769	2.006										1.708	2.037		2.064						2.358	
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	L	27	1.871	1.976	1.733	2.076										1.717	2.058		2.025						2.393	
McDonald 1977	UW 20788	Megalonyx	L	28	1.872	1.968	1.751	2.005										1.711	2.052		2.045						2.390	
This study	CAV 714	?	C	?	1.761	1.720	1.821	1.785	1.726	1.990	1.250	1.841	1.897	1.916	1.924	1.945	1.471	1.654	1.867	2.087	1.632	2.012	1.865	1.889	1.790	1.415	2.292	
This study	CAV 383	?	C	?	1.820	1.793	1.878	1.870	1.737	1.904	1.283	1.941	1.959	1.988	1.927	1.941	1.468	1.573	1.947	2.102	1.593	1.989	1.935	1.984	1.892	1.603	2.270	
This study	CAV 344	?	C	7	1.810	1.804	1.873	1.867	1.723	1.985	1.238	1.925	1.866	2.031	1.905	1.979	1.640	1.598	1.954	1.993	1.685	1.993	1.869	1.923	1.611	1.455	2.269	
This study	CAV 1223	?	C	?	1.820	1.766	1.899	1.844	1.725	2.072	1.417	1.907	1.995	2.005	1.815	1.948	1.403	1.588	1.980	2.104	1.790	2.014	1.959	2.008	1.827	1.597	2.328	
This study	CAV 510	?	T	?	1.794	1.812	1.823	1.781	1.856	2.337	1.776	1.943	2.020	1.873	1.983	2.039	1.613	1.568	1.943	1.951	2.135	2.080	1.458	1.825	1.840	1.684	1.962	2.515
This study	CAV 307	?	T	?	1.870	1.864	1.850	1.834	1.809	2.039	1.777	1.902	2.041	1.903	2.101	2.157	1.778	1.770	1.932	1.940	2.066	2.112	1.537	1.769	1.822	1.580	2.116	2.396
This study	CAV 828	?	T	?	1.825	1.852	1.846	1.829	1.874	2.337	1.781	1.967	2.058	1.944	2.081	2.112	1.748	1.814	1.966	1.994	2.093	2.088	1.622	1.975	1.938	1.707	2.107	2.528
This study	CAV 304	?	T	?	1.844	1.822	1.843	1.829	1.861	2.225	1.760	1.908	2.057	1.906	2.062	2.109	1.720	1.787	1.930	2.007	2.093	2.092	1.425	1.860	1.888	1.638	2.119	2.479
This study	CAV 338	?	T	?	1.835	1.810	1.803	1.833	1.816	2.195	1.719	1.971	2.009	1.934	2.044	2.091	1.715	1.758	1.938	1.901	2.042	2.072	1.526	1.883	1.859	1.520	2.132	2.460
This study	CAV 115	?	T	?	1.797	1.848	1.809	1.829	1.796	2.166	1.740	1.927	2.014	1.855	2.102	2.114	1.747	1.806	1.932	1.884	2.033	2.110	1.446	1.857	1.827	1.582	2.129	2.451
This study	CAV 757	?	T	?	1.867	1.872	1.914	1.898	1.846	2.151	1.725	2.003	2.061	1.990	2.119	2.146	1.809	1.832	1.990	1.859	2.045	2.130	1.627	2.001	1.931	1.715	2.207	2.445
This study	CAV 677	?	T	?	1.853	1.872	1.903	1.898	1.849	2.153	1.739	2.002	2.117	2.000	2.125	2.148	1.835	1.827	1.980	1.814	2.049	2.148	1.660	1.971	1.992	1.735	2.218	2.447
This study	CAV 1146	?	T	?	1.909	1.895	1.934	1.922	1.888	2.236	1.760	1.983	2.074	1.886	2.177	2.179	1.857	1.820	2.011	1.849	2.064	2.125	1.661	1.907	1.922	1.695	2.270	2.501
This study	CAV 646	?	T	?	1.923	1.870	1.951	1.919	1.865	2.198	1.881	2.006	2.188	1.982	2.144	2.189	1.867	1.844	1.987	1.749	1.912	2.141	1.595	1.869	1.775	1.719	2.277	2.472
This study	CAV 308	?	T	?	1.897	1.906	1.974	1.960	1.888	2.231	1.787	1.912	2.176	1.863	2.157	2.177	1.837	1.816	1.976	1.713	1.473	2.118	1.728	1.742	1.473	1.613	2.283	2.492
This study	CAV 356	?	T	?	1.849	1.852	1.897	1.900	1.860	2.203	1.642	1.955	2.095	1.941	2.138	2.147	1.867	1.850	1.949	1.754	2.044	2.135	1.670	1.936	1.806	1.615	2.243	2.465
This study	CAV 586	?	T	?	1.884	1.890	1.947	1.939	1.879	2.153	1.768	1.967	2.081	1.927	2.178	2.176	1.865	1.867	2.013	1.834	2.001	2.125	1.630	1.961	1.803	1.638	2.191	2.458
This study	CAV 647	?	T	?	1.898	1.870	1.912	1.894	1.835	2.192	1.800	1.961	2.173	1.911	2.175	2.189	1.921	1.881	1.978	1.811	1.766	2.131	1.780	1.835	1.716	1.654	2.272	2.472
This study	CAV 305	?	T	?	1.869	1.851	1.848	1.832	1.843	1.702	2.049	1.980	2.094	1.915	2.132	2.154	1.850	1.861	1.945	1.859	2.065	2.140	1.481	1.812	1.948	1.700	2.164	2.391
This study	CAV 1219	?	T	?	1.837	1.847	1.839	1.854	1.777	2.288	1.797	1.978	2.031	1.847	2.052	2.071	1.600	1.723	1.958	1.928	2.097	2.076	1.511	1.903	1.898	1.649	2.033	2.492
This study	CAV 1226	?	T	?	1.902	1.892	1.934	1.919	1.852	2.161	1.760	1.958	2.052	1.999	2.155	2.167	1.781	1.837	1.987	1.911	2.046	2.116	1.732	1.981	1.889	1.574	2.218	2.470

Supplementary material 2 for:

Ground sloth vertebrae identification through multivariate analysis

P. Sebastián Tambusso, Richard A. Fariña

Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225,
11400 Montevideo, Uruguay

Corresponding author: P. Sebastián Tambusso, E-mail: stambusso@fcien.edu.uy

Content:

Tukey-Kramer HSD test of genus analyzed for the different sets: all-vertebrae, cervical-only, thoracic-only, and thoracic + lumbar for selected measures (1, 3, 5 and 24). Colored p-Values shows significant differences

All-vertebrae Oneway Analysis of 1 by Genus

Level	- Level	Difference	Std Err Dif	Lower CL	Upper CL	p-Value
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.3004364	0.022264	0.234252	0.3666209	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.2473124	0.0238139	0.176521	0.3181041	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.2149712	0.0246328	0.141745	0.2881974	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.2140282	0.0189424	0.157718	0.2703384	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.2043399	0.0197121	0.145741	0.2629384	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.1795869	0.0196893	0.121056	0.2381174	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Paramylodon</i>	0.1264629	0.0214262	0.062769	0.1901567	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Lestodon</i>	0.1208495	0.0176651	0.068336	0.1733627	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0960965	0.0215449	0.03205	0.1601432	0.0002
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0941217	0.0223328	0.027733	0.1605107	0.0007
<i>Lestodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0931787	0.0158365	0.046101	0.140256	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0864082	0.0208429	0.024448	0.1483681	0.0009
<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0854651	0.0261225	0.00781	0.1631199	0.0206
<i>Lestodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0834904	0.0167496	0.033699	0.1332821	<.0001
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.053124	0.0253518	-0.02224	0.1284875	0.3586
<i>Glossotherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0429725	0.0231429	-0.025825	0.1117697	0.5111
<i>Megalonyx</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0332842	0.0224909	-0.033575	0.100143	0.7566
<i>Scelidothorium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0323411	0.0274554	-0.049276	0.1139581	0.9019
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0106314	0.0239847	-0.060668	0.0819311	0.9994
<i>Glossotherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0096883	0.0180916	-0.044093	0.0634696	0.9983
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0009431	0.0233562	-0.068488	0.0703743	1.0000

All-vertebrae Oneway Analysis of 3 by Genus

Level	- Level	Difference	Std Err Dif	Lower CL	Upper CL	p-Value
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.2543469	0.0203659	0.193805	0.314889	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.2208754	0.0180316	0.167273	0.2744782	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.1908979	0.0217836	0.126141	0.2556544	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.1866363	0.0225327	0.119653	0.2536196	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.167655	0.0173275	0.116146	0.2191645	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Lestodon</i>	0.1445387	0.0161591	0.096502	0.1925749	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.1098083	0.0180107	0.056268	0.1633489	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0866919	0.019066	0.030014	0.1433695	0.0002
<i>Lestodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0763368	0.0153216	0.03079	0.1218836	<.0001
<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0677107	0.0238955	-0.003324	0.138745	0.0729
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.063449	0.0231904	-0.00549	0.1323875	0.0938

<i>Megalonyx</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0532204	0.0165493	0.004024	0.1024166	0.0245
<i>Lestodon</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0463593	0.0195995	-0.011904	0.104623	0.2179
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0420976	0.0204289	-0.018631	0.1028267	0.3795
<i>Scelidothorium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0342392	0.02194	-0.030982	0.0994603	0.7075
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0334715	0.0197081	-0.025115	0.092058	0.6178
<i>Paramylodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0299775	0.0211699	-0.032954	0.0929095	0.7928
<i>Megalonyx</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0232429	0.0205734	-0.037916	0.0844018	0.9184
<i>Lestodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0231164	0.0144864	-0.019947	0.0661801	0.6852
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0189813	0.021365	-0.044531	0.0824932	0.9740
<i>Scelidothorium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0042617	0.0251147	-0.070397	0.0789205	1.0000

All-vertebrae Oneway Analysis of 5 by Genus

Level	- Level	Difference	Std Err Dif	Lower CL	Upper CL	p-Value
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.2832309	0.018797	0.22583	0.3406323	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.2788863	0.0190213	0.2208	0.3369727	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.2289587	0.0157354	0.180906	0.277011	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.2164979	0.0201054	0.155101	0.2778951	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.2032238	0.0159926	0.154386	0.2520612	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.1746418	0.0207968	0.111133	0.2381503	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.1713237	0.0166232	0.120561	0.2220869	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.166979	0.0168764	0.115443	0.2185156	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.1170515	0.0130617	0.077164	0.1569388	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Lestodon</i>	0.1119072	0.0149142	0.066363	0.1574515	<.0001
<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.1085891	0.0220546	0.04124	0.1759385	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Paramylodon</i>	0.1045907	0.0180896	0.04935	0.1598319	<.0001
<i>Scelidothorium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.1042444	0.0222461	0.03631	0.1721787	0.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0913165	0.0133703	0.050487	0.1321463	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0800072	0.0175971	0.02627	0.1337446	0.0002
<i>Megalonyx</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.0756625	0.0178366	0.021194	0.1301311	0.0008
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.066733	0.0214039	0.001371	0.1320953	0.0416
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0627346	0.018855	0.005156	0.1203133	0.0219
<i>Paramylodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.0623883	0.0216011	-0.003576	0.128353	0.0788
<i>Scelidothorium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0543169	0.0195111	-0.005265	0.1138991	0.1032
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0542722	0.0173638	0.001247	0.1072971	0.0406
<i>Glossotherium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.0499276	0.0176064	-0.003838	0.1036933	0.0904
<i>Scelidothorium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0418561	0.0231799	-0.02893	0.112642	0.6167
<i>Scelidothorium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0285819	0.019719	-0.031635	0.0887992	0.8332
<i>Megalonyx</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0257349	0.0142807	-0.017875	0.0693447	0.6192
<i>Megalonyx</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0132742	0.0189885	-0.044712	0.0712604	0.9970
<i>Paramylodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0124608	0.0187724	-0.044866	0.0697873	0.9978

<i>Nothrotheriops</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0043447	0.0203889	-0.057918	0.0666074	1.0000
-----------------------	-------------------	-----------	-----------	-----------	-----------	--------

All-vertebrae Oneway Analysis of 24 by Genus

Level	- Level	Difference	Std Err Dif	Lower CL	Upper CL	p-Value
<i>Megatherium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.4354449	0.0238455	0.362624	0.5082653	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.3499504	0.0235643	0.277989	0.421912	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.3453539	0.0211567	0.280745	0.409963	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.2631274	0.0252046	0.186156	0.3400983	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.2598594	0.0208392	0.19622	0.323499	<.0001
<i>Scelidothorium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.2482736	0.0278882	0.163107	0.3334398	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.2449163	0.0196526	0.1849	0.3049323	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.2252954	0.0202285	0.163521	0.2870702	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.2101495	0.0225218	0.141372	0.2789274	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.1905285	0.0220059	0.123326	0.2577312	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.1871712	0.0260714	0.107553	0.2667891	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Paramylodon</i>	0.1730364	0.0226775	0.103783	0.2422899	<.0001
<i>Paramylodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.1723175	0.0270797	0.08962	0.2550146	<.0001
<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.1627791	0.0276481	0.078346	0.2472122	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.1548254	0.0162856	0.105092	0.204559	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.1352045	0.0169761	0.083362	0.1870469	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidodon</i>	0.124655	0.0222238	0.056787	0.1925229	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.105034	0.0217009	0.038763	0.1713051	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0970803	0.0236371	0.024896	0.1692643	0.0013
<i>Megatherium</i>	<i>Lestodon</i>	0.0900909	0.0186968	0.032994	0.1471878	<.0001
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.086823	0.0268324	0.004881	0.1687648	0.0292
<i>Scelidodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.0854945	0.02556	0.007438	0.1635506	0.0207
<i>Scelidothorium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0759561	0.0290589	-0.012785	0.1646973	0.1553
<i>Scelidothorium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0577451	0.0244002	-0.016769	0.1322593	0.2621
<i>Scelidothorium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0381242	0.0248664	-0.037814	0.1140622	0.7889
<i>Megalonyx</i>	<i>Paramylodon</i>	0.037832	0.0239561	-0.035326	0.1109901	0.7624
<i>Megalonyx</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0196209	0.0180235	-0.03542	0.0746618	0.9588
<i>Glossotherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.018211	0.0234718	-0.053468	0.0898902	0.9942

Cervical-only Oneway Analysis of 1 by Genus

Level	- Level	Difference	Std Err Dif	Lower CL	Upper CL	p-Value
<i>Megatherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.32842	0.0101407	0.297192	0.3596484	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.31217	0.0107558	0.279047	0.3452927	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.30737	0.0205958	0.243945	0.3707951	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.2453	0.0092571	0.216793	0.2738075	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.23991	0.0107558	0.206787	0.2730327	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.22905	0.0099272	0.198479	0.2596208	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.22425	0.0201754	0.162119	0.2863806	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.1719056	0.0103498	0.140033	0.2037779	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Paramylodon</i>	0.15679	0.0099272	0.126219	0.1873608	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.1565144	0.0090227	0.128729	0.1843001	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.1556556	0.0109532	0.121925	0.189386	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.1508556	0.0206995	0.087111	0.2146002	<.0001
<i>Paramylodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.08851	0.011891	0.051892	0.1251285	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0833956	0.0109532	0.049665	0.117126	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Lestodon</i>	0.08312	0.0077451	0.059269	0.1069711	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0733944	0.0080169	0.048706	0.0980826	<.0001
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.07226	0.0124197	0.034013	0.1105068	<.0001
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.06746	0.0215116	0.001215	0.1337054	0.0434
<i>Scelidothorium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.02105	0.0212107	-0.044269	0.0863688	0.9532
<i>Scelidodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.01625	0.011891	-0.020368	0.0528685	0.8163
<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0048	0.0215116	-0.061445	0.0710454	1.0000

Cervical-only Oneway Analysis of 3 by Genus

Level	- Level	Difference	Std Err Dif	Lower CL	Upper CL	p-Value
<i>Megatherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.2688467	0.0145656	0.223992	0.3137017	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.268	0.0154491	0.220424	0.3155759	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.25168	0.0295829	0.160579	0.342781	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.1666611	0.0132965	0.125714	0.2076079	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.1658144	0.0142589	0.121904	0.209725	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.1494944	0.0289791	0.060253	0.238736	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.1464911	0.0129598	0.106581	0.1864011	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.14238	0.0154491	0.094804	0.1899559	<.0001
<i>Paramylodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.1264667	0.0170797	0.07387	0.1790638	<.0001
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.12562	0.0178391	0.070684	0.1805559	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.1223556	0.0148659	0.076576	0.1681355	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.1215089	0.0157326	0.07306	0.1699578	<.0001

<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.1093	0.0308983	0.014148	0.2044518	0.0150
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.1051889	0.0297319	0.013629	0.1967488	0.0150
<i>Megatherium</i>	<i>Lestodon</i>	0.1021856	0.0111247	0.067927	0.1364441	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0443056	0.0115151	0.008845	0.0797666	0.0062
<i>Lestodon</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0401944	0.0142589	-0.003716	0.084105	0.0928
<i>Scelidothorium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0171667	0.0304661	-0.076654	0.1109876	0.9975
<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.01632	0.0308983	-0.078832	0.1114718	0.9983
<i>Paramylodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0041111	0.0157326	-0.044338	0.0525601	1.0000
<i>Scelidodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0008467	0.0170797	-0.05175	0.0534438	1.0000

Cervical-only Oneway Analysis of 5 by Genus

Level	- Level	Difference	Std Err Dif	Lower CL	Upper CL	p-Value
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.31544	0.0177737	0.259483	0.3713969	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.30576	0.0340341	0.198611	0.4129093	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.2376029	0.0134357	0.195303	0.2799023	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.23118	0.0177737	0.175223	0.2871369	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.2151767	0.0167572	0.16242	0.2679333	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.1990189	0.0164044	0.147373	0.2506648	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.1893389	0.0333395	0.084377	0.2943013	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.16102	0.0177737	0.105063	0.2169769	<.0001
<i>Nothrotheriops</i>	<i>Scelidodon</i>	0.15442	0.0205233	0.089807	0.2190335	<.0001
<i>Nothrotheriops</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.14474	0.0355475	0.032826	0.2566538	0.0035
<i>Lestodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.1211817	0.0115636	0.084776	0.1575873	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Lestodon</i>	0.1164211	0.0127986	0.076128	0.1567147	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Paramylodon</i>	0.1147589	0.0164044	0.063113	0.1664048	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidodon</i>	0.1002633	0.0196496	0.038401	0.162126	0.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0987556	0.0152972	0.050596	0.1469156	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0905833	0.0350503	-0.019765	0.2009318	0.1835
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.08426	0.0205233	0.019647	0.1488735	0.0031
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0778371	0.0169062	0.024612	0.1310628	0.0006
<i>Nothrotheriops</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0765829	0.0169062	0.023357	0.1298085	0.0008
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.07458	0.0355475	-0.037334	0.1864938	0.4288
<i>Nothrotheriops</i>	<i>Paramylodon</i>	0.07016	0.0205233	0.005547	0.1347735	0.0243
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0681571	0.0335892	-0.037591	0.1739058	0.4723
<i>Nothrotheriops</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0541567	0.0196496	-0.007706	0.1160194	0.1276
<i>Lestodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.0445989	0.0164044	-0.007047	0.0962448	0.1384
<i>Megalonyx</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0224262	0.0158341	-0.027424	0.0722766	0.8459
<i>Megalonyx</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0160033	0.0196496	-0.045859	0.077866	0.9916

<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.00968	0.0355475	-0.102234	0.1215938	1.0000
<i>Paramylodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0064229	0.0169062	-0.046803	0.0596485	0.9999

Cervical-only Oneway Analysis of 24 by Genus

Level	- Level	Difference	Std Err Dif	Lower CL	Upper CL	p-Value
<i>Megatherium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.46701	0.0394739	0.342735	0.5912852	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.40861	0.0755867	0.170641	0.6465788	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.40163	0.0394739	0.277355	0.5259052	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.3551389	0.0364327	0.240438	0.4698397	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.2967389	0.0740439	0.063627	0.5298507	0.0043
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.2897589	0.0364327	0.175058	0.4044597	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.2514786	0.0375471	0.133269	0.3696878	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.24641	0.0372163	0.129242	0.3635778	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.23685	0.0394739	0.112575	0.3611252	<.0001
<i>Paramylodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.23016	0.0455805	0.086659	0.3736606	0.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.2206	0.04364	0.083209	0.3579914	0.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.2155314	0.0298394	0.121588	0.3094746	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.1930786	0.0745986	-0.041779	0.4279366	0.1820
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.1860986	0.0375471	0.067889	0.3043078	0.0002
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.17176	0.0789477	-0.07679	0.4203103	0.3818
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.16478	0.0455805	0.021279	0.3082806	0.0139
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.1622	0.0778435	-0.082874	0.4072739	0.4378
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidodon</i>	0.15522	0.04364	0.017829	0.2926114	0.0165
<i>Lestodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.1345389	0.0339737	0.02758	0.2414979	0.0049
<i>Lestodon</i>	<i>Paramylodon</i>	0.1249789	0.0364327	0.010278	0.2396797	0.0235
<i>Megatherium</i>	<i>Lestodon</i>	0.1118711	0.0284244	0.022383	0.2013595	0.0053
<i>Lestodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.1036603	0.0256817	0.022807	0.1845137	0.0039
<i>Scelidodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.06538	0.0455805	-0.078121	0.2088806	0.8373
<i>Scelidothorium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.0584	0.0789477	-0.19015	0.3069503	0.9953
<i>Glossotherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0308786	0.0351661	-0.079835	0.1415917	0.9869
<i>Glossotherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0213186	0.0375471	-0.096891	0.1395278	0.9991
<i>Paramylodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.00956	0.04364	-0.127831	0.1469514	1.0000
<i>Scelidodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.00698	0.0789477	-0.24157	0.2555303	1.0000

Thoracic-only Oneway Analysis of 1 by Genus

Level	- Level	Difference	Std Err Dif	Lower CL	Upper CL	p-Value
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.289552	0.0218596	0.224342	0.3547624	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.2318067	0.0233271	0.162218	0.301395	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.2208686	0.0228967	0.152564	0.2891731	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.2054575	0.0190209	0.148715	0.2621997	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.1969998	0.0195067	0.138808	0.2551913	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.1785727	0.0177665	0.125573	0.2315728	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Paramylodon</i>	0.1208274	0.0195438	0.062525	0.1791296	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Lestodon</i>	0.1109793	0.0181467	0.056845	0.1651135	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.1098893	0.0190281	0.053126	0.1666529	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0944782	0.014128	0.052332	0.1366243	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0925522	0.0191536	0.035414	0.1496901	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0860205	0.0147756	0.041943	0.1300984	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0840944	0.0186586	0.028433	0.1397557	0.0002
<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0686833	0.0225966	0.001274	0.1360925	0.0427
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0577452	0.0230326	-0.010965	0.126455	0.1632
<i>Glossotherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0348069	0.0208128	-0.027281	0.0968946	0.6353
<i>Megalonyx</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0263492	0.0203582	-0.034382	0.0870807	0.8538
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0238688	0.0203292	-0.036776	0.084514	0.9030
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0154111	0.0198636	-0.043845	0.0746671	0.9870
<i>Scelidothorium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0109381	0.0240192	-0.060715	0.0825909	0.9993
<i>Glossotherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0084577	0.015837	-0.038787	0.055702	0.9983

Thoracic-only Oneway Analysis of 3 by Genus

Level	- Level	Difference	Std Err Dif	Lower CL	Upper CL	p-Value
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.2399333	0.0212262	0.176612	0.3032544	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.2117548	0.0189415	0.155249	0.2682603	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.1876467	0.0222333	0.121321	0.2539721	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.1764786	0.0226513	0.108906	0.2440507	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.1514222	0.0184698	0.096324	0.2065204	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Lestodon</i>	0.131102	0.0176209	0.078536	0.1836678	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.1088313	0.0172517	0.057367	0.1602959	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0885111	0.018118	0.034463	0.1425597	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0806528	0.0143475	0.037852	0.1234536	<.0001
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0634548	0.0223653	-0.003264	0.1301738	0.0739
<i>Megalonyx</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0603326	0.0153782	0.014457	0.1062081	0.0024

<i>Lestodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0565447	0.0184768	0.001426	0.1116636	0.0403
<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0522867	0.0219419	-0.013169	0.1177428	0.2121
<i>Lestodon</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0453766	0.0189776	-0.011236	0.1019896	0.2087
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0362244	0.019288	-0.021315	0.0937636	0.4976
<i>Paramylodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0352763	0.0202098	-0.025013	0.095565	0.5865
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0281785	0.0185986	-0.027304	0.083661	0.7355
<i>Megalonyx</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0250563	0.0197683	-0.033916	0.0840282	0.8658
<i>Scelidothorium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0241082	0.0197402	-0.03478	0.0829963	0.8851
<i>Lestodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0203202	0.0137187	-0.020605	0.0612452	0.7556
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0111681	0.0233233	-0.058409	0.0807449	0.9991

Thoracic-only Oneway Analysis of 5 by Genus

Level	- Level	Difference	Std Err Dif	Lower CL	Upper CL	p-Value
<i>Megatherium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.3126555	0.0136892	0.270712	0.3545989	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.2699507	0.0132917	0.229225	0.3106759	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.2201517	0.0112884	0.185564	0.2547391	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.2081062	0.0115656	0.17267	0.2435429	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.2035302	0.0114676	0.168394	0.2386665	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.1987546	0.014184	0.155295	0.242214	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.1805784	0.0139223	0.137921	0.223236	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.1774469	0.0108029	0.144347	0.2105466	<.0001
<i>Scelidothorium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.1320771	0.0141248	0.088799	0.175355	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.1156024	0.0085905	0.089281	0.1419235	<.0001
<i>Paramylodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.1139009	0.0143828	0.069832	0.1579693	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.1110264	0.0084581	0.085111	0.1369417	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.1091253	0.0117125	0.073238	0.1450122	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Paramylodon</i>	0.1062509	0.0118836	0.06984	0.1426618	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.1045493	0.0118085	0.068368	0.1407304	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Lestodon</i>	0.0925038	0.011034	0.058696	0.1263117	<.0001
<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0893722	0.0137398	0.047274	0.1314707	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0880747	0.01157	0.052625	0.1235247	<.0001
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.071196	0.0140049	0.028285	0.1141067	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0664205	0.0112453	0.031965	0.1008758	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0618444	0.0113453	0.027083	0.0966061	<.0001
<i>Scelidodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.0427049	0.0135036	0.00133	0.0840795	0.0377
<i>Scelidothorium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0275278	0.012078	-0.009479	0.0645344	0.3104
<i>Scelidothorium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0229518	0.0119841	-0.013767	0.0596708	0.5422
<i>Scelidothorium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0181762	0.0146048	-0.026572	0.0629249	0.9174

<i>Paramylodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0093516	0.0123787	-0.028576	0.0472796	0.9950
<i>Paramylodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0047756	0.0122872	-0.032872	0.0424231	0.9999
<i>Glossotherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.004576	0.0091407	-0.023431	0.0325828	0.9996

Thoracic-only Oneway Analysis of 24 by Genus

Level	- Level	Difference	Std Err Dif	Lower CL	Upper CL	p-Value
<i>Megatherium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.4491735	0.0144366	0.404938	0.4934092	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.367818	0.0119047	0.33134	0.4042957	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.3510902	0.0140173	0.308139	0.3940412	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.2759235	0.0149583	0.230089	0.321758	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.2697347	0.0113926	0.234826	0.3046433	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.2538912	0.0123115	0.216167	0.2916155	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.2516979	0.0120456	0.214788	0.2886073	<.0001
<i>Scelidothorium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.2390767	0.0148959	0.193434	0.2847198	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.2100969	0.0146824	0.165108	0.2550857	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.1974756	0.012305	0.159771	0.2351798	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.1952824	0.0125654	0.15678	0.2337846	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Paramylodon</i>	0.194568	0.0125323	0.156167	0.2329689	<.0001
<i>Paramylodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.17325	0.015168	0.126773	0.2197269	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.1725356	0.0092131	0.144305	0.2007659	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.1703424	0.0088546	0.143211	0.1974741	<.0001
<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.1409933	0.0144899	0.096594	0.1853925	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.1287413	0.0122016	0.091354	0.1661288	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0993923	0.0118103	0.063204	0.1355807	<.0001
<i>Scelidodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.0980833	0.0142408	0.054447	0.1417192	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidodon</i>	0.097199	0.0120814	0.06018	0.1342181	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Lestodon</i>	0.0813555	0.0116364	0.0457	0.1170112	<.0001
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0751667	0.0147695	0.029911	0.1204225	<.0001
<i>Scelidothorium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0658267	0.0154021	0.018632	0.113021	0.0008
<i>Scelidothorium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0437943	0.0128471	0.004429	0.0831596	0.0177
<i>Scelidothorium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.041601	0.0125924	0.003016	0.0801861	0.0247
<i>Glossotherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0242256	0.0129132	-0.015342	0.0637934	0.5690
<i>Megalonyx</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0220324	0.0131616	-0.018297	0.0623613	0.7040
<i>Glossotherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0021933	0.0097248	-0.027605	0.0319915	1.0000

Thoracic+lumbar Oneway Analysis of 1 by Genus

Level	- Level	Difference	Std Err Dif	Lower CL	Upper CL	p-Value
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.3149133	0.0210358	0.252236	0.3775902	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.258485	0.0228683	0.190348	0.3266219	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.2469172	0.0220249	0.181293	0.3125413	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.2314228	0.0188907	0.175137	0.2877083	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.2262893	0.0177785	0.173318	0.2792609	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.1736377	0.0182811	0.119168	0.2281069	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Lestodon</i>	0.1412756	0.0171456	0.09019	0.1923616	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Paramylodon</i>	0.1172094	0.020363	0.056537	0.1778818	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.1056415	0.0194111	0.047805	0.1634778	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0901472	0.0157655	0.043173	0.1371213	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidodon</i>	0.088624	0.0188759	0.032382	0.1448657	0.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0850136	0.0144142	0.042066	0.1279613	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0834905	0.019927	0.024117	0.1428637	0.0008
<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0679962	0.02292	-0.000295	0.1362871	0.0518
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0564283	0.0237315	-0.014281	0.1271374	0.2137
<i>Megalonyx</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0321957	0.0208987	-0.030073	0.0944643	0.7199
<i>Glossotherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0270622	0.0218527	-0.038049	0.0921731	0.8782
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0206279	0.0199724	-0.038881	0.0801363	0.9458
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0154943	0.0209685	-0.046982	0.0779708	0.9900
<i>Scelidothorium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0115678	0.0246126	-0.061766	0.084902	0.9992
<i>Megalonyx</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0051336	0.0164516	-0.043885	0.0541518	0.9999

Thoracic+lumbar Oneway Analysis of 3 by Genus

Level	- Level	Difference	Std Err Dif	Lower CL	Upper CL	p-Value
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.2630542	0.0224768	0.196084	0.3300246	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.251659	0.0201847	0.191518	0.3118002	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.2131308	0.0244348	0.140326	0.2859354	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.2088336	0.0235337	0.138714	0.2789532	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.1731113	0.0189963	0.116511	0.2297117	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Lestodon</i>	0.1643272	0.0183201	0.109742	0.2189127	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0987269	0.0195334	0.040526	0.1569275	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0899429	0.020169	0.029849	0.1500372	0.0003
<i>Lestodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0873318	0.0168455	0.03714	0.1375237	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0785477	0.0175786	0.026172	0.1309238	0.0003

<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0542206	0.0244901	-0.018748	0.1271897	0.2929
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0499233	0.0253572	-0.02563	0.1254762	0.4379
<i>Lestodon</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0488036	0.021758	-0.016025	0.1136323	0.2777
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0445063	0.0207409	-0.017292	0.1063045	0.3303
<i>Scelidothorium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0428254	0.0224049	-0.023931	0.1095818	0.4753
<i>Megalonyx</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0400195	0.0223303	-0.026515	0.1065537	0.5550
<i>Paramylodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0385282	0.0233497	-0.031043	0.1080994	0.6500
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0357223	0.0213405	-0.027863	0.0993072	0.6342
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0113952	0.0212921	-0.052045	0.0748357	0.9983
<i>Lestodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0087841	0.0154016	-0.037106	0.0546737	0.9976
<i>Scelidothorium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0042973	0.0262986	-0.074061	0.0826551	1.0000

Thoracic+lumbar Oneway Analysis of 5 by Genus

Level	- Level	Difference	Std Err Dif	Lower CL	Upper CL	p-Value
<i>Megatherium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.3250923	0.013537	0.283663	0.366522	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.2916692	0.0133468	0.250822	0.3325167	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.2305476	0.0114939	0.195371	0.2657245	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.2286077	0.0112801	0.194085	0.2631302	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.2198492	0.0145095	0.175443	0.2642551	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.2077709	0.0118174	0.171604	0.2439377	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.202335	0.0139744	0.159567	0.2451033	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.1743477	0.011599	0.138849	0.2098461	<.0001
<i>Scelidothorium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.1227573	0.014717	0.077716	0.1677985	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Lestodon</i>	0.1173215	0.0108785	0.084028	0.150615	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.1132261	0.009408	0.084433	0.1420192	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.1112863	0.0091455	0.083297	0.1392759	<.0001
<i>Paramylodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.1052432	0.0152261	0.058644	0.1518422	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Paramylodon</i>	0.1025277	0.0129199	0.062986	0.1420689	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.0964846	0.012188	0.059183	0.1337858	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.0945447	0.0123862	0.056637	0.1324525	<.0001
<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0893341	0.0145423	0.044828	0.1338404	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.0850136	0.012316	0.047321	0.1227064	<.0001
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.07182	0.0150572	0.025738	0.1179022	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0630614	0.0119764	0.026408	0.099715	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0611216	0.012178	0.023851	0.0983922	<.0001
<i>Scelidodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.0334232	0.0141225	-0.009798	0.0766447	0.2632
<i>Scelidothorium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0282125	0.0128628	-0.011154	0.0675789	0.3598
<i>Scelidothorium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0262727	0.0126721	-0.01251	0.0650553	0.4356

<i>Scelidothorium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0175141	0.0156162	-0.030279	0.0653072	0.9515
<i>Paramylodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0106984	0.0134422	-0.030441	0.051838	0.9932
<i>Paramylodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0087586	0.0132598	-0.031823	0.04934	0.9979
<i>Megalonyx</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0019398	0.0098696	-0.028266	0.0321455	1.0000

Thoracic+lumbar Oneway Analysis of 24 by Genus

Level	- Level	Difference	Std Err Dif	Lower CL	Upper CL	p-Value
<i>Megatherium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.4460002	0.0132528	0.405438	0.4865621	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.3575092	0.0130666	0.317517	0.397501	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.3547845	0.0115693	0.319375	0.3901938	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.2821258	0.0142049	0.23865	0.3256016	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.2662935	0.0113555	0.231539	0.3010483	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.2625535	0.0111967	0.228285	0.2968223	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.2548942	0.0111432	0.220789	0.2889994	<.0001
<i>Scelidothorium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.2278858	0.0144081	0.183788	0.2719835	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.2181145	0.013681	0.176242	0.2599869	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.1911061	0.0120248	0.154303	0.2279092	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Paramylodon</i>	0.1909101	0.0126487	0.152197	0.2296231	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.1834467	0.0120743	0.146492	0.2204015	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Glossotherium</i>	0.1713378	0.0091421	0.143357	0.1993182	<.0001
<i>Paramylodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.1638744	0.0149064	0.118251	0.2094973	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Megalonyx</i>	0.1636785	0.0090765	0.135899	0.1914582	<.0001
<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.1393947	0.014237	0.095821	0.1829687	<.0001
<i>Lestodon</i>	<i>Scelidothorium</i>	0.1268988	0.0120575	0.089996	0.163802	<.0001
<i>Megalonyx</i>	<i>Scelidodon</i>	0.102615	0.0118192	0.066441	0.138789	<.0001
<i>Glossotherium</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0949556	0.0118696	0.058627	0.1312839	<.0001
<i>Megatherium</i>	<i>Lestodon</i>	0.0912157	0.0106502	0.05862	0.1238118	<.0001
<i>Scelidodon</i>	<i>Nothrotheriops</i>	0.0884911	0.013826	0.046175	0.1308072	<.0001
<i>Paramylodon</i>	<i>Scelidodon</i>	0.0753833	0.0147411	0.030266	0.1205003	<.0001
<i>Scelidothorium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0640114	0.0152884	0.017219	0.1108033	0.0011
<i>Scelidothorium</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0444391	0.0125428	0.00605	0.0828278	0.0112
<i>Scelidothorium</i>	<i>Megalonyx</i>	0.0367797	0.0124951	-0.001463	0.0750225	0.0691
<i>Megalonyx</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0272317	0.0130666	-0.01276	0.0672235	0.4285
<i>Glossotherium</i>	<i>Paramylodon</i>	0.0195723	0.0131122	-0.020559	0.0597038	0.8107
<i>Megalonyx</i>	<i>Glossotherium</i>	0.0076594	0.009712	-0.022065	0.0373841	0.9936

Capítulo III

**P. Sebastián Tambusso, Luciano Varela & H. Gregory McDonald (2020).
FUSION OF ANTERIOR THORACIC VERTEBRAE IN PLEISTOCENE
GROUND SLOTHS. *Historical Biology*, 32(2): 244-251**

Como consecuencia de la observación anatómica de las vértebras analizadas en la sección previa, se pudo constatar que varias vértebras consecutivas presentaban la fusión de los procesos espinosos. Esta condición fue reportada por Püschel et al. (2017) en un espécimen adulto de *Glossotherium* de Chile en el que se observa la fusión de estos procesos entre las vértebras T1 y T2. La fusión se localiza en el extremo distal de los procesos y estos autores proponen como posibles causas una lesión sufrida en la vida o una deformación congénita, sin mayor discusión.

Por esta razón, en este trabajo se procedió a documentar la presencia de la fusión de procesos espinosos en diferentes géneros de perezosos fósiles con el fin de evaluar la extensión y las causas probables de esta condición.

Se buscaron fusiones claramente observables en cualquier parte de los procesos espinosos entre dos o más vértebras consecutivas, así como también cualquier evidencia de fusión incipiente en elementos aislados, observando en qué vértebra (región: cervical, torácica, lumbar y número de vértebra cuando era posible) se localiza la patología. Se comparó la prevalencia de procesos espinosos fusionados entre la región de la columna vertebral en la que se encuentra, y entre los géneros de perezosos que presentan la condición. Además, se examinó cada vértebra en busca de otros signos

patológicos que pudieran indicar la presencia de enfermedades congénitas o degenerativas. Todos los especímenes analizados corresponden a individuos adultos.

La muestra inspeccionada incluyó 29 casos donde ocurrieron T1 y/o T2 (8 *Glossotherium*, 6 *Lestodon*, 2 *Paramylodon*, 1 *Catonyx*, 2 *Scelidotherium*, 5 *Megalonyx*, 4 *Megatherium* y 1 *Nothrotherium*). Entre estos, la incidencia de fusión T1/T2 se limita a *Glossotherium* y *Megalonyx*. De las 8 muestras de *Glossotherium* que incluían T1 y/o T2, la fusión fue evidente en 7 (87.5%), y de las 5 muestras de *Megalonyx* la fusión estuvo presente en 2 (40%).

La fusión vertebral de los procesos espinosos es rara, sólo se observó en el 3.2% de todos los elementos analizados. Se encontraron 7 pares de procesos espinosos fusionados y 2 pares de procesos espinosos parcialmente fusionados (es decir, se pudo observar claramente una superficie de contacto entre los extremos de los procesos espinosos). Todas las fusiones observadas se encuentran en las vértebras torácicas y, notablemente, ocurren consistentemente entre T1/T2. En todos los casos, la fusión involucra sólo el proceso espinoso y no incluye los cuerpos vertebrales. En el único caso en que se observó fusión del cuerpo vertebral (en vértebras cervicales en un solo individuo), el proceso espinoso no se encontraba fusionado.

La alta incidencia de fusión de las vértebras T1/T2 casi exclusivamente en un solo género excluiría la posibilidad de que hubiera sido causada por alguna lesión. Se discute la posibilidad de que las fusiones observadas puedan estar relacionadas con una condición patológica, o una respuesta mecánica debido a movimientos repetitivos o hábitos particulares.

ARTICLE



Fusion of anterior thoracic vertebrae in Pleistocene ground sloths

P. Sebastián Tambusso^a, Luciano Varela^a and H. Gregory McDonald^b

^aDepartamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay; ^bBureau of Land Management, Utah State Office, Salt Lake City, UT, USA

ABSTRACT

A previous study reported the fusion of spinous processes of thoracic vertebrae one and two in the ground sloth *Glossotherium*, proposing an injury or a congenital deformation as possible causes. In this paper we examined members of four families of Pleistocene sloths (Mylodontidae, Megatheriidae, Nothrotheriidae and Megalonychidae) to document the presence of this condition in different genera. We found that of nine genera analyzed, *Glossotherium* and *Megalonyx* were the only that present fusion of the spinous processes, which consistently occur between T1 and T2. When only identified T1 and T2 were considered, the incidence of the fusion was 87.5% in the case of *Glossotherium* and 40% in the case of *Megalonyx*. The high incidence of fusion in almost only one genus almost certainly would preclude the possibility of having been caused by an injury. We discuss the possibility that the observed fusions could be related to a pathological condition, or a mechanical response due to repetitive movements or particular habits.

ARTICLE HISTORY

Received 28 March 2018
Accepted 7 June 2018

KEYWORDS

Ground sloths; Pleistocene; paleopathologies; vertebrae

Introduction

In the superorder Xenarthra, the vertebrae present the most important singular characteristic that defines the group: the presence of accessory intervertebral articulations at the posterior thoracic and lumbar vertebrae, termed xenarthrales (Flower 1885; Gaudin 1999) and give rise to the name. However, this is not the only peculiarity that can be found in xenarthran vertebrae. For example, extant sloths (*Bradypus* and *Choloepus*) have an exception to the standard number of seven cervical vertebrae (Bateson 1894; Buchholtz and Stepien 2009; Varela-Lasheras et al. 2011), which along with the manatees, are the only cases among mammals (Varela-Lasheras et al. 2011). Another anatomical peculiarity is the fusion of vertebrae at different regions of the spine. Asher et al. (2011) noted that xenarthrans also have a higher variability in the number of thoracic and lumbar vertebrae, usually with the addition of a segment.

The non-pathological fusion of elements of the vertebral column is a well-known process in vertebrates, which can involve the fusion of cervical, thoracic, lumbar, sacral, or caudal vertebrae. This fusion reduces the mobility in those areas and has functional, behavioral and ecological implications (VanBuren and Evans 2017). Fusion of the anterior cervicals to form a syncervical has evolved independently in multiple tetrapod lineages and has occurred independently in different orders of mammals including the cetacea (Buchholtz 2001) and in some rodents (Ray 1958). A syncervical is present in all Cingulata (armadillos, glyptodonts and pampatheres), although its morphology is variable within the clade (VanBuren and Evans 2017). In glyptodonts and pampatheres, there is a fusion of the posterior cervical and first two thoracic vertebrae into a single element,

the 'trivertebral' bone. In the glyptodonts there is also a complete fusion of thoracic and lumbar vertebrae to form a dorsal tube (Lydekker 1894; Gillette and Ray 1981). Fusion of lumbar and caudal vertebrae to the sacrum to form a synsacrum is present in all xenarthrans, and a defining osteological character of the clade (McDonald 2003), although the number of sacral and caudal vertebrae included in the structure is variable (Hoffstetter 1958).

Pathological fusion of vertebrae generally involves the body of the vertebrae, and is commonly interpreted as the result of degenerative and progressive diseases like ankylosing spondylitis, spondylosis deformans or diffuse idiopathic skeletal hyperostosis (Resnick 1985; Rothschild 2005; Kranenburg et al. 2013) or a failure to establish common segmentation during ontogeny (Van Der Geer and Galis 2017). In some cases the disease may reflect trauma indicative of the species behavior such as in predators like saber-toothed cat *Smilodon* (Bjorkengren et al. 1987).

Fusion of the spinous processes may occur in humans, and is particularly common in congenital disorders like Apert or Klippel-Feil syndromes, and is usually accompanied by the fusion of the vertebral bodies (Thompson et al. 1996; Lignereux and Bouet 2015), or other skeletal abnormalities (Varela-Lasheras et al. 2011). Also, fusion of the spinous processes is observed in lumbar vertebrae of humans (Sartoris et al. 1985; Kacki et al. 2011; Saritha et al. 2012; Simpson and Krabak 2014; Yang et al. 2014) and other mammals (Jeffcott 1980; Turner 2011; Thomas and Fingerhuth 2015) due to progressive ossification of the interspinous and supraspinous ligaments, described as Baastrup's sign or 'kissing spines'. This pathology is often associated with other degenerative changes of the spine related to advanced age (Kwong et al. 2011).

CONTACT P. Sebastián Tambusso ✉ stambusso@fcien.edu.uy Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay

 Supplemental data for this article can be accessed [here](#).

© 2018 Informa UK Limited, trading as Taylor & Francis Group

In the fossil record, fused vertebrae is a common disease, and has been largely reported in dinosaurs (Rothschild 1987; Rothschild and Berman 1991; Farke and O'Connor 2007; Rega 2012; Xing et al. 2015; Ramírez-Velasco et al. 2017), and mammals (Bjorkengren et al. 1987; Rothschild 1987; Van Der Geer and Galis 2017; Barbosa et al. 2017a). Finds of fusion of spinous processes with no other associated pathology in the fossil record are scarce. Witzmann et al. (2014) reported a fossil temnospondyl amphibian, from the Early Permian of Germany, with fusion of the 11th and 12th presacral vertebrae spinous processes, and attributed it to a failure of segmentation during ontogenesis. Konishi et al. (2011) reported a fusion of the spinous processes from the fourth to seventh dorsal vertebrae in a mosasaur from the Late Cretaceous of Canada, and Sullivan et al. (2011) reported the fusion of sacral neural spines 4–6, with a flat plate-like bone fused at the top, in a chasmosaurine dinosaur. Fusion of the sacral spines to form a flat plate-like structure occurs in all ground sloths.

The most common paleopathologies of vertebrae reported in fossil sloths have been joint and vertebral surface alterations (Ferigolo 1985; Araújo-Júnior et al. 2013; Barbosa et al. 2014, 2017a, 2017b). These pathologies have been mainly attributed to degenerative diseases like osteoarthritis, often associated with advanced age. Fusion of spinous processes in thoracic vertebrae has been reported in extant sloths (Varela-Lasheras et al. 2011), and until recently there was virtually no record of this condition in fossil sloths. Püschel et al. (2017) report a spinous process fusion of T1 and T2 in a specimen of *Glossotherium* from central Chile. The fusion is located at the distal end of the processes, and they propose an injury suffered in life or a congenital deformation as possible causes, without further discussion (Püschel et al. 2017; p. 242; Figure 1 (b)).

In this paper we document the presence of the fusion of spinous processes in different genera of fossil sloths in order to assess the probable causes of this condition.

Methods

We examined 126 specimens of Pleistocene sloths representing members of four families including *Glossotherium*, *Lestodon*,

Paramylodon, *Scelidotherium*, *Catonyx* (Mylodontidae), *Megatherium*, *Eremotherium* (Megatheriidae), *Nothrotherium* (Nothrotheriidae), and *Megalonyx* (Megalonychidae). Within this sample, a total of 556 presacral vertebrae (excluding the atlas) were analyzed (Table S1). The sample included both isolated elements and associated to partial and complete skeletons (some mounted), housed in the following collections: Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay (MNHN); Museo Paleontológico 'Armando Calcaterra', Colonia, Uruguay (MPAC); Colección Arroyo del Vizcaíno, Sauce, Uruguay (CAV); Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Buenos Aires, Argentina (MACN); Museo de La Plata, La Plata, Argentina (MLP); National Museum of Natural History, Washington DC, USA (NMNH), and the Denver Museum of Nature and Science, Denver, USA (DMNS). We have also included records based on a bibliographic review to complement the information (Table S1).

We searched for clearly observed fusion on any part of the spinous processes between two or more adjacent vertebrae, and also for any evidence of incipient fusion in isolated elements, noting in which vertebra (region: cervical, thoracic, lumbar, and number when possible) the pathology is located.

We compared the prevalence of fused spinous processes according to the region of the spine in which it is found, and among the genera of sloths that present the condition. Also, each vertebra was examined for other pathological signs that might indicate the presence of either congenital or degenerative diseases.

Results and discussion

Vertebral fusion of spinous processes is rare, only occurring in 3.2% of all analyzed elements. We found 7 pairs of fused spinous processes (Figure 1–4) and 2 pairs of partially fused spinous processes (i.e. a contact surface between the tips of the spinous processes could clearly be observed, Figures 5 and 6). All of the observed fusions are in thoracic vertebrae, and remarkably, consistently occur in T1/T2. In all cases the fusion involves only the spinous process, and did not include

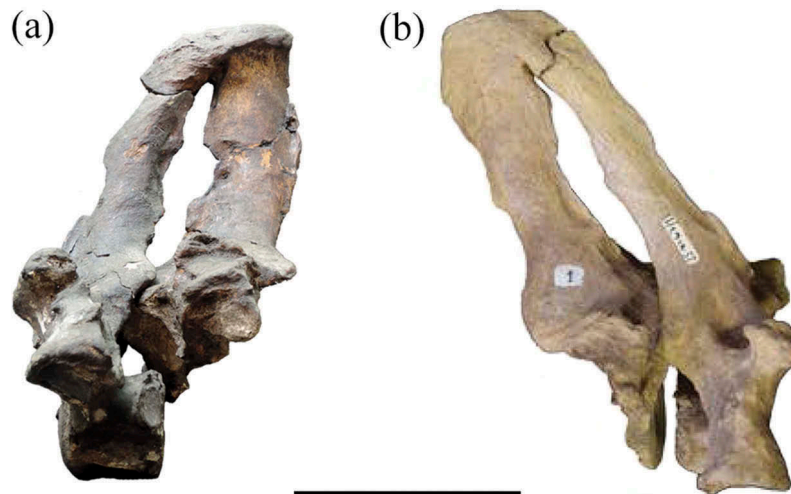


Figure 1. Dorsal vertebra one and two (T1 and T2) fused at the distal end of the spinous processes. (a) *Glossotherium* MNHN N/N left lateral view; (b) *Glossotherium* SGO.PV2 right lateral view, figured in Püschel et al. (2017), reproduced with permission. Scale bar: 10 mm.



Figure 2. Mounted skeleton of *Glossotherium* MLP 3-140, with T1 and T2 fused at the top and the bottom of the spinous processes.



Figure 3. Fusion of dorsal portion of spinous processes of T1 and T2 of *Megalonyx* NMNH 24,590 in right lateral view. Scale bar: 10 mm.

the vertebral bodies. In the only case where fusion of the vertebral body was observed (cervical vertebrae in a single individual), the spinous process was not fused.

The sample inspected included 29 cases where T1 and/or T2 occurred (8 *Glossotherium*, 6 *Lestodon*, 2 *Paramylodon*, 1 *Catonyx*, 2 *Scelidotherium*, 5 *Megalonyx*, 4 *Megatherium*, and 1 *Nothrotherium*). Among these, incidences of T1/T2 fusion are confined to *Glossotherium* and *Megalonyx*. Of the 8 samples of *Glossotherium* that included T1 and/or T2, fusion was evident in 7 (87.5%), and of the 5 samples of *Megalonyx* the fusion was present in 2 (40%).

The significantly high incidence of fusion in almost only one genus (the incidence in *Megalonyx* is smaller) almost certainly would preclude the possibility of having been caused by an injury, since in that case a more homogenous distribution could be observed between the different genera. Moreover, the bone surface around the fusion appears quite smooth, which is not consistent with a healed fracture or the proliferation of bone associated with an infection. As X-ray images on three specimens shows (Figure 4), the fused spines do not present any bone overgrowth or signs of inflammation or abscess.

Although the spinous fusion occurs almost exclusively in *Glossotherium*, not all spinous processes are fused to the same degree. According to the extent of the fusion, we could classify it as three or four types. Type I shows an incomplete fusion, in which the tips of the processes appear to be in contact but not fully co-ossified (MLP 3-771, MLP 3-138; Figures 5 and 6). In Type II, a complete fusion of the tips of the processes is observed (MNHN N.N., SGO.PV2 from Püschel et al. 2017; Figure 1). Type III could be observed in MLP 3-140 in which the fusion involves not only the dorsal portion but also the inferior portion of the spinous processes (Figure 2). In Type IV, the fusion is observed all along the spinous processes (MPAC 1060, MPAC 349; Figure 4 (a) and (c)). In the specimens of *Megalonyx*, the fusion correspond to Type III were a large part of the dorsal portion of the process is fused (NMNH 24,590; Figure 3), and to Type IV, in the case where the fusion is complete (DMNS EPV.6491; Figure 4 (e)).

It is important to mention that in the observed cases no other signs of bone degeneration appear to be present, either in the fused vertebrae or in the rest of the skeleton (at least in those cases that are part of a relatively complete skeleton). In all of the specimens the epiphyses of the centrum are fused, indicating an adult or old individual, since these are the last epiphyses to fuse, and may even remain unfused in some old individuals (McDonald 1977). However, the absence of degenerative signs could belie, or at least minimize, the association of the observed fusions with advanced age (very old). Nonetheless, if the different types of fusions mentioned earlier could be interpreted as different stages on an ongoing process, the observed fusions could be related to a progressive condition like ankylosing spondylopathy. On the other hand, it could also be the product of certain repetitive movement or habit.

A mechanical response?

According to VanBuren and Evans (2017), the presence of a syncervical (fused cervical vertebrae) in small mammals is characteristic of fossorial (or semi-fossorial) habits with a

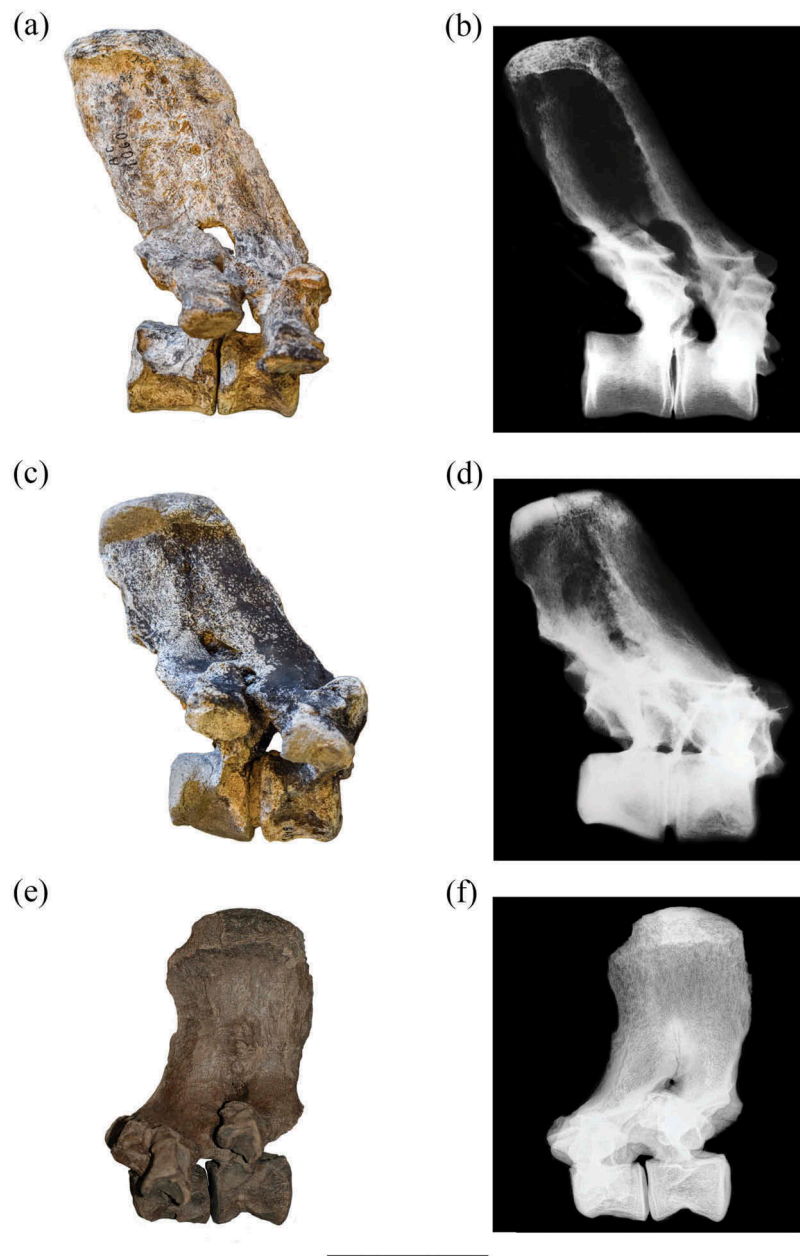


Figure 4. Complete fusion of spinous processes of T1 and T2. *Glossotherium* MPAC 1060 in (a) right lateral view and (b) right lateral radiograph; *Glossotherium* MPAC 349 in (c) right lateral view and (d) right lateral radiograph; *Megalonyx* DMNS EPV.6491 in (e) left lateral view and (f) left lateral radiograph. Scale bar: 10 mm.

head-lift digging component, while in large extinct vertebrates such as ceratopsians and ankylosaurs it is less clear and it could be related to a biomechanical need to support large skulls. However, ankylosaurs may have had some digging abilities (Coombs 1978), so a similar function to that of fossorial mammals may not be ruled out.

In the case of fossil sloths, the fusion of T1 and T2 could have an analogous function to the syncervical as an area of support or out-force increase in response to a particular behaviour. The hypothesis of support for large skulls does not seem to be sustained, since the largest genera (e.g. *Megatherium* and *Lestodon*), which have larger skulls than *Glossotherium* and *Megalonyx*, do not present fused vertebrae. Since the fusion consistently is present in T1 and T2 this could suggest a biomechanical cause. From a biomechanical perspective, the nuchal ligament extends from the posterior

margin of the neural spine of the axis to the dorsal portions of the thoracic spines to become the supraspinous ligament (Miller et al. 1979). Any movement that would pull the nuchal ligament forward would cause the top of the neural spine of the anterior thoracic vertebrae to pull forward, with the greatest stress placed on the first thoracic, less stress on the second thoracic and decreasing amounts of stress on each succeeding vertebra posteriorly. Therefore, any head movement in which force was transmitted through the nuchal ligament would have had the greatest impact on the most anterior of the thoracic vertebrae. Additionally, between the neural spines of the thoracic vertebrae are two sets of interspinous ligaments, one that runs from posterodorsal on the anterior vertebrae to anteroventral on the next vertebrae and another that extends from the posterior margin of the base of the neural spine to the dorsal margin of the anterior edge of

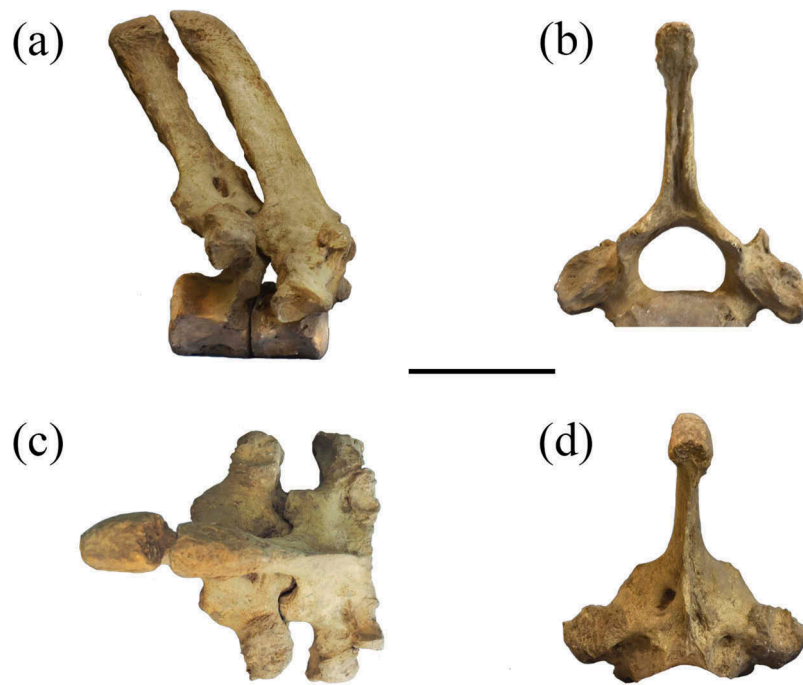


Figure 5. T1 and T2 of *Glossotherium* MLP 3-771 showing surface contacts at the top of the spinous processes. (a) right lateral view of articulated T1 and T2; (b) posterior view of T1; (c) dorsal view of articulated T1 and T2; (d) antero-dorsal view of T2. Scale bar: 10 mm.

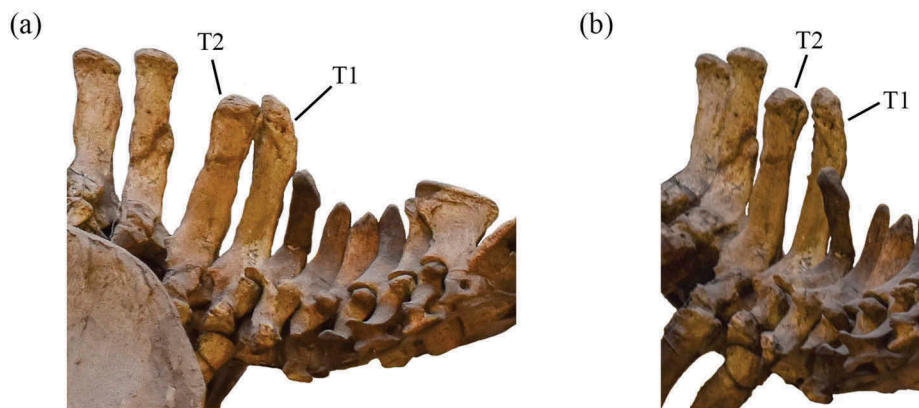


Figure 6. Mounted skeleton of *Glossotherium* MLP 3-138 in (a) right lateral view, (b) antero-lateral view, showing contact surfaces between the top of the spinous processes.

the neural spine of the succeeding thoracic. The pattern of ossification of the space between the T1 and T2 starting dorsally and extending ventrally effectively replaces these two ligaments and suggests that the formation of the bone bridge between the neural spines of the two adjacent vertebrae is primarily an ossification of these two ligaments. Experimental studies (Tsukamoto et al. 2006) have shown that repetitive tensile stress to the spinal ligaments is one of the important causes of ligament ossification in the spine. In this scenario, the fusion of spinous processes may be related to specific activities performed by individuals and could indicate common habits in the species. The high incidence in the fusion of T1 and T2 in *Glossotherium* indicates that this genus could have had a behavior that would either require or result in the co-ossification of the spinous processes, presumably to strengthen this part of the vertebral column. This behavior

would be less common in *Megalonyx* and absent in other sloths. *Glossotherium* is a medium-to-large size sloth and, according to the anatomy and biomechanics of their forelimbs, is highly probable that could have had digging habits (Bargo et al. 2000; Patiño and Fariña 2017), either to excavate burrows or to search for food (Vizcaíno et al. 2001; Bargo et al. 2006). These habits would not be exclusive of *Glossotherium*, since *Scelidotherium* also presents similar adaptations to dig (Bargo et al. 2000; Vizcaíno et al. 2001). However, the wide shovel-shaped muzzle of *Glossotherium* could have made possible the use of a head-lift dig as part of their digging repertoire, which, in turn, could have had an effect on the vertebrae ligaments that would result in the need for reinforcing that area of the spine.

An explanation for the presence of a similar pathology in the same vertebrae of *Glossotherium* and *Megalonyx* is puzzling

given that they are in two different families, Mylodontidae and Megalonychidae respectively, and have significant differences in their anatomy and by inference their ecology. Mylodonts are generally viewed as grazers and megalonychids as browsers. The North American genus *Megalonyx* is closely associated with a forested environment or at least wooded riparian habitat (Schubert et al. 2004; Hoganson and McDonald 2007). *Megalonyx* differs from other members of the family in the form of its anterior dentition, the caniniforms, as the occlusal surfaces of the upper and lower caniniforms are at a right angle to the axis of the tooth rather than at an oblique or right angle to the tooth axis. Consequently in *Megalonyx* the occluding caniniforms would have been used for grasping vegetation such as leaves and twigs during feeding rather than producing a slicing function. This may have required *Megalonyx* to move its head to pull branches and leaves off the tree prior to their mastication. Feeding in this manner would have required the repetitive use of the neck musculature in order to remove vegetation from the tree. This repetitive motion during feeding would have also involved the nuchal ligament thus also impacting the first two thoracic vertebrae, resulting in the observed pathology.

A pathological condition?

Following the classification of spinal pathologies in Lignereux and Bouet (2015) and Barbosa et al. (2017a), we do not feel that the co-ossification of the thoracic vertebral spines observed in the specimens is the result of ankylosing vertebral hyperostosis (DISH), since they lack the major characteristic features of this pathology, like reactive bone formation around the affected area, and that is mainly present in elder individuals (Resnick 1985; Rothschild 1987) (not apparent in our samples). Spondylarthrosis deformans (SPD) can also be ruled out since the vertebral bodies are not affected. Ankylosing spondylopathy (SPA) could be a probable cause since it first affects the vertebral dorsal structures and appears in both young and old individuals. However, this pathology affects several vertebral elements and usually also includes the fusion of the ventral and dorsal ligaments of the vertebral bodies (Lignereux and Bouet 2015).

In humans, Baastrup disease or 'kissing spines' generally forms in response to an excessive lordosis of the lumbar spine

(Resnick 1985) that leads to contact of the spinous processes and to degeneration of the ligaments. In horses it is most commonly found between T13 and T18 of competitive jumping and dressage horses (Jeffcott 1980; Turner 2011) and since the saddle is located around this area, it is probable that riding induces this pathology.

In extant sloths and manatees, the presence of fused spinous processes has been proposed as segmentation defects during early development or abnormal fusion due to increased ossification at a later stage (Varela-Lasheras et al. 2011). However, this condition is caused by a pleiotropic effect of vertebral homeotic transformation that leads to the exceptions to the standard number of seven cervical vertebrae in these mammals whether as an increase or decrease in number (Varela-Lasheras et al. 2011; Van Der Geer and Galis 2017). Homeotic transformations are associated with several skeletal abnormalities (Ten Broek et al. 2012), among them, the presence of cervical ribs is one of the most common, along with asymmetric vertebrae and ribs, defective chondrification and ossification of the sternum and pelvic girdle and abnormal fibrous bands (Varela-Lasheras et al. 2011; Ten Broek et al. 2012; Van Der Geer and Galis 2017). In humans, these abnormalities are found to be strongly deleterious, in contrast to what happens in sloths and manatees. In these cases, the low activity and low metabolic rate has been proposed as an extenuating factor of these effects since there is a high presence of these abnormalities in wild individuals (Varela-Lasheras et al. 2011).

Though we analyzed relatively few complete skeletons of fossil sloths, we haven't found these kinds of skeletal abnormalities in *Glossotherium*. In this genus, the only abnormality was a fused short rib in a last thoracic vertebra not associated to other skeletal remains (we cannot assert that is a bilateral abnormality because the right part is broken). Although we didn't find fused spines in other genera, with the exception of *Megalonyx*, we did find evidence of cervical ribs in one specimen of *Paramylodon* (NMNH 15,164), in the form of the presence of bilateral rib facets in the posterior face of C6. (Figure 7). Stock (1925 p. 134 Fig. 67) illustrated the presence of a cervical rib on the seventh cervical of *Paramylodon harlani* from Rancho La Brea. While the right rib was

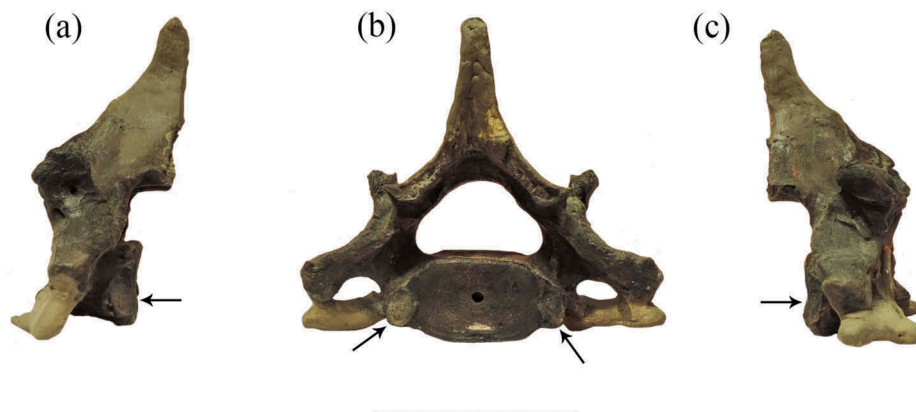


Figure 7. Presence of rib articulation facets on cervical vertebra six (C6) of *Paramylodon* NMNH 15,164 in (a) left lateral view, (b) posterior view and (c) right lateral view. Arrows indicate articulation facets. Scale bar: 10 mm.

preserved, the condition was bilateral as facets for the left rib are also present. As mentioned before, this could be caused by a complete or partial homeotic transformation (Varela-Lasheras et al. 2011; Reumer et al. 2014; Van Der Geer and Galis 2017) and is very common in extant sloths (Buchholtz and Stepien 2009; Varela-Lasheras et al. 2011). Evidence of cervical ribs has been reported with high incidence in Pleistocene mammoths and woolly rhinoceroses from the North Sea (Reumer et al. 2014; Van Der Geer and Galis 2017), and in both cases the authors proposed that the probable cause was inbreeding and vulnerable conditions in declining populations.

The presence of cervical ribs in at least two individuals of *Paramylodon* shows that the homeotic transformations also affected Pleistocene ground sloths. Although the incidence of cervical ribs in our dataset of fossil sloths is very low, we cannot rule out that this type of condition may have had a higher incidence. It has been proposed that fossil ground sloths could have had a low metabolic rate (Ho 1967; Vizcaíno et al. 2006), which, as in extant sloths and manatees, may reduce the deleterious pleiotropic effects of this skeletal abnormalities. Moreover, the fusion of the spinous processes in *Glossotherium* could also be the result of some mutation of *Hox* genes which was expressed to a greater extent in that genus.

The incidence and species distribution of vertebral spinous process fusion in the nine genera of ground sloth from North and South America analyzed shows that fusion occurs exclusively between T1 and T2. This feature is found almost exclusively in *Glossotherium*, where it occurs either as a contact facet, partial fusion, or complete spinous process fusion in seven of eight cases, and to a lesser extent in *Megalonyx* where the fusion is found in two of five cases. According to the anatomy and biomechanics of the neck/upper thoracic spine, the spinous process fusion in *Glossotherium* could occur due to forces placed on the thoracic vertebrae, perhaps by the use of a head-lift digging habit, leading to a pathological condition or to additional support as an indirect result. This behavior could have been very common in *Glossotherium*, while *Megalonyx* could have used its head to pull branches and leaves from trees; these behaviors would be absent in other ground sloths. However, we still cannot rule out that the fusion of the spinous process could be due to other types of pathologies, like segmentation defects caused by homeotic transformations, since we have shown that this type of pathologies could be present in Pleistocene sloths.

Acknowledgments

We are grateful to Andrés Rinderknecht (Museo Nacional de Historia Natural), Alejandro Kramarz (Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”), Marcelo Reguero (Museo de La Plata) and Amanda Millhouse (National Museum of Natural History) for access to the collections under their care. We also thank Sebastián Vázquez for the X-Ray images of MPAC 349 and MPAC 1060; Sue Ware, Kevin Fitzgerald, Benjamin Young, Kris Newquist, Adam Isack and Jessica Alford from Alameda East Veterinary Hospital, Denver, Colorado for the X-Ray image of DMNS EPV.6491; and Amanda Millhouse, National Museum of Natural History, for providing the photograph of NMNH 24590 for Figure 3. Two anonymous reviewers made critical suggestions and corrections that greatly improve the final manuscript.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

Funding

This work was funded by Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII, grants: FCE_1_2014_1_104572, POS_NAC_2014_1_102504).

ORCID

P. Sebastián Tambusso  <http://orcid.org/0000-0001-7349-5292>
Luciano Varela  <http://orcid.org/0000-0002-9481-6558>

References

- Araújo-Júnior HI, Porpino KO, Ximenes CL, Bergqvist LP. 2013. Unveiling the taphonomy of elusive natural tank deposits: A study case in the Pleistocene of northeastern Brazil. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol.* 378:52–74.
- Asher RJ, Lin KH, Kardjilov N, Hautier L. 2011. Variability and constraint in the mammalian vertebral column. *J. Evol. Biol.* 24:1080–1090.
- Barbosa FHS, Araújo-Júnior HI, Oliveira EV. 2014. Neck osteoarthritis in *Eremotherium laurillardii* (Lund, 1842; Mammalia, Xenarthra) from the Late Pleistocene of Brazil. *Int. J. Paleopathol.* 6:60–63.
- Barbosa FHS, Porpino KO, Araújo-Júnior HI, Bergqvist LP, Rothschild BM. 2017a. Articular and vertebral lesions in the Pleistocene sloths (*Xenarthra*, *Folivora*) from the Brazilian Intertropical Region. *Historical Biol.* doi:10.1080/08912963.2017.1376191
- Barbosa FHS, Porpino KO, Bergqvist LP, Rothschild BM. 2017b. Elucidating the bone diseases in the Brazilian Pleistocene sloths (*Xenarthra*, *Pilosa*, *Folivora*): first cases reported for the *Nothrotheriidae* and *Megalonychidae* families. *Ameghiniana*. 54:331–340.
- Bargo MS, De Iuliis G, Vizcaíno SF. 2006. Hypsodonty in Pleistocene ground sloths. *Acta Palaeontol. Pol.* 51(1):53–61.
- Bargo MS, Vizcaíno SF, Archuby FM, Blanco RE. 2000. Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene) mylodontid ground sloths (Mammalia, *Xenarthra*). *J. Verteb. Paleontol.* 20:601–610.
- Bateson W. 1894. *Materials for the study of variation*. London: MacMillan.
- Bjorkengren AG, Sartoris DJ, Shermis S, Resnick D. 1987. Patterns of paravertebral ossification in the prehistoric saber-toothed cat. *AJR.* 148:779–782.
- Buchholtz EA. 2001. Vertebral osteology and swimming style in living and fossil whales (order: cetacea). *J. Zool.* 253:175–190.
- Buchholtz EA, Stepien CC. 2009. Anatomical transformation in mammals: developmental origin of aberrant cervical anatomy in tree sloths. *Evol. Dev.* 11:69–79.
- Coombs W. 1978. Forelimb muscles of the *Ankylosauria* (Reptilia. *Ornithischia*). *J. Paleontol.* 52(3):642–657.
- Farke AA, O'Connor PM. 2007. Pathology in *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: *abelisauridae*) from the Late Cretaceous of Madagascar. *J. Verteb. Paleol.* 8:180–184.
- Ferigolo J. 1985. Patologias em preguiça terrícola – artrose [Pathologies in ground sloths – arthrosis]. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos*. Rio de Janeiro: DNPM. Portuguese; p. 35–41.
- Flower WH. 1885. *An introduction to the osteology of the Mammalia*. London: MacMillan and Company.
- Gaudin TJ. 1999. The morphology of xenarthrous vertebrae (Mammalia: *xenarthra*). *Fieldiana Geology*. 41:1–38.
- Gillette DD, Ray CE. 1981. *Glyptodonts of North America*. *Smithson. Contr. Paleobiology*. 40:1–255.
- Ho TY. 1967. Relationship between amino acid contents of mammalian bone collagen and body temperature as a basis for estimation of body temperature of prehistoric mammals. *Comp. Biochem. Physiol.* 22:113–119.

- Hoffstetter R. 1958. Édentés Xenarthres [Edentates Xenarthrans]. Piveteau J, editor. *Traité de paléontologie*. volume VI (2). Mammifères, évolution. French Paris: Masson et Cie; 535–636.
- Hoganson JW, McDonald HG. 2007. The first report of the occurrence of Jefferson's ground sloth (*Megalonyx jeffersonii*) in North Dakota and its paleobiogeographical and paleoecological significance. *J Mammal*. 88(1):73–80.
- Jeffcott LB. 1980. Disorders of the thoracolumbar spine of the horse - a survey of 443 cases. *Equine Vet J*. 12(4):197–210.
- Kacki S, Villotte S, Knüsel CJ. 2011. Baastrup's sign (kissing spines): a neglected condition in paleopathology. *Int J Paleopathol*. 1:104–110.
- Konishi T, Brinkman D, Massare J, Caldwell M. 2011. New exceptional specimens of *Prognathodon overtoni* (Squamata, Mosasauridae) from the Upper Campanian of Alberta, Canada, and the systematics and ecology of the genus. *J Vertebr Paleontol*. 31(5):1026–1046.
- Kranenburg HC, Hazewinkel HAW, Meij BP. 2013. Spinal hyperostosis in humans and companion animals. *Vet. Q*. 33(1):30–42.
- Kwong Y, Rao N, Latief K. 2011. MDCT findings in Baastrup disease: disease or normal feature of the aging spine? *Am J Roentgenol*. 196(5):1156–1159.
- Lignereux Y, Bouet C. 2015. Spinal hyperostosis and ankylosis in a Gallo-Roman horse from Iwuy 'Val-de-Calvigny' (Nord, France): 'Ankylosing spondylarthritis' (spondylarthritis ankylopoetica), 'deforming spondylarthrosis' (spondylarthrosis deformans) or 'DISH' (hyperostosis vertebralis ankylopoetica)? An archaeozoological and comparative nosological review. *Int J Paleopathol*. 9:38–51.
- Lydekker R. 1894. Contributions to a knowledge of the fossil vertebrates of Argentina, part II, extinct edentates of Argentina. *Taller de Publicaciones del Museo, La Plata. An. Museo La Plata*. 5:1–61.
- McDonald HG. 1977. Description of the osteology of the extinct gravi-grade edentate, *Megalonyx*, with observations on its ontogeny, phylogeny, and functional anatomy [master's thesis]. Gainesville (FL): University of Florida.
- McDonald HG. 2003. Xenarthran skeletal anatomy: primitive or derived? *Senckenb. Biol*. 83:5–17.
- Miller ME, Evans HE, Christensen GC. 1979. *Miller's Anatomy of the Dog*. 2nd ed. St. Louis (MO): W B Saunders Co Ltd.
- Patiño SJ, Fariña RA. 2017. Ungual phalanges analysis in Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Folivora). *Historical Biol*. 29(8):1065–1075.
- Püschel HP, Püschel TA, Rubilar-Rogers D. 2017. Taxonomic comments of a *Glossotherium* specimen from the Pleistocene of central Chile. *Bol. Mus. Nac. His. Nat., Chile*. 66(2):223–262.
- Ramirez-Velasco AA, Morales-Salinas E, Hernández-Rivera R, Tanke DH. 2017. Spinal and rib osteopathy in *Huehuenanauhtlus tiquichen-sis* (Ornithopoda: hadrosauroidea) from the Late Cretaceous in Mexico. *Historical Biol*. 29(2):208–222.
- Ray CE. 1958. Fusion of the cervical vertebrae in the Erethizontidae and Dinomyidae. *Breviora*. 97:1–11.
- Rega E. 2012. Disease in dinosaurs. In: Brett-Surman MK, Holtz TR Jr., Farlow JO, editors. *The Complete Dinosaur*. 2nd ed. Bloomington (IN): Indiana University Press; p. 667–711.
- Resnick D. 1985. Degenerative diseases of the vertebral column. *Radiology*. 156:3–14.
- Reumer JWF, Ten Broek CMA, Galis F. 2014. Extraordinary incidence of cervical ribs indicates vulnerable condition in Late Pleistocene mammoths. *PeerJ*. 2:e318.
- Rothschild BM. 1987. Diffuse idiopathic skeletal hyperostosis as reflected in the paleontological record: dinosaurs and early mammals. *Semin Arthritis Rheum*. 17(2):119–125.
- Rothschild BM. 2005. Osseotypes and spondyloarthropathy exposed. *Curr Rheumatol Rev*. 1(1):57–63.
- Rothschild BM, Berman DS. 1991. Fusion of caudal vertebrae in late Jurassic sauropods. *J Vertebr Paleol*. 11:29–36.
- Saritha S, Preevan Kumar M, Supriya G. 2012. ossification of interspinous and supraspinous ligaments of the adult 5th lumbar vertebra and its clinical significance- a case report. *J Dent Med Sci*. 1(5):27–28.
- Sartoris DJ, Resnick D, Tyson R, Haghighi P. 1985. Age-related alterations in the vertebral spinous processes and intervening soft tissues: radiologic-pathologic correlation. *AJR*. 145:1025–1030.
- Schubert BW, Graham RW, McDonald HG, Grimm EC, Stafford TW Jr. 2004. Latest Pleistocene paleoecology of *Megalonyx jeffersonii* and *Cervalces scotti*. *Quatern Res*. 61(2):231–240.
- Simpson S, Krabak BJ. 2014. Interspinous ligament calcification in a collegiate gymnast. *PM&R*. 6:742–745.
- Stock C. 1925. Cenozoic gravigrade edentates of Western North America: with special reference to the Pleistocene *Megalonychinae* and *Myiodontidae* of Rancho La Brea. Washington (DC): Carnegie Institution of Washington. Publication number 331.
- Sullivan RM, Lucas SG, Jasinski SE, Tanke DH. 2011. An unusual sacral neural spine osteopathy of a chasmosaurine (Dinosauria: ceratopsidae) from the Upper Cretaceous Kirtland Formation (Hunter Wash Member), San Juan Basin, New Mexico. *Bull N M Mus Nat Hist Sci*. 53:484–488.
- Ten Broek CMA, Bakker AJ, Varela-Lasheras I, Bugiani M, Van Dongen S, Galis F. 2012. Evo-devo of the human vertebral column: on homeotic transformations, pathologies and prenatal selection. *Evol Biol*. 39:456–471.
- Thomas WB, Fingerroth JM. 2015. spondylosis deformans. In: Fingerroth JM, Thomas WB, editors. *Advances in intervertebral disc disease in dogs and cats*. Chichester (UK): John Wiley & Sons, Ltd; p. 67–74.
- Thompson DN, Slaney SF, Hall CM, Shaw D, Jones BM, Hayward RD. 1996. Congenital cervical spinal fusion; A study in apert syndrome. *Pediatr Neurosurg*. 25(1):20–27.
- Tsukamoto N, Maeda T, Miura H, Jingushi S, Hosokawa A, Harimaya K, Higaki H, Kurata K, Iwamoto Y. 2006. Repetitive tensile stress to rat caudal vertebrae inducing cartilage formation in the spinal ligaments: a possible role of mechanical stress in the development of ossification of the spinal ligaments. *J. Neurosurg.: Spine*. 5(3):234–242.
- Turner TA. 2011. Overriding spinous processes ("kissing spines") in horses: diagnosis, treatment, and outcome in 212 cases. *Proc Am Assoc Equine Pract*. 57:424–430.
- van der Geer AA, Galis F. 2017. High incidence of cervical ribs indicates vulnerable condition in Late Pleistocene woolly rhinoceroses. *PeerJ*. 5:e3684.
- VanBuren CS, Evans DC. 2017. Evolution and function of anterior cervical vertebral fusion in tetrapods. *Biol Rev*. 92:608–626.
- Varela-Lasheras I, Bakker AJ, Van der Mije S, Van Alphen J, Galis F. 2011. Breaking evolutionary and pleiotropic constraints in mammals: on sloths, manatees and homeotic mutations. *EvoDevo*. 2(1):11.
- Vizcaíno SF, Bargo MS, Cassini GH. 2006. Dental occlusal surface area in relation to body mass, food habits and other biologic features in fossil xenarthrans. *Ameghiniana*. 43(1):11–26.
- Vizcaíno SF, Zárate M, Bargo MS, Dondas A. 2001. Pleistocene large burrows in the Mar del Plata area (Buenos Aires Province, Argentina) and their probable builders. In: vizcaíno SF, Fariña RA, Janis C, editors. *Biomechanics and paleobiology of vertebrates*. Acta Palaeontol. Pol. 46:157–169.
- Witzmann F, Rothschild BM, Hampe O, Sobral G, Gubin YM, Asbach P. 2014. Congenital malformations of the vertebral column in ancient amphibians. *Anat Histol Embryol*. 43:90–102.
- Xing L, Rothschild BM, Ran H, Miyashita T, Scott Persons WIV, Sekiya T, Zhang J, Wang T, Dong Z. 2015. Vertebral fusion in two Early Jurassic sauropodomorph dinosaurs from the Lufeng Formation of Yunnan, China. *Acta Palaeontol. Pol*. 60(3):643–649.
- Yang A, Emig M, Akuthota V. 2014. Kissing spine and the retrodural space of Okada: more than just a kiss? *PM&R*. 6:287–289.

Electronic supplementary material for:

Fusion of anterior thoracic vertebrae in Pleistocene ground sloths

P. Sebastián Tambusso¹, Luciano Varela¹, H. Gregory McDonald²

¹ Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay

² Bureau of Land Management, Utah State Office, 440 West 200 South, Salt Lake City, Utah 84101 USA

Corresponding author: P. Sebastián Tambusso, E-mail: stambusso@fcien.edu.uy

Contents:

Table S1. List of specimens analyzed

Acronyms

Supplementary references

Table S1. List of specimens analyzed in this study. C: cervical; T: thoracic; L: lumbar. N.N.: no number.

Specimen		Vertebrae	Total	C	T	L	Observations	Cases T1/ T2 fused	Cases T1/ T2 not fused
<i>Glossotherium</i>	MACN 20011	C	1	1					
<i>Glossotherium</i>	MLP 3-771	T1, T2	2		2		incomplete fused	X	
<i>Glossotherium</i>	MLP 3-924	2 T	2		2				
<i>Glossotherium</i>	MLP N.N.	last T	1		1		fused rib		
<i>Glossotherium</i>	MLP 3-140	C2-L2	24	6	16	2	mounted skeleton, T1 and T2 fused	X	
<i>Glossotherium</i>	MLP 3-138	C2-T11	17	6	11		mounted skeleton, T1 and T2 incomplete fused	X	
<i>Glossotherium</i>	MPAC 349	T1, T2	2		2		fused	X	
<i>Glossotherium</i>	MPAC 1060	T1, T2	2		2		fused	X	
<i>Glossotherium</i>	MNHN 233	C2-C6, T1-T10	15	5	10				X
<i>Glossotherium</i>	MNHN N.N.	C2-T9	15	6	9		T1 and T2 fused	X	
<i>Glossotherium</i>	MLP N.N.	C3-C6	4	4					
<i>Glossotherium</i>	MLP 3-791	Axis	1	1					
<i>Glossotherium</i>	Püschel et al. 2017	C2-T8	14	6	8		T1 and T2 fused	X	
<i>Glossotherium</i>	Barbosa et al. 2017a	Axis	1	1					
<i>Lestodon</i>	MLP N.N.	C7	1	1					
<i>Lestodon</i>	MLP 94	Axis, 3C, 13T, 1L	18	4	13	1			X
<i>Lestodon</i>	MLP 3-049	C2	1	1					
<i>Lestodon</i>	MLP 3-922	T1	1		1				X
<i>Lestodon</i>	MLP 3-076	2T	2		2				
<i>Lestodon</i>	MLP 3-074	Axis	1	1					
<i>Lestodon</i>	MLP 3-076	2T	2		2				
<i>Lestodon</i>	MLP XI-xxx-219	T3	1		1				
<i>Lestodon</i>	MLP 3-3	C2-L2	25	6	17	2	mounted skeleton		X
<i>Lestodon</i>	MACN 9395	4T	4		4				
<i>Lestodon</i>	MACN 9396	Axis, C4	2	2					
<i>Lestodon</i>	MACN 9442	T	1		1				
<i>Lestodon</i>	MACN 14656	C2-C6	5	5					

<i>Lestodon</i>	MACN 14720	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	MACN 15007	3T	3	3					
<i>Lestodon</i>	MACN 17182	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	MACN 19085	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	MACN 13010	C2-L2	23	6	15	2	mounted skeleton		X
<i>Lestodon</i>	CAV 301	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 305	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 307	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 308	L	1			1			
<i>Lestodon</i>	CAV 338	T3	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 344	C	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 356	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 383	C4	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 510	T2	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 511	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 522	Axis	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 541	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 586	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 591	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 593	T1	1	1					X
<i>Lestodon</i>	CAV 625	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 632	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 646	T15	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 647	T15	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 651	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 677	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 714	C3	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 757	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 758	L2	1			1			
<i>Lestodon</i>	CAV 819	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 828	T3	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 853	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 899	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 916	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 1219	T2	1	1					X
<i>Lestodon</i>	CAV 1221	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 1223	C4	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 1226	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 1230	T	1	1					
<i>Lestodon</i>	CAV 1232	T	1	1					

<i>Lestodon</i>	CAV 1262	T	1	1				
<i>Lestodon</i>	CAV 1350	T	1	1				
<i>Lestodon</i>	CAV 1404	T	1	1				
<i>Paramylodon</i>	NMNH 15164	C2-L1	21	6	14	1	rib articulation surface in C6	X
<i>Paramylodon</i>	NMNH 137722	3T, L1-L2	5		3	2		
<i>Paramylodon</i>	NMNH 137722	T	1	1				
<i>Paramylodon</i>	Stock 1925	C2-T14	20	6	14			X
<i>Paramylodon</i>	Stock 1925	13T	13		13			
<i>Catonyx</i>	MACN 205	C2-L2	25	6	17	2	mounted skeleton	X
<i>Catonyx</i>	Barbosa et al. 2017a	Axis, C3	2	2			ventrally fused by a syndesmophyte	
<i>Scelidothorium</i>	MLP 3-671	T	1	1				
<i>Scelidothorium</i>	MLP 3-784	T	1	1				
<i>Scelidothorium</i>	MLP 3-401	C1-L2	24	6	16	2	mounted skeleton	X
<i>Scelidothorium</i>	MACN 1991	C	1	1				
<i>Scelidothorium</i>	MACN 7074	2T	2	2				
<i>Scelidothorium</i>	MACN 13962	3T	3	3				
<i>Scelidothorium</i>	MACN 17393	C1-L2	26	6	18	2		X
<i>Scelidothorium</i>	MACN 7150	2T	2	2				
<i>Megalonyx</i>	DMNS EPV.6491	T1, T2	2	2			fused	X
<i>Megalonyx</i>	NMNH 24590	T1, T2	2	2			fused	X
<i>Megalonyx</i>	UW 20788	C1-L3	27	6	18	3		X
<i>Megalonyx</i>	ANSP 12490	4T, 1L	5	4	1			
<i>Megalonyx</i>	ANSP 15232	2T	2	2				
<i>Megalonyx</i>	IMNH 23034	C1-L3	27	6	18	3		X
<i>Megalonyx</i>	IMNH 16462	2T	2	2				
<i>Megalonyx</i>	UF 258924	T	1	1				
<i>Megalonyx</i>	Fields 2009	T	1	1				
<i>Megalonyx</i>	Hirschfeld and Webb 1968	1T, 1L	2	1	1			
<i>Megalonyx</i>	Stock 1925	T1, 2T	3	3				X
<i>Eremotherium</i>	NMNH G-3	T	1	1				
<i>Eremotherium</i>	NMNH N.N.	T	1	1				
<i>Eremotherium</i>	NMNH N.N.	T	1	1				

<i>Eremotherium</i>	NMNH 15-50	Axis	1	1				
<i>Eremotherium</i>	NMNH N.N.	Axis	1	1				
<i>Eremotherium</i>	NMNH N.N.	T	1		1			
<i>Eremotherium</i>	NMNH 98-51	T	1		1			
<i>Eremotherium</i>	NMNH 23	T	1		1			
<i>Megatherium</i>	MACN 2832	Axis	1	1				
<i>Megatherium</i>	MACN 5055	5T	5		5			
<i>Megatherium</i>	MACN 14170	L	1		1			
<i>Megatherium</i>	MACN 15772	T	1		1			
<i>Megatherium</i>	MACN 19261	T	1		1			
<i>Megatherium</i>	MACN 1000	T1-T16, L1-L3	19		16	3	mounted skeleton	X
<i>Megatherium</i>	MLP 2-033	L1, L2	2		2			
<i>Megatherium</i>	MLP 2-034	T1-T4	4		4			X
<i>Megatherium</i>	MLP 2-034	T	1		1			
<i>Megatherium</i>	MLP 2-035	T1, T2	2		2			X
<i>Megatherium</i>	MLP 2-035 2-153	C2-C7	6	6				
<i>Megatherium</i>	MLP 2-036	L	1		1			
<i>Megatherium</i>	MLP 2-038	T	1		1			
<i>Megatherium</i>	MLP 2-041	T	1		1			
<i>Megatherium</i>	MLP 2-045	T	1		1			
<i>Megatherium</i>	MLP 2-046	T	1		1			
<i>Megatherium</i>	MLP 2-048	T	1		1			
<i>Megatherium</i>	MLP 2-049	L	1		1			
<i>Megatherium</i>	MLP 2-043	T	1		1			
<i>Megatherium</i>	MLP	C2-L3	25	6	16	3	mounted skeleton	X
<i>Nothrotherium</i>	Barbosa et al. 2017b	4T	4		4			
<i>Nothrotherium</i>	Amson et al 2015	T1-T15	15		15			X
Total:			556	129	390	37	9	20

Acronyms

MNHN: Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay.

MPAC: Museo Paleontológico “Armando Calcaterra”, Colonia, Uruguay.

CAV: Colección Arroyo del Vizcaíno, Sauce, Uruguay.

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.

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

NMNH: National Museum of Natural History, Washington DC, USA.

DMNS: Denver Museum of Nature and Science, Denver, USA.

IMNH: Idaho Museum of Natural History, Idaho, USA.

UW: University of Washington, USA.

ANSP: The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, USA.

FU: Florida Museum of Natural History, Florida, USA.

Supplementary references

Amson E, Argot C, McDonald HG, Muizon C de. 2015. Osteology and functional morphology of the axial postcranium of the marine sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada) with paleobiological implications. *Journal of Mammalian Evolution* 22(4): 473–518.

Fields SF. 2009. The Plio-Pleistocene ground sloth *Megalonyx* (Xenarthra: Megalonychidae): an investigation of variation, evolution, and taxonomic implications. Doctoral Thesis. 176 pp.

Hirschfeld SE, Webb SD. 1968: Plio- Pleistocene megalonychid sloths of North America. *Bull. Florida State Mus. Biol. Sci.* 12(5): 213-296.

Capítulo IV

ANÁLISIS COMPARATIVO MORFOLÓGICO Y BIOMECÁNICO DEL ESQUELETO AXIAL DE LOS PILOSA Y SU CORRELACIÓN CON HÁBITOS LOCOMOTORES

Introducción

La columna vertebral de los tetrápodos tiene un papel fundamental en el soporte del cuerpo contra la gravedad, está conectada a las extremidades por medio de componentes óseos, ligamentosos y musculares y está compuesta por muchas articulaciones consecutivas que participan activamente en la locomoción (Pridmore, 1992; Macpherson y Fung, 1998; 1998; Macpherson y Ye, 1998; Long et al., 2002; Schilling, 2011). Los cambios en el tamaño y el ángulo de los procesos vertebrales reflejan diferencias en el tamaño de los músculos, tendones y ligamentos que se insertan en esos elementos, y la longitud relativa de los centros está asociada con el grado de movimiento entre dos vértebras consecutivas (Long et al., 1997; Koob y Long, 2000; Pierce et al. 2011). Por lo tanto, las especializaciones morfológicas de las vértebras se traducen en modificaciones funcionales en la flexibilidad y rango de movimiento de toda la columna, así como en su papel en el soporte corporal y el rendimiento locomotor general.

Si bien se han realizado muchos avances en el estudio del esqueleto axial en especies actuales, el esqueleto postcraneano axial ha sido a menudo descuidado por los paleomastozoólogos, quizás porque algunos puedan considerarlo monótono y carente de caracteres diagnósticos, o porque a menudo se requiere una serie completa para poder realizar análisis. Lo cierto es que las variaciones en la morfología y proporciones de sus diversos componentes pueden ser muy útiles para evaluar los hábitos locomotores (Argot 2003; Pierce et al. 2011; Randau et al. 2016, 2017).

Como se ha expuesto en las secciones anteriores, se ha observado que más allá de la aparente homogeneidad en el esqueleto postcraneal axial de los perezosos terrestres (o los xenartros en general), existe cierta diversidad y variabilidad entre los diversos grupos, que hasta el momento no ha sido explorada tan a fondo como otras regiones del esqueleto o, al menos, no en un amplio contexto filogenético/sistemático o morfofuncional.

La adaptación morfológica y funcional de la columna vertebral en relación a la locomoción en mamíferos ha sido poco estudiada en comparación con la morfología de las extremidades. Aunque muchos de los estudios realizados se han centrado en los primates, debido a la relación con la evolución de la postura bípeda en humanos, en general muestran que en los mamíferos existe una buena correlación entre la morfología de las vértebras y los distintos tipos de locomoción (Rose, 1975; Sanders, 1998; Boszczyk et al., 2001; Sargis. 2001; Argot, 2003; Pierce et al., 2011).

Los trabajos de McDonald (1977) y Casinos (1996), en los que se analiza la morfología de la columna vertebral de algunos géneros de perezosos extintos, presentan

evidencias de que éstos grandes mamíferos podrían haber adoptado posturas bípedas o semierectas.

Trabajos más recientes, como los de Amson et al. (2014a,b,c, 2015) analizando el esqueleto de las distintas especies del perezoso Mioceno del género *Thalassocnus*, corroboraron hipótesis previas que sugerían una gradual adaptación al hábito acuático en estas especies. Estas evidencias se observaron tanto en el esqueleto apendicular como en el esqueleto axial. El postcráneo axial de *Thalassocnus* sugiere adquisiciones graduales de adaptaciones a una ecología particular cuando se comparan las primeras especies del género con las posteriores. Esto sugiere una ocupación reducida del hábitat terrestre, buceo frecuente y una gran cantidad de tiempo en el fondo de la columna de agua.

Estos trabajos han mostrado que la variabilidad del esqueleto axial de los perezosos permite no solo asignar correctamente la especie a la que pertenecen utilizando la serie vertebral, o incluso vértebras aisladas, como se comprueba en Tambusso y Fariña (2019), sino que también podría evidenciar diferencias morfofuncionales relacionadas por ejemplo a los hábitos locomotores. El caso de *Thalassocnus* es muy claro en su relación entre la morfología de las vértebras y un hábito semiacuático. Pero incluso puede encontrarse relación con otros aspectos ecológicos, como en el caso de la fusión de las dos primeras vértebras torácicas en *Glossotherium* (Tambusso et al. 2020), la cual, dado que esta fusión se encuentra en la amplia mayoría de los individuos de esta especie analizados, podría responder a un aspecto funcional y particular de esta especie, como excavar utilizando un repetitivos levantamiento de cabeza, y no como resultado de una lesión.

Como se mencionó anteriormente, el análisis de las vértebras ha podido correlacionarse con hábitos locomotores en diversos grupos de mamíferos, como por ejemplo en pinípedos o félidos (Pierce et al. 2011; Randau et al. 2016, 2017), por lo que las evidencias presentadas en los perezosos fósiles muestran que sería posible correlacionar la morfología de las vértebras con los hábitos locomotores, o posiblemente con la postura que podrían adoptar.

Para este trabajo, se analizarán las series vertebrales de perezosos de las superfamilias Mylodontoidea y Megatherioidea (de acuerdo a las más recientes reconstrucciones filogenéticas, Delsuc et al. 2019, Presslee et al. 2019), dentro de las cuales se incluyen los perezosos actuales *Bradypus* y *Choloepus*. Si bien sería ideal poder comparar los resultados en los perezosos fósiles con resultados en especies actuales cercanamente emparentadas, en el caso de los perezosos esto podría no ser totalmente útil, ya que el modo de locomoción de los perezosos actuales, así como el tamaño corporal, difieren mucho al del propuesto para los fósiles. Sin embargo, compararlos con otros xenartros actuales no tan cercanamente emparentados, pero que presentan una locomoción más terrestre, podría aportar datos relevantes, como es el caso de los Vermilingua *Tamandua* y *Myrmecophaga*. Estos osos hormigueros son cuadrúpedos que pueden adoptar una postura bípeda para alimentarse o defenderse, así como también presentar hábitos semiarbóricolas, por lo cual serían los xenartros actuales que podrían presentar características locomotoras más similares a las que pudieron tener los perezosos terrestres. Por otra parte, análisis morfométricos multivariados realizados por Toledo (1996) en huesos de las extremidades posteriores de perezosos (fósiles y actuales) y vermilinguas, mostraron un agrupamiento inesperado entre *Lestodon* y *Tamandua*.

Asimismo, análisis de morfometría geométrica realizados en el húmero de los Pilosa (de Oliveira y Santos, 2018; Serio et al. 2020) han mostrado una clara asociación entre los Vermilingua y algunos grupos de perezosos fósiles, mientras que los perezosos actuales se diferencian mucho más de estos grupos, lo cual sustenta la propuesta de realizar la comparación de las vértebras entre todos los Pilosa.

Materiales y Métodos

Especímenes.

Se examinaron 15 especímenes comprendidos en nueve taxones de perezosos fósiles: *Glossotherium* (2), *Lestodon* (2), *Megalonix* (2), *Megatherium* (1), *Nothrotheriops* (1), *Paramylodon* (2), *Scelidotherium* (1), *Scelidodon* (1) y *Thalassocnus* (3). También se incluyó un espécimen actual de perezoso arborícola: *Bradypus*; y cuatro especímenes actuales de hormigueros (Vermilingua) comprendidos en dos géneros: *Tamandua* (2) y *Myrmecophaga* (2). En total se analizaron 445 vértebras, a partir de especímenes alojados en las siguientes colecciones (Apendice): Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay (MNHN); Museo Paleontológico "Armando Calcaterra", Colonia, Uruguay (MPAC); Colección Arroyo del Vizcaíno, Sauce, Uruguay (CAV); Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina (MACN); Museo de La Plata, La Plata, Argentina (MLP); Museo Nacional de Historia Natural, Washington DC, Estados Unidos (NMNH), Pontificia Universidad Católica, Porto Alegre, Brasil (PUC), Fundación Zoobotánica, Porto Alegre, Brasil (FZB), así como también a partir de datos obtenidos de la

literatura: *Nothrotheriops* (Stock 1925), *Megalonyx* (McDonald 1977), *Thalassocnus* (Amson et al. 2015). Todos los especímenes analizados corresponden a individuos adultos. Aunque los datos obtenidos varían en cuanto a completitud y cantidad de réplicas para cada género o posición de las vértebras (para algunas posiciones de las vértebras no fue posible obtener datos), fueron suficientes para obtener resultados a analizar. Para *Lestodon*, *Glossotherium* y *Megalonyx*, se muestreó un mayor número de réplicas para cada posición. Para *Nothrotheriops*, *Paramylodon*, *Scelidotherium* y *Scelidodon* solo se muestreó una réplica para cada posición. En el caso de *Megatherium*, se muestrearon varias réplicas para algunas posiciones, pero hubo posiciones que no pudieron ser muestreadas.

Para los análisis subsiguientes, en primera instancia los taxones examinados se agruparán de acuerdo a los resultados filogenéticos moleculares más recientes (Delsuc et al. 2019, Presslee et al. 2019, Figura 1). Por lo que los datos de perezosos serán agrupados en los siguientes clados: Megatherioidea (*Bradypus*, *Megalonyx*, *Megatherium*, *Nothrotheriops* y *Thalassocnus*) y Mylodontoidea (*Glossotherium*, *Lestodon*, *Paramylodon*, *Scelidotherium* y *Scelidodon*). Para el caso de los vermilinguas, dado que solo se cuenta con dos taxones, *Tamandua* y *Myrmecophaga*, ambos pertenecientes a la familia Myrmecophagidae (Casali et al. 2020), y que ambos presentan hábitos locomotores diferentes, se prefirió en primera instancia analizarlos de manera individual.

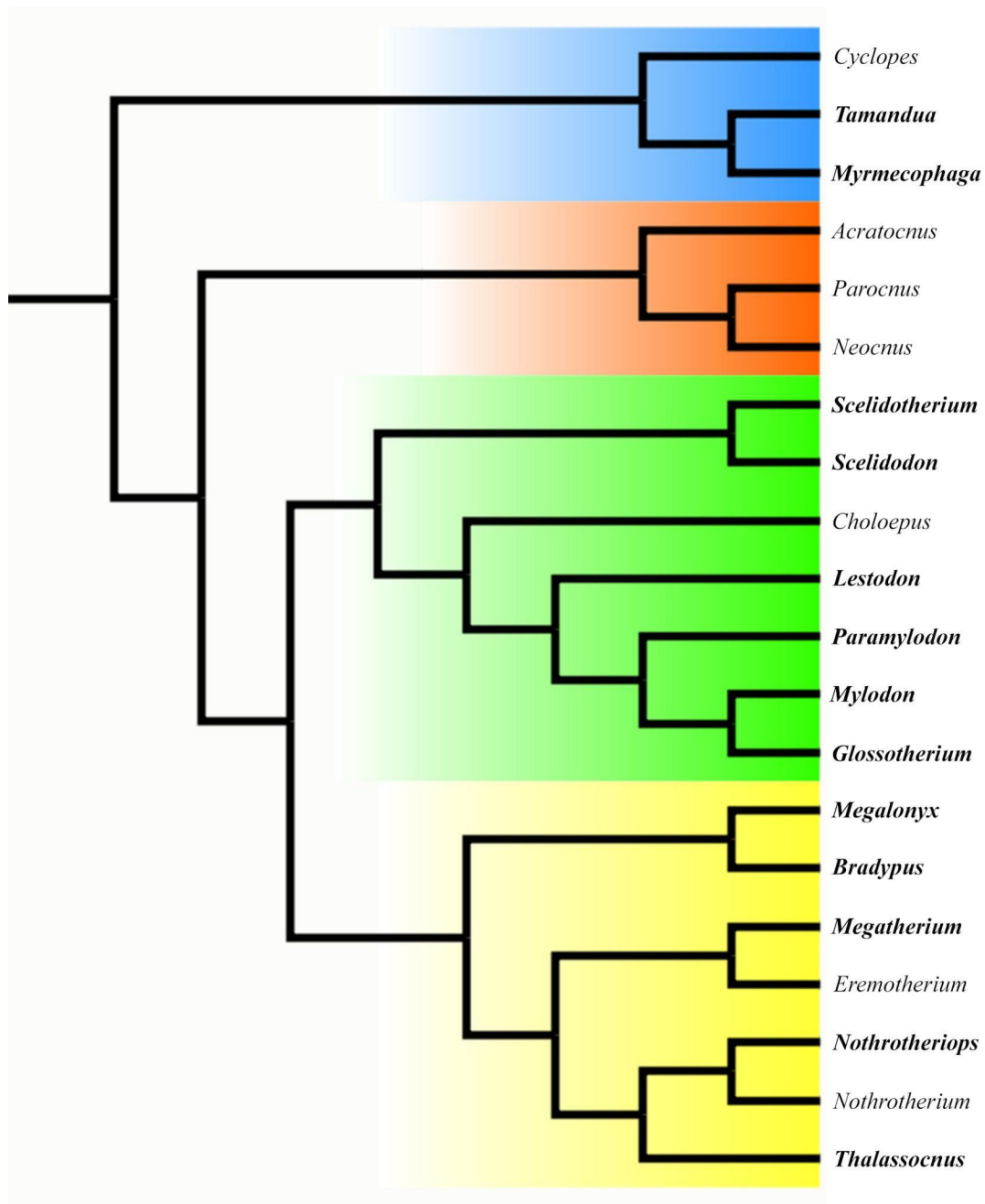


Figura 1. Filogenia no calibrada de los Pilosa basada en Delsuc et al. (2019), Presslee et al. (2019) y Varela et al. (2019). Se destacan en azul los Vermilingua; en naranja los perezosos de las Antillas (Megalocnidae); en verde Mylodontoidea; y en amarillo Megatherioidea. En negrita se destacan los géneros incluidos en este trabajo

Morfometría y análisis de datos

Para este análisis, se consideraron solamente las dimensiones del centro vertebral: alto del centro (CH), ancho del centro (CW) y largo del centro (CL), ya que estas dimensiones tienen una gran relevancia en el rango de movimiento y flexibilidad de la columna vertebral (Johnson y Shapiro 1998, Argot 2003, Pierce et al. 2011). Sin embargo, los cambios regionales en la mecánica de los cuerpos vertebrales pueden discutirse mejor examinando la forma general de los centros (Pierce et al., 2011 y referencias allí mencionadas). La variación en la forma del centro o el cambio dimensional a lo largo de la columna vertebral se puede evaluar calculando la longitud relativa del centro, la cual es equivalente a $2CL / (CH + CW)$. Una longitud relativa del centro constante a lo largo de la columna vertebral indica un rango de movimiento similar en todas las articulaciones intervertebrales, mientras que un cambio en esta dimensión significa regiones de mayor flexibilidad o rigidez pasiva. Longitudes relativas del centro largas apuntan hacia vértebras con forma de carrete (*spool-shaped*) y una mayor flexibilidad intervertebral debido a la reducción del área de superficie de contacto y al aumento de la desviación angular entre las vértebras sucesivas. Longitudes relativas del centro cortas son indicativas de vértebras en forma de disco y mayor rigidez intervertebral debido a una mayor superficie de contacto y un grado mínimo de deflexión antes de que las vértebras adyacentes se obstruyan entre sí.

Por otro lado, para evaluar la resistencia a la flexión de la columna vertebral, se realizará un estudio biomecánico de las vértebras por medio del análisis del momento de resistencia. El momento de resistencia de la columna vertebral (W) elaborado por Slijper (1946) se calcula a partir de la fórmula $W = bh^2$ (donde b es el diámetro transversal del cuerpo

vertebral y h es su altura, medidos en la carilla posterior) para cada una de las vértebras y posteriormente se grafica una curva de resistencia.

Previo a los análisis, las medidas se normalizaron por tamaño para asegurar que la variación a lo largo de la región toracolumbar pudiera atribuirse a diferencias de forma, en lugar de diferencias de tamaño. La influencia del tamaño se eliminó usando la ecuación $M_{aj} = M(L_s / L_o)^b$, donde M_{aj} es la medida ajustada por tamaño, M es la medida original, L_s es la longitud media de la columna para todos los xenartros analizados, L_o es la longitud total de la columna (aproximada sumando la longitud del centro de cada uno de las vértebras analizadas), y b es la pendiente de la regresión de $\log_{10}M$ sobre $\log_{10}L_o$ para cada medición y utilizando todas las muestras (Elliott et al. 1995). Las medidas lineales normalizadas por tamaño se transformaron luego en $\log_{10}$.

Perfiles vertebrales

Para examinar los patrones de variación a lo largo de la columna vertebral e identificar aspectos de las regiones vertebrales asociadas con las posibles especializaciones locomotoras, se combinaron los datos de cada clado y se calculó la media para cada una de las medidas. Estos datos se representan como líneas de perfil a lo largo de toda la columna. Además de las líneas de perfil, los datos se dividieron en cuatro grupos, cada uno de los cuales comprendía el 25% de la longitud de la columna. Luego, se realizó ANOVA en cada grupo, para cada medición, con los clados principales (Megatherioidea, Mylodontoidea, *Tamandua* y *Myrmecophaga*) como la variable de agrupación para evaluar las diferencias estadísticas en

cada una de las cuatro regiones del esqueleto axial examinado, es decir, región cervical (o anterior), región torácica media, región torácica posterior y región toracolumbar.

Resultados

Medidas del centro (alto, ancho, largo y forma)

Al evaluar los perfiles vertebrales de los cuatro clados analizados (Megatherioidea, Mylodontoidea, *Tamandua* y *Myrmecophaga*), es posible distinguir algunas similitudes y diferencias entre ellos en las medidas analizadas (Figura 2). En primera instancia, se aprecia claramente que el perfil de *Myrmecophaga* se diferencia del resto de los clados en todas las medidas analizadas. Los otros tres clados presentan algunas similitudes y diferencias entre ellos aunque, en algunos casos, las mayores diferencias entre éstos se dan principalmente en la región cervical, mientras que la región toracolumbar presenta más similitudes entre sí.

El alto del centro (CH) muestra que *Tamandua* y los Megatherioidea presentan perfiles muy similares entre sí. Si bien en algunas regiones estos clados muestran diferencias significativas, en ambos se observa un aumento sostenido, casi lineal, desde las primeras cervicales y a lo largo de toda la columna, hasta llegar a las últimas lumbares. Mientras tanto, en los Mylodontoidea, las cervicales muestran una altura estable y a partir de las primeras torácicas se da un incremento gradual en altura hasta llegar a las últimas torácicas y lumbares, las cuales no difieren significativamente de aquellas de los Megatherioidea. El perfil de *Myrmecophaga* difiere significativamente de los anteriores, observándose un patrón bastante estable en la variación del alto del centro, con dos máximos, uno anterior, en la transición

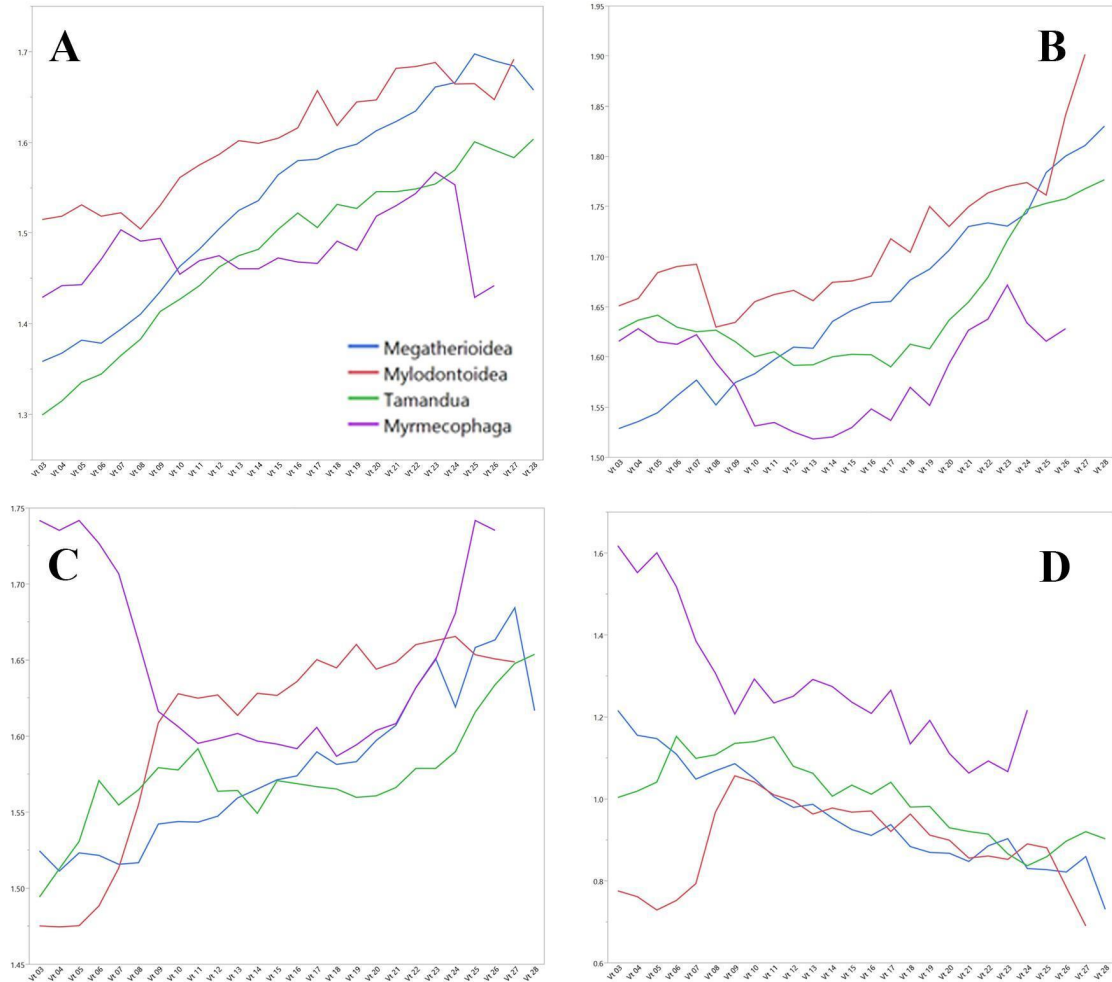


Figura 2: Perfiles vertebrales de las medidas del centro para los cuatro clados evaluados, **A**, alto del centro (CH); **B**, ancho del centro (CW); **C**, largo del centro (CL); **D**, forma del centro (CS).

cervicales-torácicas, y otro posterior, en las últimas torácicas. El análisis estadístico de las cuatro regiones de la columna muestra que Mylodontoidea se diferencia significativamente de *Tamandua* y *Myrmecophaga* en todas las regiones, y no se diferencia significativamente de Megatherioidea solamente en la región de las últimas torácicas y lumbares (75-100%), mientras que *Tamandua*, *Myrmecophaga* y Megatherioidea no se diferencian significativamente solamente en la región torácica anterior (Tabla 1).

En cuanto al ancho del centro (CW), tanto *Tamandua* como *Myrmecophaga* presentan perfiles significativamente diferentes a los de Mylodontoidea y Megatherioidea. Estos últimos muestran un aumento gradual, casi lineal, en el ancho del centro, mientras que los Mylodontoidea presentan un perfil algo diferente en la región cervical, donde las últimas vértebras cervicales son más anchas que las primeras cervicales y que las primeras torácicas, para luego nuevamente aumentar el ancho gradualmente (Figura 2). En el perfil de *Tamandua* se observa un ancho relativamente estable, tendiendo a disminuir hacia las torácicas medias, para luego aumentar casi exponencialmente hasta llegar a las últimas lumbares. Nuevamente, el perfil de *Myrmecophaga* es el que más difiere del resto, presentando una forma casi parabólica, siendo las vértebras cervicales junto con las últimas torácicas y lumbares más anchas que en la región central de la columna. El análisis estadístico muestra que *Myrmecophaga* se diferencia significativamente de Mylodontoidea y Megatherioidea en todas las regiones y solamente se diferencia de *Tamandua* en la región torácica anterior (25-50%) y en la región de las últimas torácicas y lumbares (75-100%). Por otra parte, Mylodontoidea, Megatherioidea y *Tamandua* no presentan diferencias entre ellos en la región más posterior de la columna (Tabla 1).

Myrmecophaga muestra una notable diferenciación en el perfil del largo del centro (CL) con respecto al resto de los grupos, observándose un perfil parabólico muy acentuado, con las vértebras más anteriores (las cervicales y las primeras torácicas) y las lumbares mucho más largas que las de la región central de la columna (Figura 2). Los Mylodontoidea presentan un perfil casi especular al de *Myrmecophaga* en la región anterior de la columna, siendo las primeras cervicales muy cortas y alargándose luego de manera exponencial hasta las primeras

torácicas. A partir de allí, se observa un incremento muy leve en el largo de las restantes toracolumbares. En el perfil de los Megatherioidea, se observa nuevamente un incremento gradual casi constante, desde unas cervicales bastante cortas, hasta unas lumbares más largas. Algo similar se puede observar en *Tamandua*, con la diferencia que las cervicales aumentan más rápidamente el largo, luego se estabiliza en la región central de la columna y vuelve a aumentar el largo hacia las últimas torácicas y lumbares. De acuerdo al análisis estadístico, todos los clados presentan diferencias significativas entre ellos en la región media de la columna (25-50 y 50-75%), salvo Megatherioidea y *Myrmecophaga* que no presentan diferencias en la región de las torácicas posteriores (50-75%). Por otra parte, en la región más posterior solamente se diferencian significativamente *Myrmecophaga* y *Tamandua*. Como era esperable dada la forma del perfil, *Myrmecophaga* se diferencia significativamente del resto de los clados en la región más anterior, mientras que Mylodontoidea, Megatherioidea y *Tamandua* no se diferencian significativamente en esa región (Tabla 1).

Cuando se analiza la forma del centro (CS), se observa que solo *Myrmecophaga* presenta vértebras en forma de carrete a lo largo de toda la columna, es decir, que el largo del centro es mayor que el diámetro de la carilla articular (*endplate*). Asimismo, las cervicales son mucho más elongadas que las toracolumbares, presentando un perfil en el que el largo decrece de manera casi constante hacia la región posterior. Por otra parte, *Tamandua* presenta esta forma hasta la mitad de las torácicas y luego tienden a tener forma de disco (el largo del centro es menor que el diámetro de la carilla articular) y, a diferencia del anterior, las más elongadas son las últimas cervicales y las primeras torácicas (Figura 2). Algo similar a *Myrmecophaga*,

Tabla 1. Resultados del ANOVA y pairwise comparison de las diferencias en las medidas vertebrales entre los cuatro clados analizados. Los datos fueron agrupados en bins que comprenden el 25% del largo de la columna. En negrita se indican las diferencias significativas entre clados.

	Anova	Tukey's pairwise comparison P-value					
	F test <i>P</i> -value	Mylodontoidea/ Megatherioidea	Mylodontoidea/ <i>Myrmecophaga</i>	Mylodontoidea/ <i>Tamandua</i>	Megatherioidea/ <i>Myrmecophaga</i>	Megatherioidea/ <i>Tamandua</i>	<i>Myrmecophaga</i> / <i>Tamandua</i>
CH, %							
0-25	< 0.0001	< 0.0001	0.0037	< 0.0001	< 0.0001	0.0324	< 0.0001
25-50	< 0.0001	0.0005	< 0.0001	< 0.0001	0.2481	0.0689	0.9001
50-75	< 0.0001	0.0064	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.0001	0.0324
75-100	< 0.0001	0.9983	< 0.0001	0.0004	< 0.0001	0.0003	0.0088
CW, %							
0-25	< 0.0001	< 0.0001	0.0001	0.0061	< 0.0001	< 0.0001	0.3524
25-50	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.8859	< 0.0001
50-75	< 0.0001	0.1489	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.0031	0.0506
75-100	< 0.0001	0.6679	< 0.0001	0.0693	< 0.0001	0.4302	0.0013
CL, %							
0-25	< 0.0001	0.5134	< 0.0001	0.0711	< 0.0001	0.6199	< 0.0001
25-50	< 0.0001	< 0.0001	0.0053	< 0.0001	< 0.0001	0.0221	< 0.0001
50-75	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.2402	0.0005	< 0.0001
75-100	0.0047	0.9259	0.3664	0.0884	0.1285	0.2326	0.0027

pero más atenuado, pasa en los Megatherioidea, con las primeras cervicales siendo las más elongadas y disminuyendo constantemente hacia la región posterior, aunque con una transición entre forma de carrete y de disco ocurriendo en las primeras vértebras torácicas. Mientras que en los Mylodontoidea, todas presentan forma de disco, y el perfil se asemeja a lo que sucede en *Tamandua*, pero mucho más acentuado, con las cervicales muy cortas y aumentando mucho la longitud las primeras torácicas, para luego disminuir gradualmente hacia la región posterior.

Estos resultados muestran que, en *Myrmecophaga* y en menor medida en Megatherioidea, la región anterior de la columna (cervicales y primeras torácicas) están adaptadas para una mayor flexibilidad intervertebral pasiva mientras que presentan articulaciones intervertebrales relativamente rígidas en la región posterior. Tanto en *Tamandua* como Mylodontoidea, también se observa ese incremento en la rigidez a partir de las primeras torácicas y hacia la región posterior. La gran diferencia con los anteriores es que ambos presentan vértebras cervicales más cortas, es decir, más rígidas, y esto se ve notoriamente más exacerbado en los Mylodontoidea. Teniendo en cuenta toda la columna, *Myrmecophaga* tiene los mayores largos relativos del centro, resultando en las articulaciones intervertebrales más pasivamente flexibles y con un mayor rango de movimiento a lo largo de la columna, mientras que los Mylodontoidea tendrían las articulaciones intervertebrales más rígidas o estables.

Si bien el análisis de los taxones agrupados dentro de su clado permite observar de manera general las diferencias entre ellos, es importante tener en cuenta que los taxones que componen el clado Megatherioidea son mucho más dispares entre sí, por ejemplo, *Bradypus*

comparado al resto, o incluso *Megatherium*; mientras que los taxones que componen Mylodontoidea parecerían ser más homogéneos entre sí. Por esta razón, es interesante analizar de manera más individual los taxones que componen cada clado para evaluar posibles diferencias dentro de éstos que no hubieran quedado evidenciadas cuando se analizaron en conjunto.

Al considerar lo que sucede dentro de los dos clados de perezosos, se puede observar que en los Mylodontoidea, si bien existe un grado de variabilidad entre todas las especies en las diferentes medidas del centro, los perfiles son muy similares entre sí, siendo *Paramylodon* el único que se diferencia un poco más significativamente que el resto, pero en gran medida se mantienen los patrones generales que se observaron anteriormente para el grupo. Sin embargo, cuando se analizan por separado las especies que componen a los Megatherioidea, se observa una mayor variabilidad en todas las medidas, y a diferencia de los Mylodontoidea, los perfiles varían de manera significativa a lo que se observaba para el clado en general.

En el caso del CH, en Mylodontoidea (Figura 3A) el único que se diferencia significativamente del perfil medio es *Paramylodon* y se da principalmente por un mayor alto en las torácicas medias. En los Megatherioidea (Figura 3B), tanto *Bradypus* como *Nothrotheriops* difieren significativamente del perfil medio, presentando *Nothrotheriops* unas cervicales y torácicas anteriores mucho más bajas que el resto, mientras que *Bradypus* presenta un perfil más similar al de los Mylodontoidea, incluso no diferenciándose significativamente de *Paramylodon*.

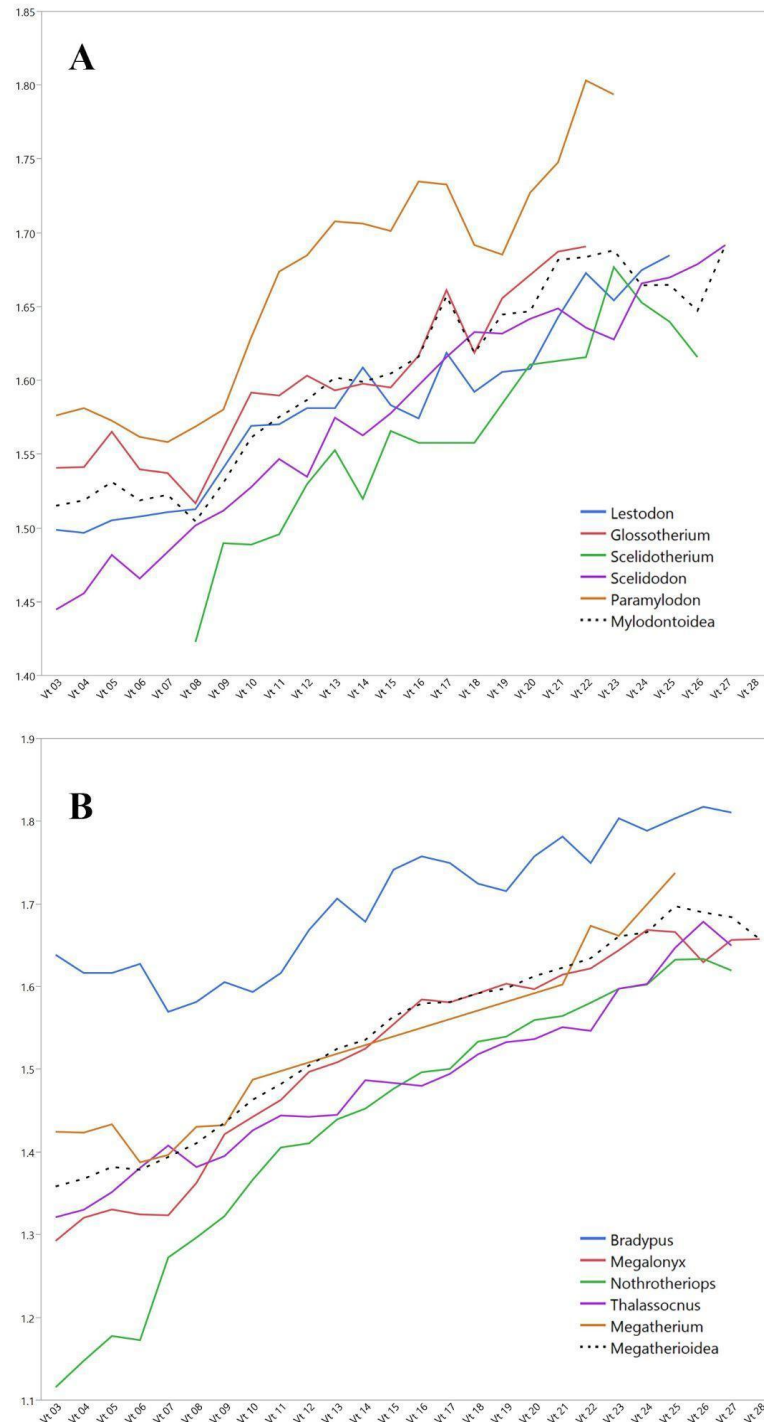


Figura 3. Perfiles vertebrales del CH en cada taxón para los dos clados de perezosos. **A**, Myodontoidea; **B**, Megatherioidea. Las líneas punteadas representan el promedio de cada clado

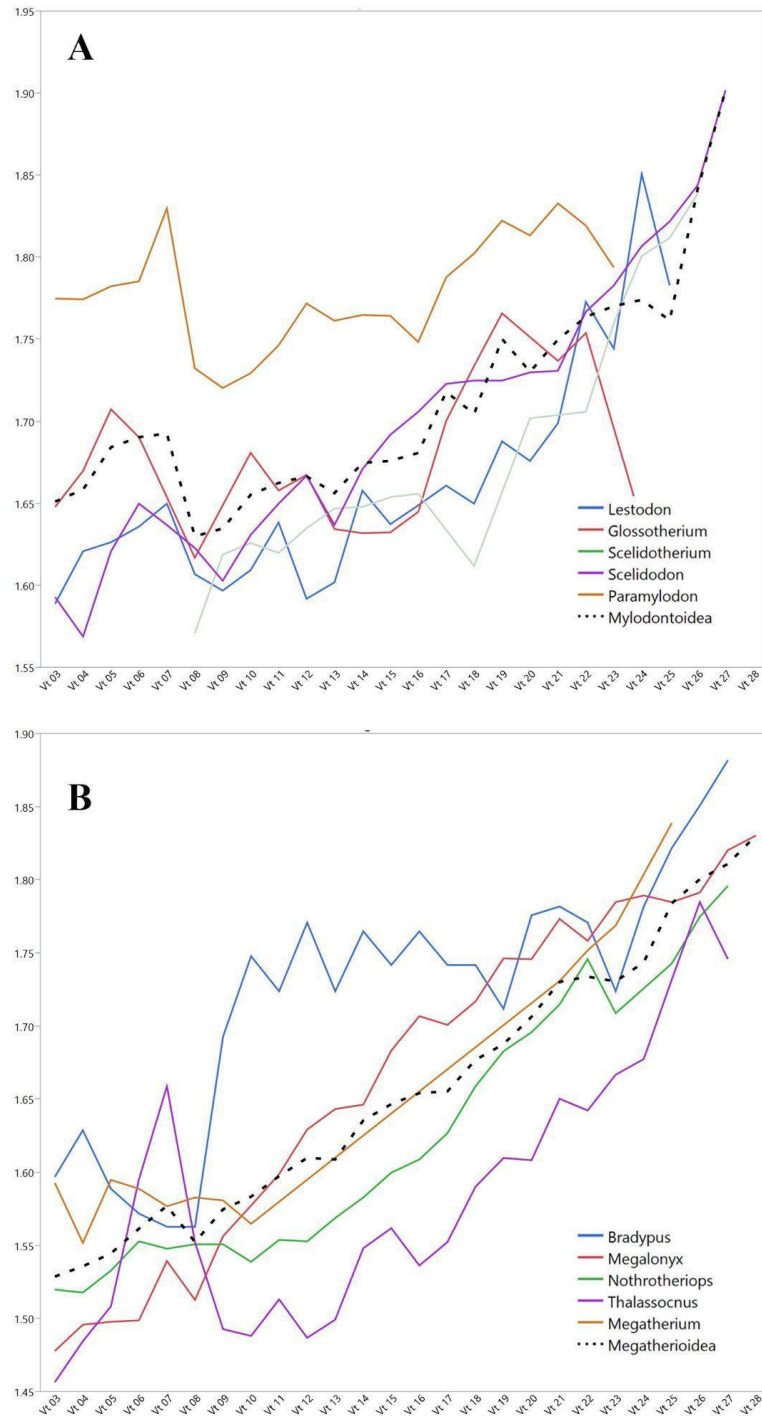


Figura 4. Perfiles vertebrales del CW en cada taxón para los dos clados de perezosos. **A**, Myodontoidea; **B**, Megatherioidea. Las líneas punteadas representan el promedio de cada clado

Para el CW, en Mylodontoidea sucede lo mismo que en el caso anterior, siendo *Paramylodon* el único que se diferencia significativamente por presentar un ancho mayor, aunque la forma del perfil no difiere en gran medida del resto (Figura 4A). En Megatherioidea, nuevamente *Bradypus* se diferencia significativamente de la media, y en este caso, *Thalassocnus* también se diferencia significativamente (Figura 4B). En este último, también es posible observar que no presenta diferencias significativas con el perfil de *Myrmecophaga*, algo que no era evidente cuando se consideraba a Megatherioidea como un conjunto.

En el caso del CL, nuevamente *Paramylodon* es el único que se diferencia significativamente de la media de Mylodontoidea, pero en este caso el perfil sigue manteniendo el mismo patrón que el resto de los taxones de ese clado (Figura 5A). En los Megatherioidea, si bien ninguna de las especies muestra claras diferencias significativas con la media de todo el grupo, es interesante observar que visualmente los perfiles sí se diferencian del perfil medio y entre sí (Figura 5B). En particular, tanto *Nothrotheriops* como *Thalassocnus* muestran un perfil con una forma algo parabólica, muy similar a lo que se observa en *Myrmecophaga*, pero un poco menos acentuado. Mientras que en *Megatherium* y *Megalonix* se observa un perfil más similar al que presentan los Mylodontoidea. Por lo tanto, para esta medida del centro, el perfil medio de Megatherioidea tampoco estaría representando acertadamente lo que se observa en cada especie.

Dadas las diferencias y similitudes observadas en las medidas anteriores, es esperable que la forma del centro presente patrones similares, ya que su cálculo está basado en estas mismas medidas. Efectivamente, es lo que se puede comprobar cuando se analizan las

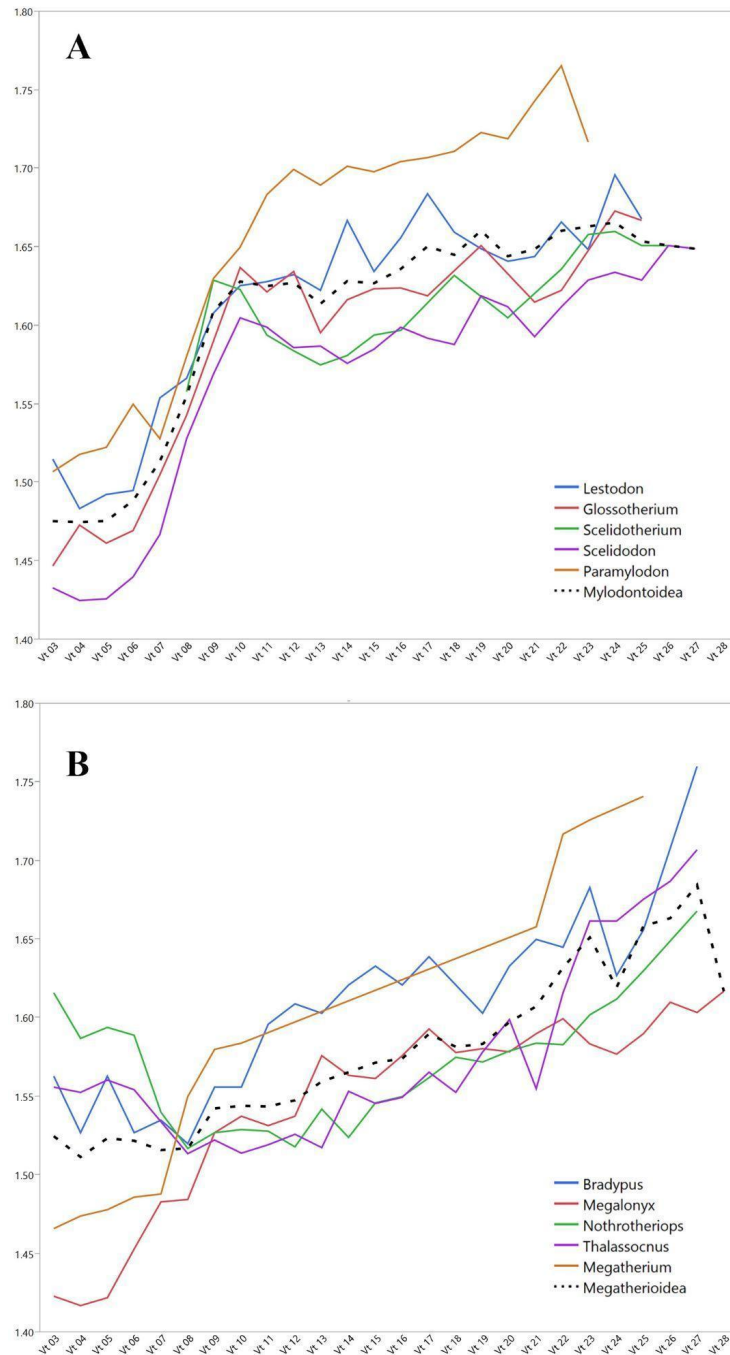


Figura 5. Perfiles vertebrales del CL en cada taxón para los dos clados de perezosos. **A**, Myodontoidea; **B**, Megatherioidea. Las líneas punteadas representan el promedio de cada clado

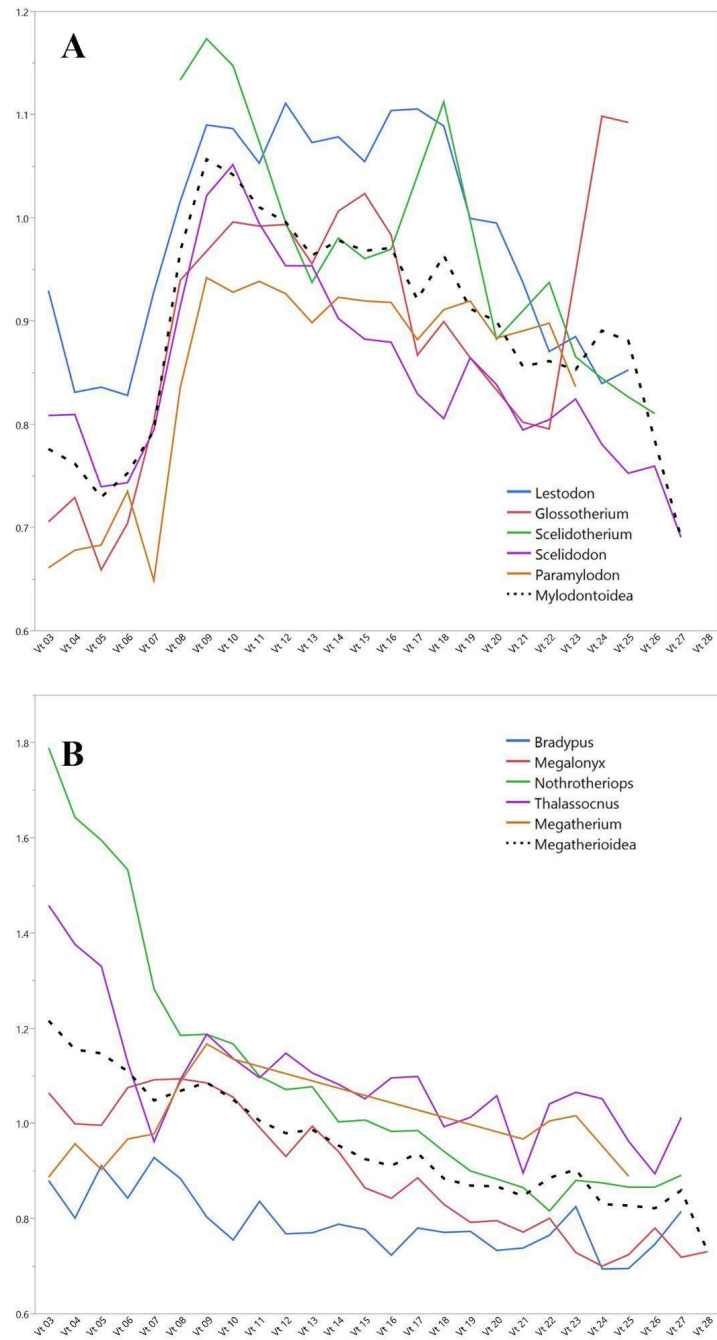


Figura 6. Perfiles vertebrales del CS en cada taxón para los dos clados de perezosos. **A**, Mylodontoidea; **B**, Megatherioidea. Las líneas punteadas representan el promedio de cada clado

especies por separado. En los Mylodontoidea, salvo por alguna pequeña diferencia en algunas regiones, los perfiles de cada especie no difieren de manera significativa de la media del grupo, por lo que ésta representaría bastante bien la forma del centro en este clado (Figura 6A) mientras que en los Megatherioidea, se observan claras diferencias en los perfiles de la forma del centro, lo cual hace que se aparten de lo observado en la media (Figura 6B). Nuevamente, *Nothrotheriops* y *Thalassocnus* presentan un perfil que se asemeja más al de *Myrmecophaga* que al de los otros integrantes de su clado, es decir, presentan una región anterior con articulaciones intervertebrales más pasivamente flexibles que el resto, mientras que *Megalonyx* presenta un perfil muy similar a *Tamandua* y *Megatherium* uno que se asemeja más al de los Mylodontoidea. Por último, *Bradypus* presenta los centros más cortos, por lo tanto más rígidos o estables, y, a la vez, con menor variación a lo largo de toda la columna, lo que hace que no se asemeje a ninguna de las otras especies analizadas.

Estas observaciones muestran que existen variaciones dentro de los dos grandes clados analizados y, por tanto, si bien el analizarlos como un conjunto puede brindar cierta información (como se mostró anteriormente cuando se analizaron los 4 clados), también hay información que se está perdiendo. Hay que tener en cuenta que, en el análisis de la varianza, el valor absoluto de la variable influye en gran medida, es decir, no se está considerando el perfil observado y éste podría ser más importante, ya que estaría mostrando cómo se comportan las vértebras a lo largo de la columna. Si se analizan todos los taxones en conjunto para cada medida del centro, es posible observar algunas agrupaciones que, con ciertas variaciones de los taxones, se mantienen para cada medida (Tabla 2). Se puede considerar que

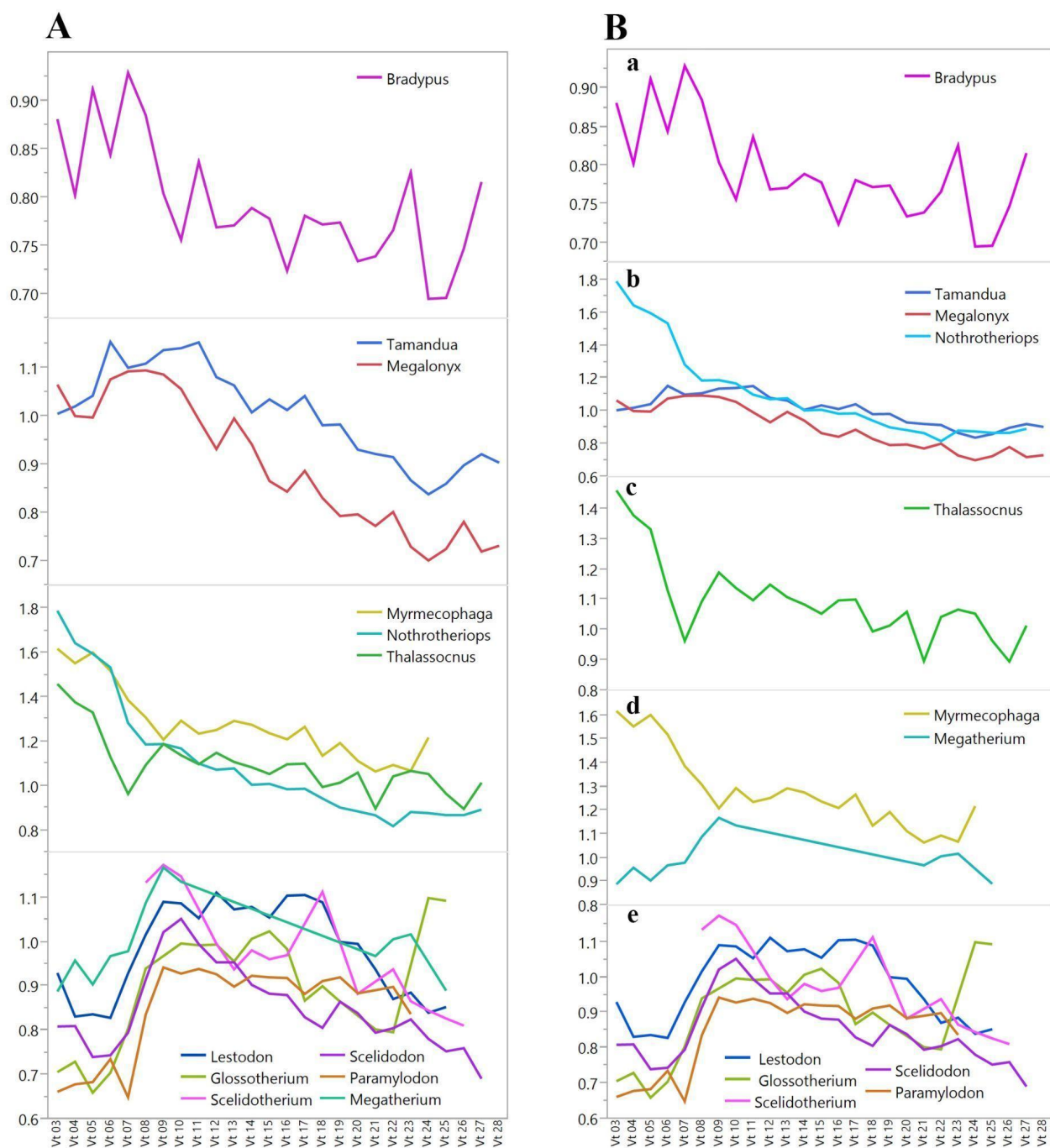


Figura 7. Perfiles vertebrales para cada taxón, agrupados según: **A**, similitud en el CS; **B**, clasificación de hábitos locomotores según la literatura: **a**, arborícolas; **b**, semiarborícolas; **c**, semiacuáticos; **d**, cursoriales; **e**, fosoriales

estas similitudes (o diferencias) podrían estar correlacionadas de manera bastante importante con los distintos hábitos locomotores. Por esta razón, también se incluyen agrupaciones en base a los resultados de trabajos recientes que analizan otras regiones del esqueleto y los agrupan según los distintos hábitos locomotores: cursorial, excavadores, semiacuáticos, semiarborícolas, arborícolas (suspensorios) (de Oliveira & Santos 2018, Serio et al. 2020), para así poder comparar si esas clasificaciones se corresponden con lo que se observa en las vértebras.

Cuando se considera el CS y se analizan todos los taxones en conjunto, se puede observar que es posible separarlas en cuatro grupos (Figura 7A, Tabla 2): un grupo en el que se incluyen *Tamandua* y *Megalonyx*, luego un grupo que incluye a *Myrmecophaga*, *Nothrotheriops* y *Thalassocnus*; otro grupo que incluiría a todos los Mylodontoidea junto con *Megatherium*; y, por último, *Bradypus*, separado del resto de las especies. Como se puede ver en la Figura 7B, al agrupar los datos del CS de acuerdo a los hábitos locomotores propuestos en la literatura, se observan algunas inconsistencias en dichas agrupaciones. Una de las más notoria es entre los que serían considerados por de Oliveira & Santos (2018) como cursoriales (en este caso *Myrmecophaga* y *Megatherium*), aunque también se observa alguna inconsistencia en los perfiles de aquellos considerados como semiarborícolas (*Tamandua*, *Nothrotheriops* y *Megalonyx*)

En el resto de las medidas del centro es posible observar un patrón similar al mencionado para el CS. Para el CH, la diferencia más significativa de acuerdo a los hábitos propuestos por de Oliveira & Santos (2018), se observa nuevamente entre *Myrmecophaga* y

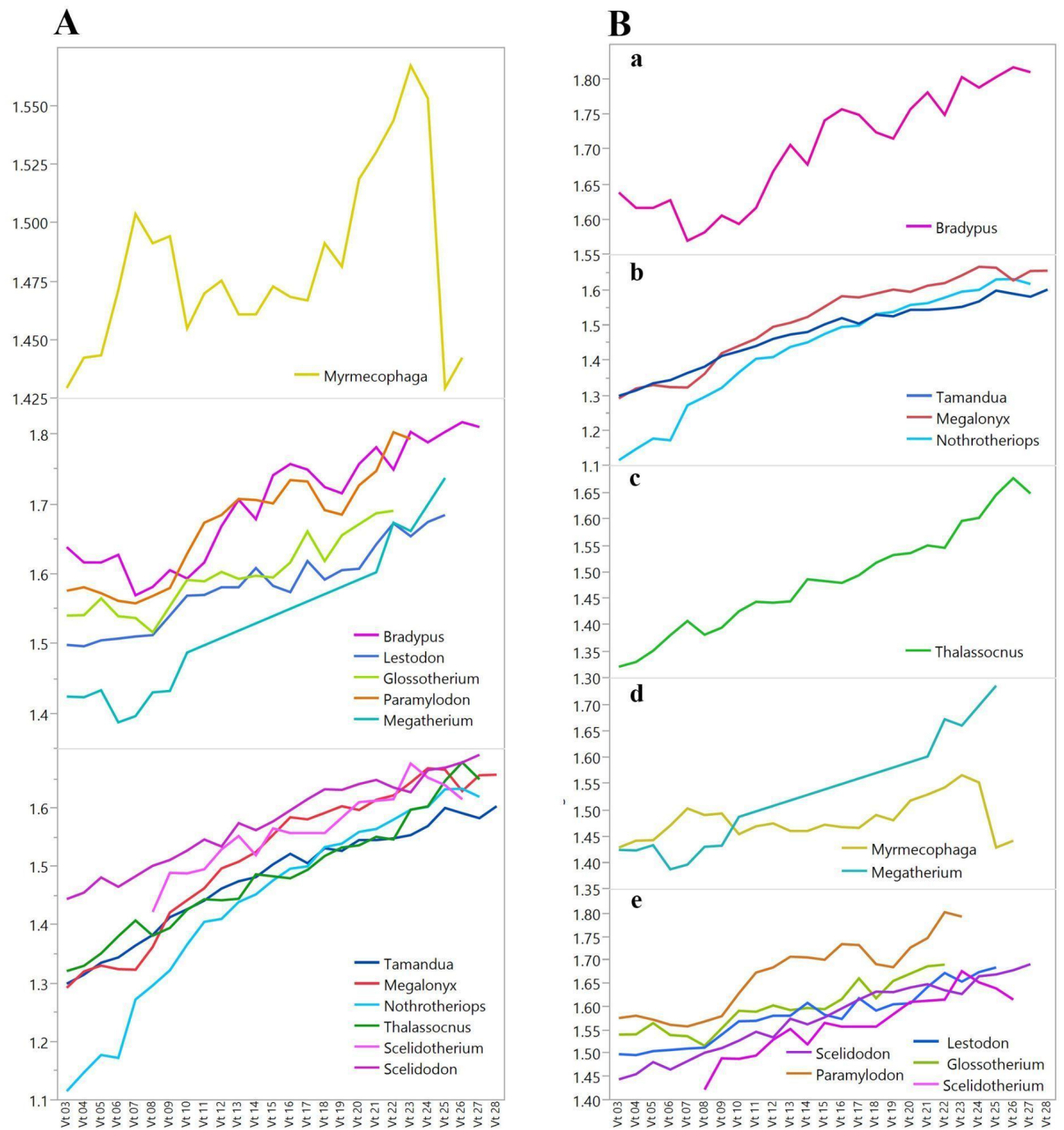


Figura 8. Perfiles vertebrales para cada taxón, agrupados según: **a)** similitud en el CH; **b)** clasificación de hábitos locomotores según la literatura **a**, arborícolas; **b**, semiarborícolas; **c**, semiacuáticos; **d**, cursoriales; **e**, fosoriales

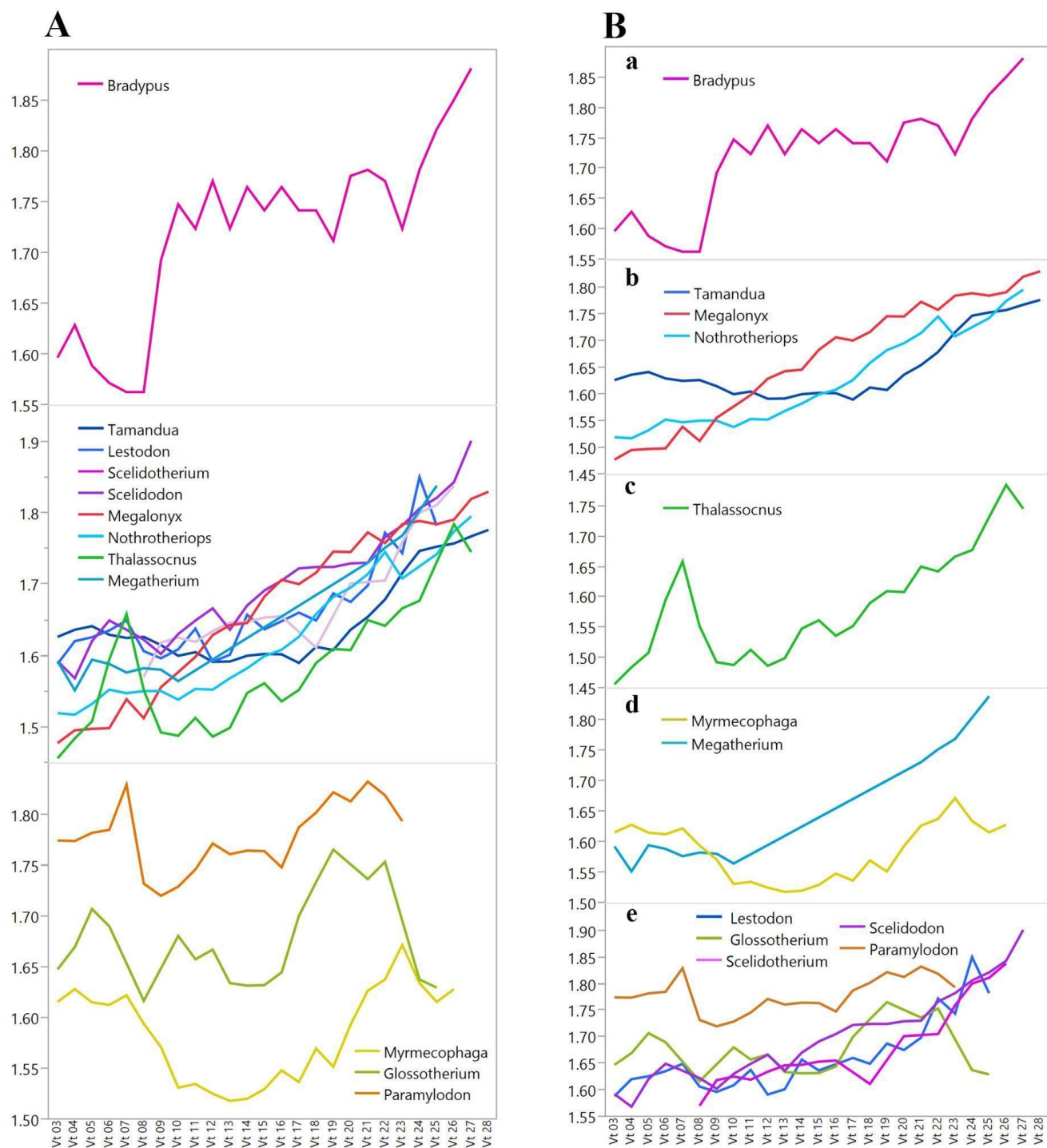


Figura 9. Perfiles vertebrales para cada taxón, agrupados según: **A**, similitud en el CW; **B**, clasificación de hábitos locomotores según la literatura: **a**, arborícolas; **b**, semiarborícolas; **c**, semiacuáticos; **d**, cursoriales; **e**, fosoriales

Megatherium (Figura 8B). Si no se consideran los hábitos a priori (Figura 8A, Tabla 2), se observan tres grupos bastante claros, con *Myrmecophaga* diferenciándose notoriamente del resto. Luego un grupo compuesto por *Lestodon*, *Glossotherium*, *Paramylodon*, *Megatherium* y *Bradypus*, y por último un grupo que incluye a los considerados semiarborícolas, *Tamandua*, *Megalonyx* y *Nothrotheriops*, junto con *Thalassocnus*, *Scelidodon* y *Scelidotherium*.

En el caso del CW, vuelve a observarse una diferencia entre *Myrmecophaga* y *Megatherium* cuando se los considera en conjunto como cursoriales. También se observan algunas inconsistencias en los semiarborícolas y entre los excavadores (Figura 9B). Cuando no se consideran los hábitos propuestos, se pueden observar tres grupos bastante claros. *Bradypus*, separado del resto, luego un grupo que incluye milodóntidos (*Lestodon*, *Scelidotherium* y *Scelidodon*) y megatéridos (*Nothrotheriops*, *Megatherium*, *Megalonyx* y *Thalassocnus*) junto con *Tamandua*. Y por último, un grupo que incluye a *Myrmecophaga*, *Glossotherium* y *Paramylodon* (Figura 9A, Tabla 2).

Finalmente, al considerar el CL, aparece nuevamente la discrepancia en los considerados ambulatorios (*Megatherium* y *Myrmecophaga*) y también entre los semiarborícolas (Figura 10B). Cuando no se consideran los hábitos a priori, se pueden observar solo dos grupos, uno compuesto por *Nothrotheriops*, *Thalassocnus* y *Myrmecophaga* y otro en el que se incluyen el resto de los taxones analizados, *Lestodon*, *Glossotherium*, *Scelidotherium*, *Scelidodon*, *Paramylodon*, *Megalonyx*, *Megatherium*, *Bradypus* y *Tamandua* (Figura 10A, Tabla 2).

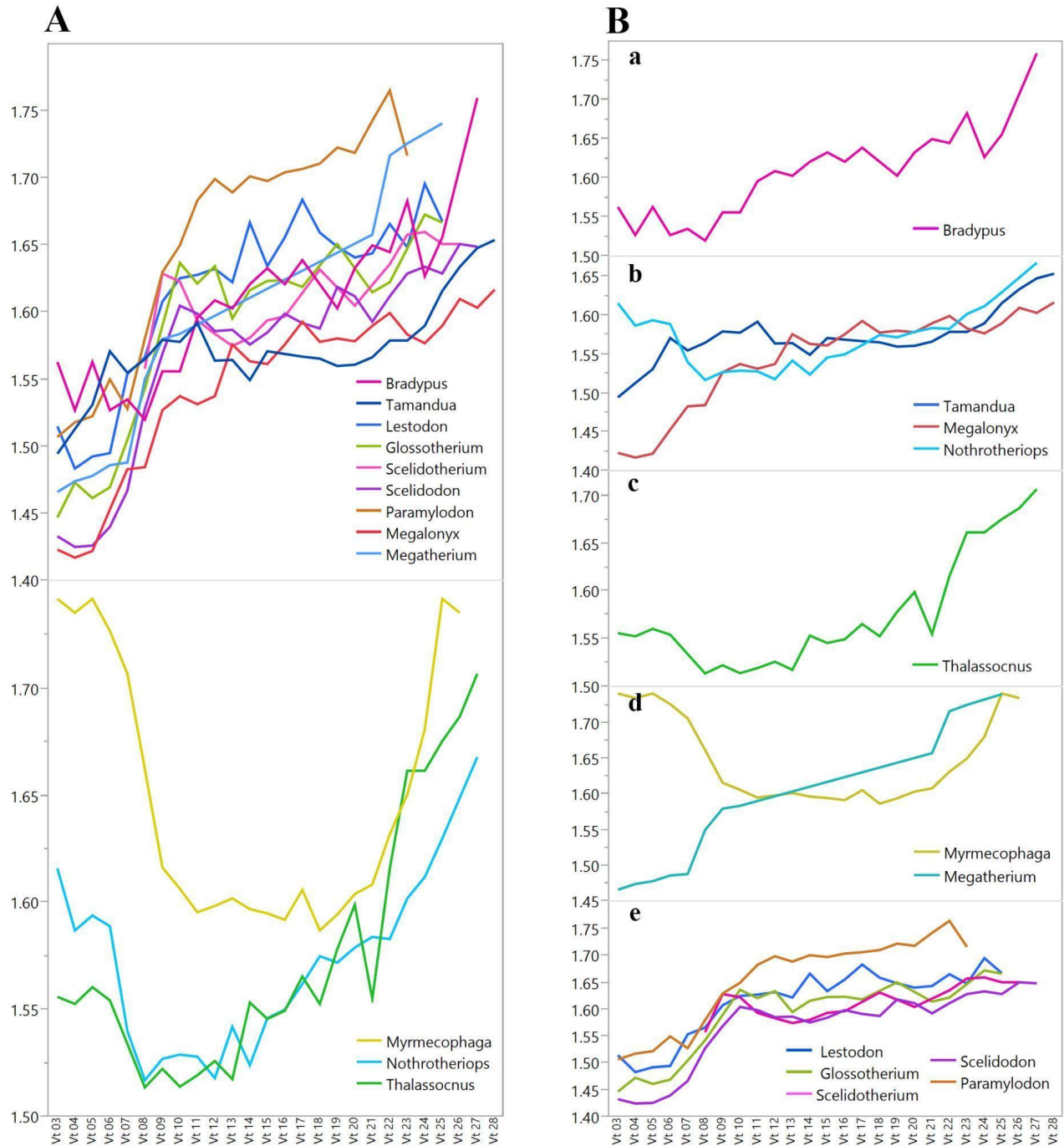


Figura 10. Perfiles vertebrales para cada taxón, agrupados según: **A**, similitud en el CL; **B**, clasificación de hábitos locomotores según la literatura: **a**, arborícolas; **b**, semiarborícolas; **c**, semiacuáticos; **d**, cursoriales; **e**, fosoriales

Tabla 2: Agrupaciones de los taxones según: hábitos propuestos en la literatura; forma del centro (CS); altura del centro (CH); ancho del centro (CW); largo del centro (CL). Los recuadros representan los perfiles promedios de cada grupo.

	arborícolas	<u>semiarborícolas</u>	semiacuáticos	cursoriales	fosoriales
Hábitos literatura	<i>Bradypus</i>	<i>Tamandua</i> <i>Nothrotheriops</i> <i>Megalonyx</i>	<i>Thalassocnus</i>	<i>Myrmecophaga</i> <i>Megatherium</i>	<i>Lestodon</i> <i>Glossotherium</i> <i>Scelidotherium</i> <i>Scelidodon</i> <i>Paramylodon</i>
Grupos según CS	grupo 1	grupo 2	grupo 3	grupo 4	
Grupos según CH	grupo 1	grupo 2	grupo 3		
Grupos según CW	grupo 1	grupo 2	grupo 3		
Grupos según CL	grupo 1	grupo 2			
	<i>Tamandua</i> <i>Bradypus</i> <i>Lestodon</i> <i>Scelidotherium</i> <i>Scelidodon</i> <i>Megatherium</i> <i>Megalonyx</i> <i>Glossotherium</i> <i>Paramylodon</i>	<i>Myrmecophaga</i> <i>Nothrotheriops</i> <i>Thalassocnus</i>			

Momento de resistencia

Los perfiles de momento de resistencia de los cuatro clados analizados (es decir, las especies agrupadas según su afinidad filogenética) muestran cuatro perfiles bastante diferenciados aunque con algunas similitudes entre ellos (Figura 11). En particular, los Megatherioidea presentan un perfil muy similar a *Tamandua*, en el que se observa un incremento casi constante en el momento de resistencia desde las cervicales hacia las lumbares, mientras que el perfil de los Mylodontoidea se asemeja un poco más a *Myrmecophaga*, particularmente en la región más anterior, donde se observa esa especie de cima y luego hay un incremento hacia las posteriores. En *Myrmecophaga*, ese incremento se da a partir de las torácicas más posteriores, mientras que en Mylodontoidea se da desde las primeras torácicas.

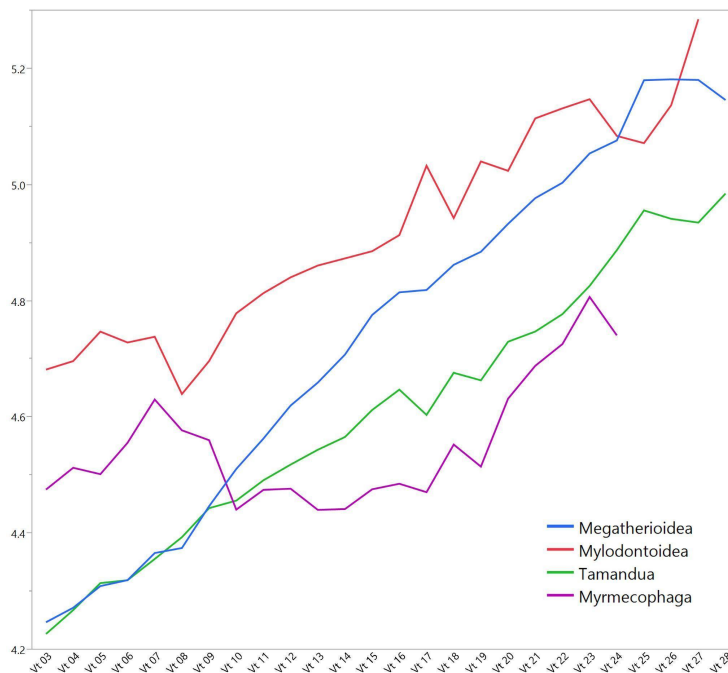


Figura 11: perfiles vertebrales del momento de resistencia del centro para los cuatro clados evaluados

Si se comparan estos resultados con los originales propuestos por Slijper (1946) para diferentes tipos de mamíferos cuadrúpedos y bípedos, se observa que el momento de resistencia en *Myrmecophaga* se corresponde bastante bien con las curvas de Tipo II, representada por cuadrúpedos de pequeño o mediano tamaño como el perro o león (Slijper 1946). Por otra parte, en *Tamandua*, la curva del momento de resistencia se corresponde muy bien con el tipo de curva que Slijper presente para los mamíferos bípedos (como el humano), aunque este tipo de curva también se observa en cuadrúpedos arborícolas (Tipo Ia, como en algunos primates). En estos dos casos, las curvas se corresponden muy bien con los hábitos locomotores de cada uno de ellos, es decir, terrestre o cursorial, en el caso de *Myrmecophaga*, y semiarborícola en *Tamandua*. En el caso de los perezosos, la curva de Megatherioidea se asemejaría mucho a la de semiarborícolas o bípedos, mientras que la de Mylodontoidea presentaría más semejanza con la curva de Tipo Ib (aunque con cierta diferencia en la región más anterior), la cual Slijper presenta para animales cuadrúpedos que pasan gran parte del tiempo en postura bípeda y, por tanto, la curva de momento de resistencia se muestra intermedia entre los cuadrúpedos y bípedos.

Haciendo el análisis de varianza y comparación de medias para cada especie, se observan ciertas diferencias dentro de cada clado, con agrupaciones similares a lo que se ve en el CS (*centrum shape*), aunque con algunas variaciones. Incluso estas agrupaciones no varían mucho cuando se analizan las distintas regiones por separado. Lo más notorio es la agrupación entre *Bradypus* y *Paramylodon*. De esta forma, se pueden observar al menos tres grandes grupos.

Cuando se consideran las agrupaciones por hábito de acuerdo a la literatura (Figura 12B), se observa como en los casos anteriores una diferencia entre *Myrmecophaga* y *Megatherium*, dos especies propuestas como cursoriales. Asimismo, también se puede observar cierta discrepancia dentro del grupo de excavadores. Al considerar estas diferencias en los perfiles y sin tener en cuenta los hábitos propuestos, es posible agruparlos en tres (o cuatro) grupos (Figura 12A). Se puede observar un grupo compuesto por *Thalassocnus*, *Megalonyx*, *Nothrotheriops* y *Tamandua*, al que se lo podría considerar como un grupo de especies semiarborícolas/semiacuáticas, ya que el perfil de *Thalassocnus* prácticamente no difiere de los anteriores. Luego, *Myrmecophaga* y un grupo compuesto por *Glossotherium*, *Paramylodon* y *Bradypus*, que se considerarían dos grupos de especies más cuadrúpedas o cursoriales. Si bien el perfil de *Myrmecophaga* podría considerarse de manera conjunta con el de estos perezosos, ya que son muy similares, presenta ciertas diferencias en la región media de la columna, por lo que a efectos de estas agrupaciones también podría ser considerado aparte. Y por último, otro grupo con un perfil intermedio entre los dos anteriores, en el que se encuentran *Lestodon*, *Scelidodon*, *Scelidotherium* y *Megatherium*, al que se lo podría considerar como un grupo de especies bípedas o semierectas.

El grupo de los “cuadrúpedos” (o cursoriales que adoptan posturas semierectas en menor proporción) parecería ser el más heterogéneo, sobre todo por la inclusión de *Bradypus*, aunque esto tiene bastante sentido. Si bien *Bradypus* es una especie arborícola, es comúnmente considerado como suspensorio (de la misma forma que *Choloepus*, el otro género de perezosos arborícolas actuales) para diferenciarlo de otras especies arborícolas y, a diferencia de otros mamíferos suspensorios, esto lo hacen mediante sus cuatro miembros y sin

utilizar un movimiento de péndulo (Nyakatura y Andrada 2012), por lo que a los efectos de la resistencia en la columna, sería como un cuadrúpedo en posición invertida.

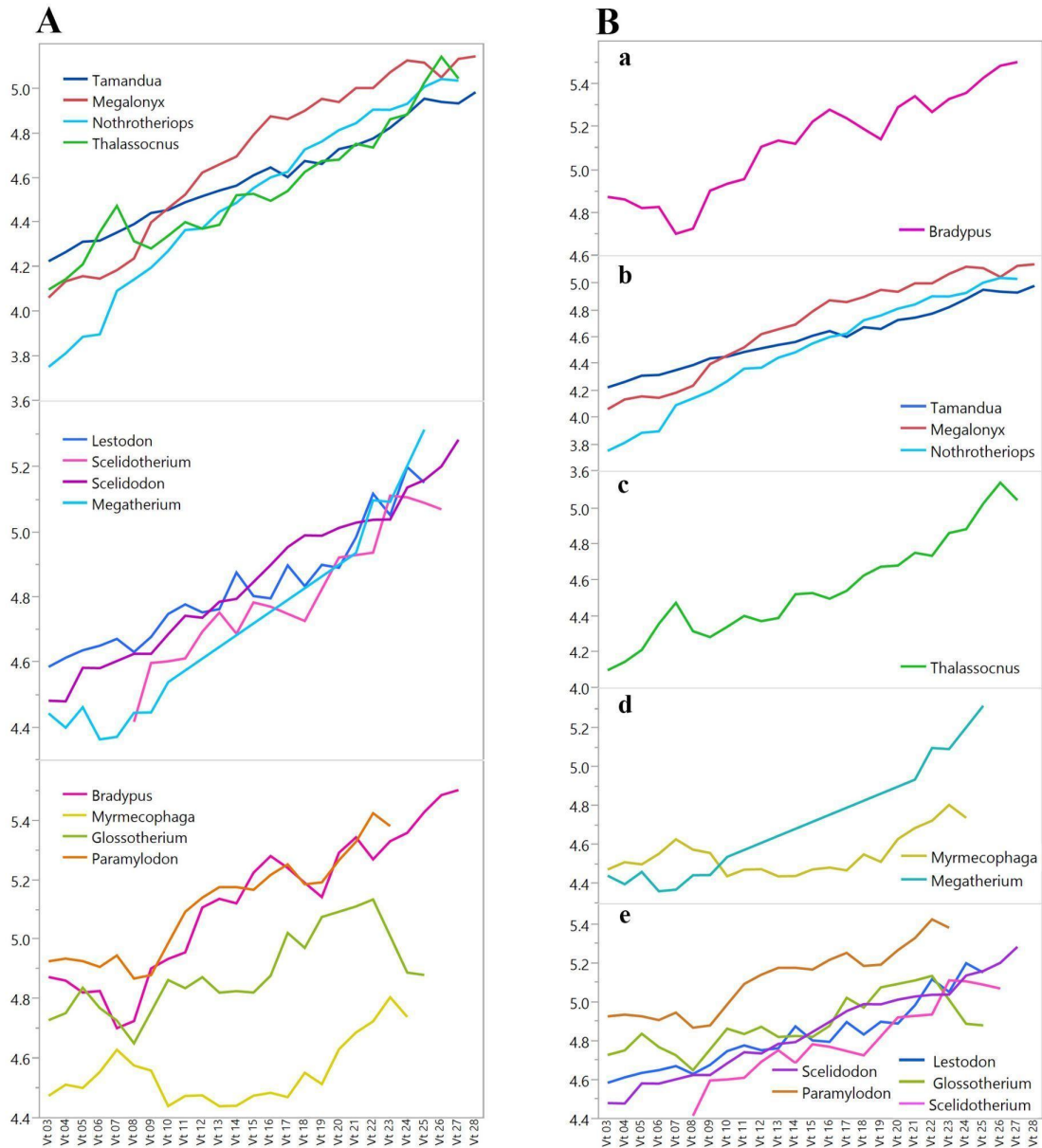


Figura 12. Perfiles vertebrales para cada taxón, agrupados según: **A**, similitud en el momento de resistencia; **B**, clasificación de hábitos locomotores según la literatura: **a**, arborícolas; **b**, semiarborícolas; **c**, semiacuáticos; **d**, cursoriales; **e**, fosoriales

Es interesante notar que estos agrupamientos (Figura 13) difieren algo de los obtenidos según CS, particularmente el cambio entre los perezosos que se agrupan con *Myrmecophaga* y *Tamandua*. Es decir, en el análisis del CS, *Nothrotheriops* y *Thalassocnus* se agrupaban con *Myrmecophaga*, mientras que analizando el Momento de Resistencia, éstos se agrupan mejor con *Tamandua*. Esto sin duda es debido a que no se está tomando en cuenta el CL para el momento de resistencia y, en *Myrmecophaga*, *Nothrotheriops* y *Thalassocnus*, éste tiene un comportamiento distinto al resto, siendo notoriamente más largo, particularmente en la región anterior de la columna. Biomecánicamente, implicaría que esa región de la columna resiste mejor las flexiones, especialmente cuando está sometida a fuerzas mayores.

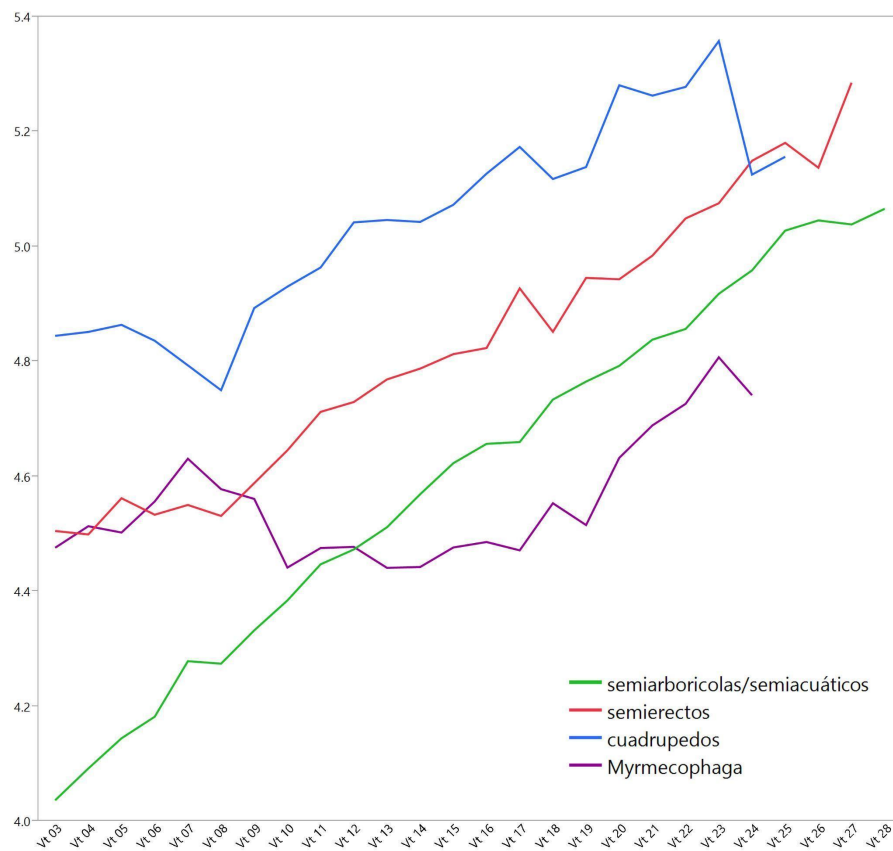


Figura 13. Perfiles vertebrales promedios para cada grupo obtenido a partir del momento de resistencia

Morfometría geométrica

La morfometría geométrica se refiere al análisis cualitativo y/o cuantitativo de la forma y difiere de la morfometría lineal en que estudia los cambios, a través del análisis de los desplazamientos en el plano o en el espacio de un conjunto de puntos discretos denominados *landmarks* (Aguirre y Jiménez-Prado 2018). Una de las principales ventajas de la morfometría geométrica es que permite el estudio de la forma manteniendo su configuración geométrica intacta, es decir, en vez de estudiar a la forma como una serie de medidas lineales difícilmente relacionables entre sí, se considera a la forma en su totalidad, como existe realmente en la naturaleza (Aguirre y Jiménez-Prado 2018).

A través de los análisis de morfometría geométrica, se ha mostrado que tanto las especializaciones ecológicas como los patrones de desarrollo pueden verse reflejados en la morfología de las vértebras, ya sea analizando vértebras individuales, así como a lo largo de toda la columna vertebral (Johnson et al. 1999; Chen et al. 2005; Shapiro 2007; Pierce et al. 2011; Jones and German 2014; Ward and Mehta 2014; Head and Polly 2015; Böhmer et al. 2015; Jones and Pierce 2015; Werneburg et al. 2015; Randau et al. 2016; Urošević et al. 2016; Randau et al. 2017).

Para complementar los análisis lineales realizados en el centro vertebral, se realizó un análisis de morfometría geométrica considerando toda la vértebra para evaluar de esta forma la variabilidad en los taxones analizados y su correlación con los hábitos locomotores.

Metodología

Para este análisis, se utilizaron los mismos taxones que en los anteriores, con la excepción de *Megalonyx*, que no pudo incluirse ya que solo se contaba con dimensiones lineales tomadas de la literatura; por otra parte, se pudieron incluir algunos especímenes de taxones representantes del grupo de perezosos de las Antillas (*Acratocnus*, *Neocnus* y *Parocnus*). En total, se analizaron fotografías de la vista anterior de 391 vértebras pertenecientes a 16 taxones.

Se definieron 16 landmarks de tipo II en la vista anterior de las vértebras (Figura 14, Tabla 3) y fueron digitalizados utilizando el programa tpsDig2 (v. 2.31). Luego de digitalizados los landmarks, se procedió a realizar los análisis en el programa MorphoJ (v. 1.07a, Klingenberg, 2011). Se realizó el Análisis de Procrustes Generalizado, el cual superpone las coordenadas de cada landmark eliminando los efectos de traslación, rotación y escala (Rohlf y Slice, 1990). Posteriormente se realizó una regresión multivariada utilizando las coordenadas Procrustes como la variable dependiente y el tamaño del Centroide como variable independiente para evaluar el porcentaje de alometría de los datos. Si el resultado de esta regresión muestra un porcentaje de alometría mayor al 10% quiere decir que el tamaño está teniendo una influencia muy importante en los resultados. Para asegurar que los resultados observados sean totalmente independientes del tamaño y respondan solo a la variación en la forma, los análisis subsiguientes se realizan sobre los residuos de la regresión.

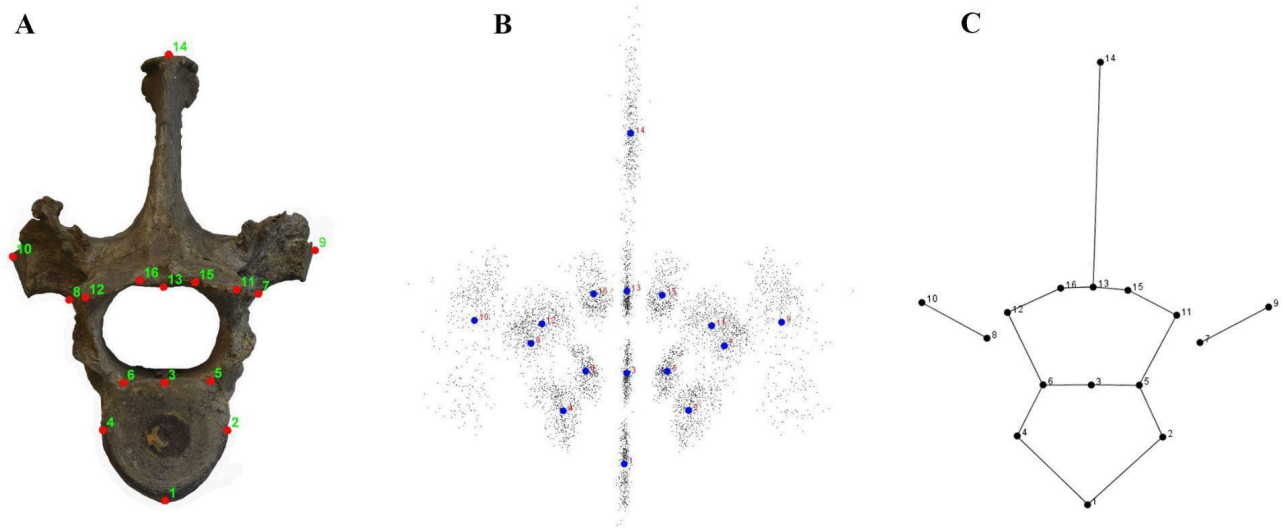


Figura 14. A, Vértebra torácica en vista anterior mostrando el posicionamiento de los landmarks; B, nube de landmarks mostrando el total de los datos analizados; C, diagrama de líneas para mostrar la forma obtenida en los análisis de componentes principales

A partir de los residuos, se realizaron análisis de componentes principales (PCA) y análisis de variantes canónicas (CVA). También se definieron varios clasificadores, tanto para facilitar la visualización de los datos, en base a los taxones, como la posición de cada vértebra, o las regiones de la columna (Cv, Tx, Lb), así como también para ser utilizados en el CVA. Para este último caso, se utilizaron los hábitos locomotores como clasificador. Dadas las diferencias observadas en la sección previa, se clasificaron en dos bloques, uno en base a los hábitos definidos en la literatura, y otro en base a los grupos definidos a partir del análisis del momento de resistencia.

Tabla 3: Descripción de los landmarks

Número	Descripción
1	Margen ventral de la línea media del centro
2	Margen lateral izquierdo del centro
3	Margen dorsal de la línea media del centro
4	Margen lateral derecho del centro
5	Contacto medial derecho entre el centro y el arco neural
6	Contacto medial izquierdo entre el centro y el arco neural
7	Contacto ventrolateral derecho entre la apófisis y el centro/arco neural
8	Contacto ventrolateral izquierdo entre la apófisis y el centro/arco neural
9	Borde lateral derecho de la apófisis transversa/proceso lumbar transverso
10	Borde lateral izquierdo de la apófisis transversa/proceso lumbar transverso
11	Margen ventrolateral izquierdo de la faceta articular prezigapofisaria
12	Margen ventrolateral derecho de la faceta articular prezigapofisaria
13	Margen ventral de la línea media del arco neural
14	Margen dorsal de la espina neural
15	Margen dorsomedial derecho de la faceta articular prezigapofisaria
16	Margen dorsomedial izquierdo de la faceta articular prezigapofisaria

Resultados

El resultado de la regresión lineal entre las coordenadas Procrustes (es decir, lo que se obtiene luego del análisis de Procrustes) y el Log Centroid Size, muestra un porcentaje de alometría de 13.626 % lo cual indica una importante influencia del tamaño. Esto se observa claramente en la Figura 15, en la cual los taxones que presentan menor Centroid Size (es decir, los de menor tamaño) presentan valores menores en la regresión, mientras que los de mayor tamaño (mayor Centroid Size) presentan valores mayores en la regresión. Por esta razón, se utilizarán los residuos de la regresión para realizar los siguientes análisis.

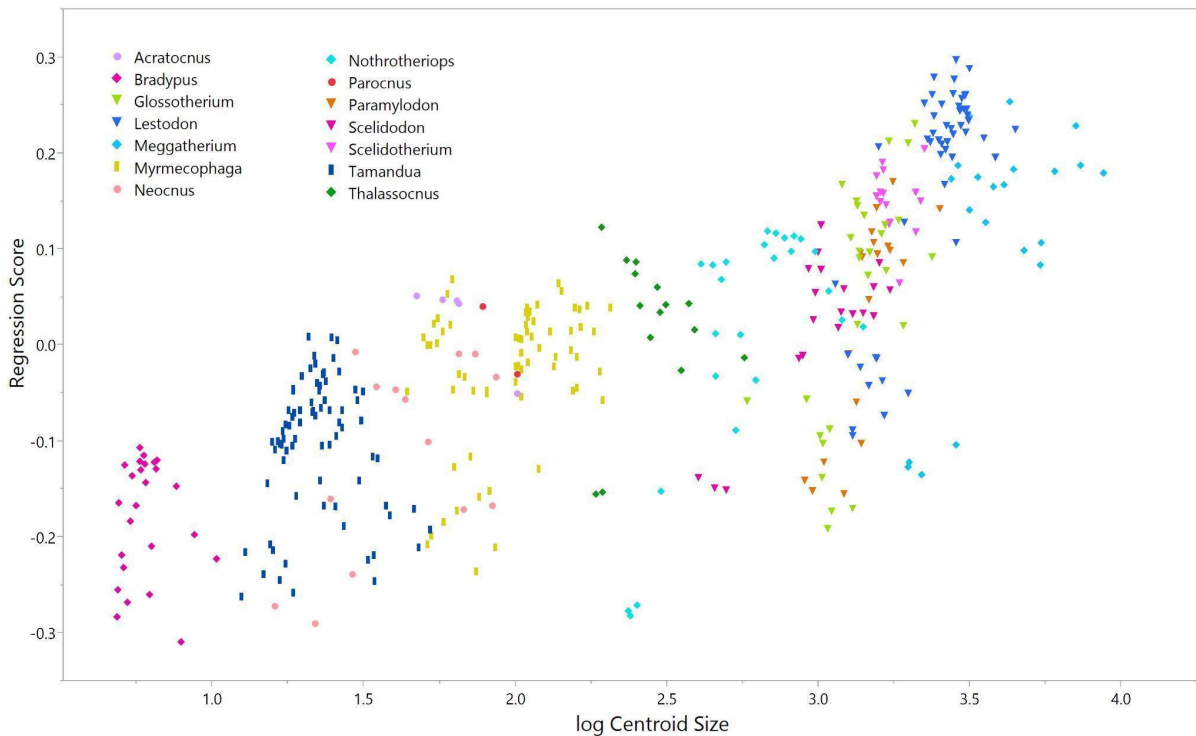


Figura 15. Gráfico obtenido de la regresión lineal de las Coordenadas Procrustes vs el log Centroid

Size. ◊Meggatherioidea; ▼Mylodontoidea; ● Perezosos de las Antillas; ■ Vermilinguas

Se realizó el análisis de componentes principales (PCA) en el total de datos, con todos los taxones y todas las vértebras juntas. Los resultados de este PCA muestran que la mayor parte de la varianza (93.5%) es explicada por los primeros cuatro componentes: PC1 70.3%, PC2 14.9%, PC3 5.9% y PC4 2.3%.

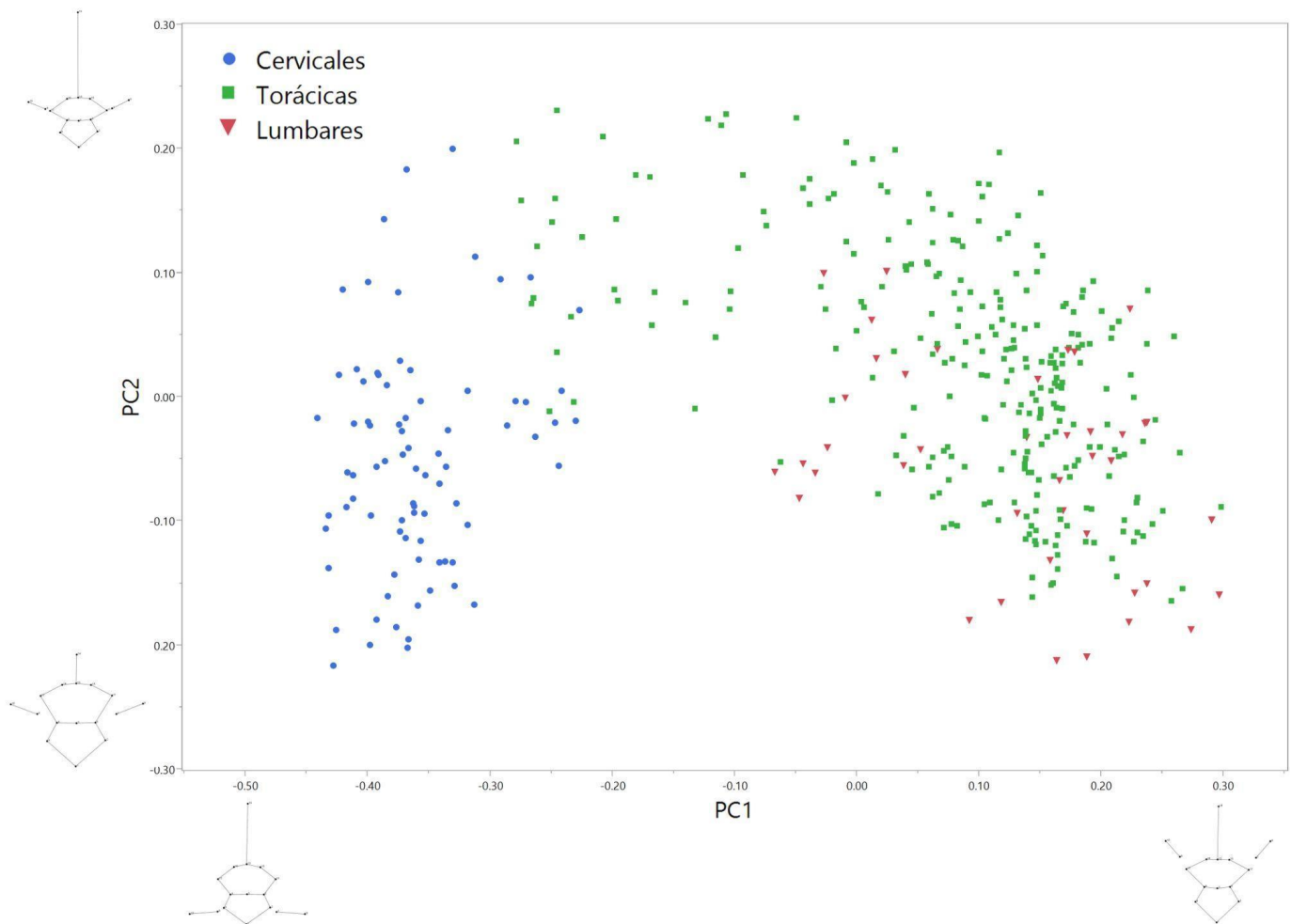


Figura 16. Gráfico del análisis de componentes principales mostrando la distribución de las vértebras en el Componente Principal 1 vs Componente Principal 2. Se señalan las tres regiones de la columna y las formas obtenidas para cada extremo de los componentes.

Como se observa en la Figura 16, se aprecia una separación en el morfoespacio principalmente entre las cervicales y las toracolumbares y una forma de parábola respecto al PC2, con las vértebras en la región central presentando principalmente una espina dorsal más alta y un desplazamiento más lateral y ventral de las prezigapófisis.

Si bien se observa cierta dispersión en los datos, se puede realizar un promedio de las observaciones en base a su posición, para evaluar mejor cómo se comporta cada vértebra en el conjunto de los datos totales (Figura 17).

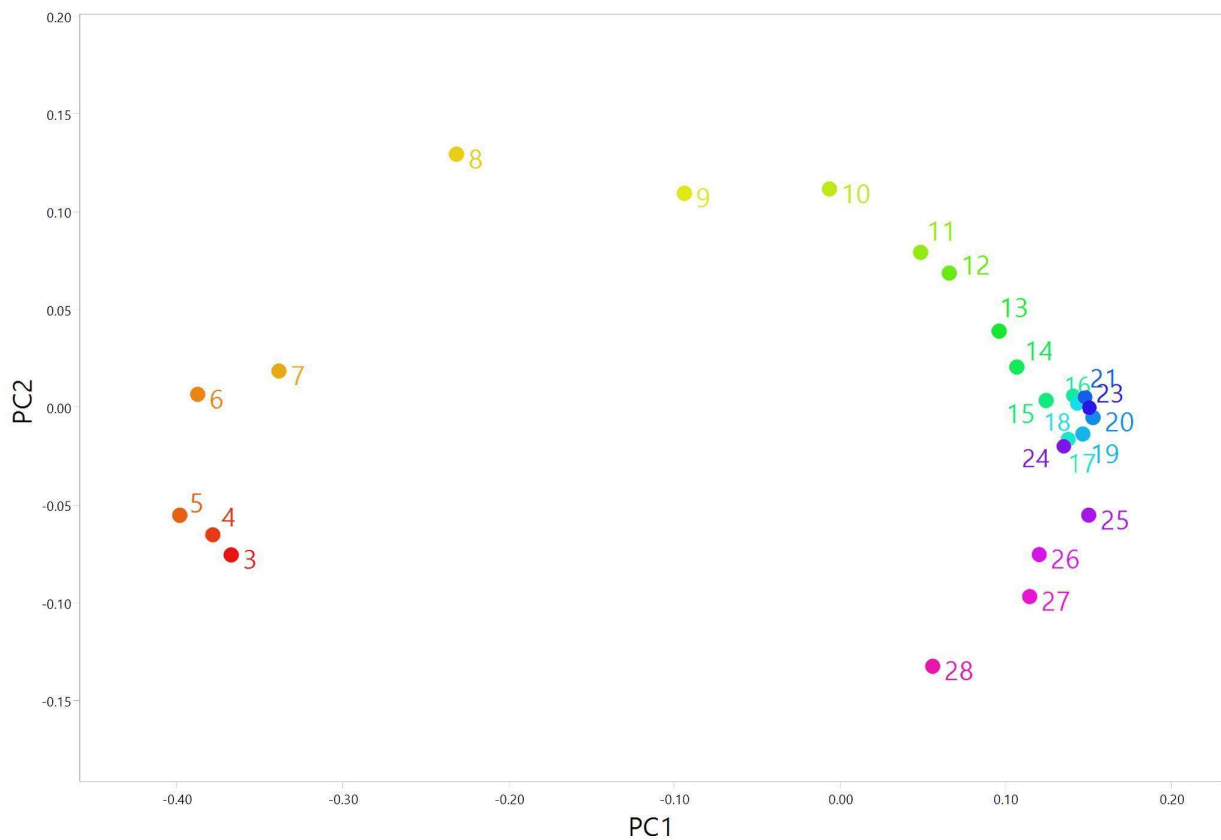


Figura 17. Gráfico del análisis de componentes principales mostrando la distribución del promedio de cada posición de las vértebras en PC1 vs PC2

De esta forma se observa claramente que las tres primeras cervicales se ubican hacia el extremo negativo del PC1 y del PC2, a medida que se avanza hacia la región posterior, las últimas dos cervicales se ubican en una región más positiva del PC2. Las primeras tres vértebras torácicas (vértebras 8, 9 y 10) son las que se ubican en el extremo más positivo del PC2, y en la región central del PC1. A partir de la vértebra 11 (T4), se empiezan a ubicar nuevamente hacia el extremo negativo del PC2. Esto muestra una clara separación en el morfoespacio entre las cervicales y las torácicas posteriores a T3, mientras que las tres primeras torácicas se separan de ambas regiones.

Si bien estos promedios por posición son útiles para mostrar el comportamiento general de las vértebras en el morfoespacio, no permiten explicar la dispersión de los datos observados. Para analizar esta dispersión, se pueden considerar los hábitos locomotores definidos a partir de la bibliografía, así como también los definidos en la sección previa. De esta manera, se pueden observar algunas tendencias que mostrarían una cierta separación en el morfoespacio entre los distintos hábitos (Figura 18A). Cuando se analiza la dispersión en base a las agrupaciones definidas utilizando el momento de resistencia, también es posible observar cierta segregación de los datos (Figura 18B).

Para evaluar mejor las posibles tendencias, en base tanto a los hábitos definidos en la literatura como a las agrupaciones en base al momento de resistencia, se realizó nuevamente un promedio de las observaciones pero esta vez en considerando la posición y los hábitos de manera conjunta..

Al considerar los hábitos definidos en la literatura (Figura 19), se puede observar claramente que *Bradypus* (la única especie completamente arborícola o suspensoria), se separa

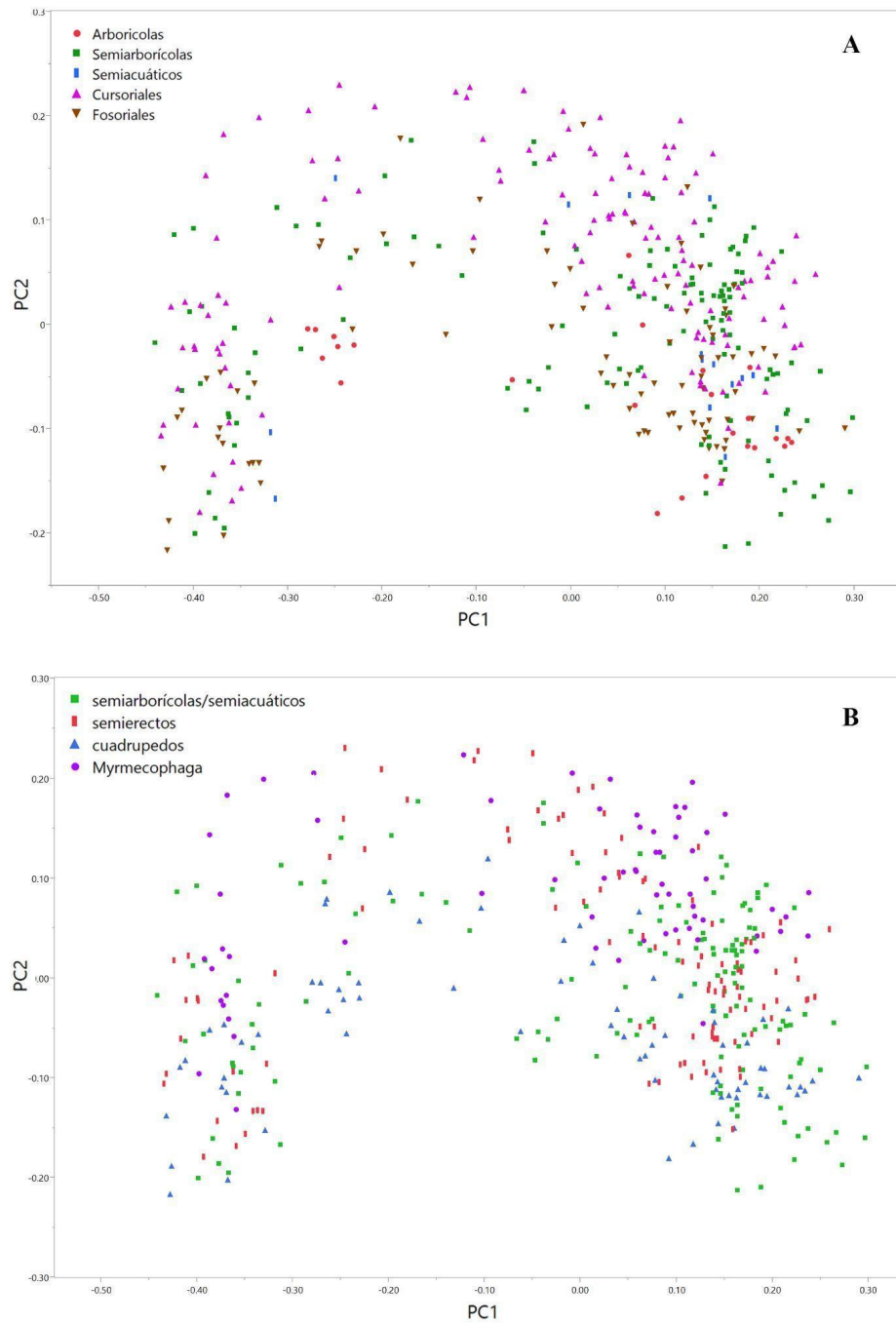


Figura 18. Gráfico del análisis de componentes principales mostrando la distribución de las vértebras según la clasificación basada en: **A**, hábitos definidos en la literatura; **B**, grupos según momento de resistencia

notoriamente del resto de los grupos, no mostrando claramente esa especie de parábola que se produce en el PC2 a medida que se avanza en la serie. Mientras que los de hábito cursorial muestran la parábola más extrema junto con los de hábito semiacuático, los fosoriales y semiarborícolas presentan valores intermedios. También es importante mencionar que estas diferencias responden en gran medida a la variación de T1-T3, aunque igualmente es posible observar cierta separación en el resto de las vértebras, principalmente en la región más posterior.

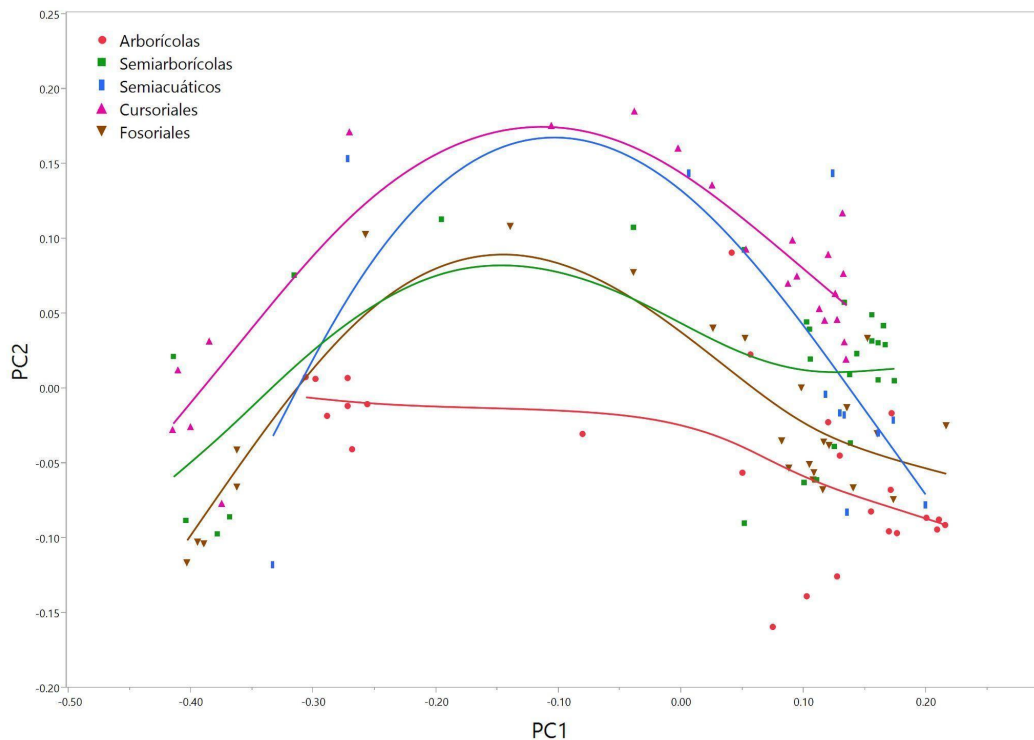


Figura 19. Gráfico del análisis de componentes principales mostrando la distribución y trayectoria del promedio de cada posición de las vértebras para los distintos hábitos definidos en la literatura

Por otra parte, al considerar las agrupaciones en base al momento de resistencia (Figura 20), se pueden apreciar tendencias un poco más marcadas entre las diferentes agrupaciones. En este caso, tanto *Myrmecophaga* como la agrupación “semierectos” presentan las parábolas más elevadas, aunque entre estos dos grupos se observa que difieren principalmente en la posición de las torácicas posteriores y lumbares, ya que en *Myrmecophaga* se ubican en una posición más positiva del eje PC2. El grupo de “cuadrúpedos” presenta los valores más negativos respecto al PC2, por lo que la parábola que describen las vértebras se encuentra en una posición mucho más inferior. Mientras que el grupo de “semiarborícolas” presenta una parábola intermedia entre los anteriores grupos, pero muestra valores muy similares a los “semierectos” en cuanto a las vértebras más posteriores.

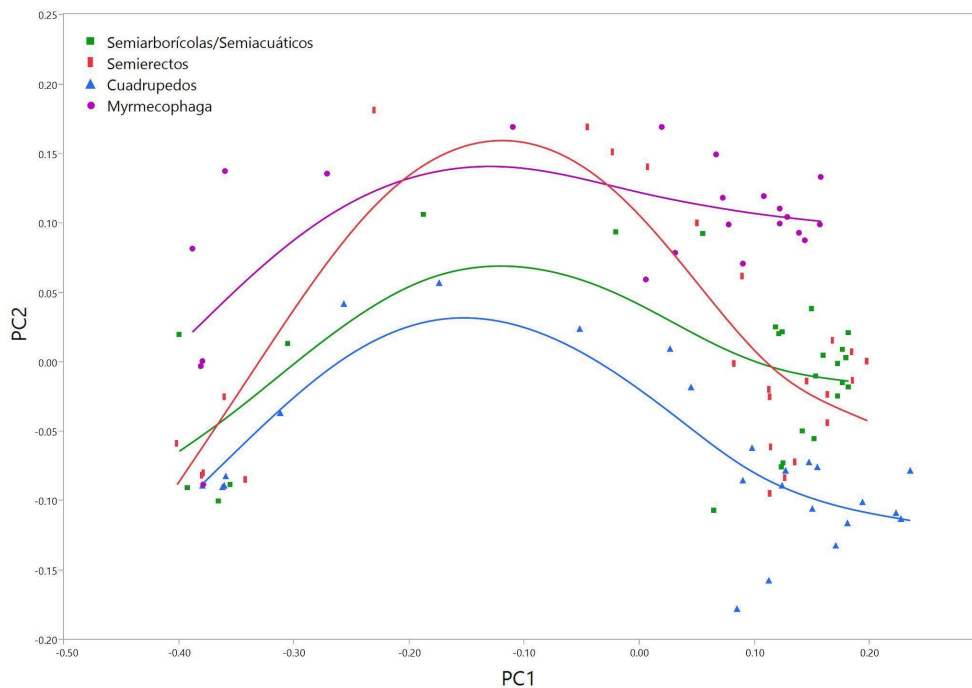


Figura 20. Gráfico del análisis de componentes principales mostrando la distribución y trayectoria del promedio de cada posición de las vértebras para las agrupaciones en base al momento de resistencia

Para evaluar mejor las diferencias (o similitudes) en los resultados de estas dos clasificaciones (hábitos según literatura y grupos según momento de resistencia), se realizó un Canonical Variate Analysis (CVA); éste es un método utilizado para encontrar las características de forma que mejor distinguen entre múltiples grupos de especímenes. En primera instancia se realizó el CVA para cada clasificación utilizando el total de los datos.

Como se puede observar en la Tabla 4, se aprecian más diferencias significativas entre los grupos basados en el momento de resistencia (solo los semierectos y semiarborícolas no presentan diferencias significativas entre ellos), que entre los hábitos a partir de la literatura (solo los terrestres presentan diferencias significativas con el resto).

Tabla 4: Resultados CVA para las clasificaciones según los hábitos propuestos en la literatura y según los grupos del momento de resistencia. Números en negrita muestran diferencias significativas

Hábitos literatura	<i>Arborícolas</i>	<i>Fosoriales</i>	<i>Semiacuáticos</i>	<i>Semiarborícolas</i>
<i>Fosoriales</i>	0,1242			
<i>Semiacuáticos</i>	0,3460	0,1378		
<i>Semiarborícolas</i>	0,1312	0,0514	0,4141	
<i>Cursoriales</i>	0,0026	0,0006	0,0450	0,0007
Grupos Momento Resistencia	<i>Myrmecophaga</i>	<i>Semiarborícolas</i>	<i>Semierectos</i>	
<i>Semiarborícolas</i>	<0,0001			
<i>Semierectos</i>	0,0075	0,1265		
<i>Cuadrúpedos</i>	<0,0001	0,0032	0,0085	

Si bien este resultado es interesante, hay que considerar que se está tomando el total de los datos, sin discriminar entre regiones y sin tomar en cuenta, como se ha mostrado previamente, que las diferentes regiones pueden presentar resultados diferentes. Por esta razón, se analizaron mediante CVA por separado cada una de las regiones (cervical, torácica y lumbar).

Los resultados del análisis para cada región (Tabla 5) muestran que las diferencias observadas para el total de los datos en general se mantienen cuando se analizan por separado cada una de las regiones. Es decir, los grupos definidos por el momento de resistencia muestran más diferencias significativas entre ellos que entre las clasificaciones de hábito según la literatura.

Tabla 5: Resultados CVA en cada región (cervical, torácica, lumbar) para las clasificaciones según los hábitos propuestos en la literatura y según los grupos del momento de resistencia. Números en negrita muestran diferencias significativas

Cervicales CVA				
	<i>Arborícolas</i>	<i>Fosoriales</i>	<i>Semiacuáticos</i>	<i>Semiarborícolas</i>
<i>Fosoriales</i>	< 0,0001			
<i>Semiacuáticos</i>	0,0180	0,1553		
<i>Semiarborícolas</i>	< 0,0001	< 0,0001	0,1240	
<i>Cursoriales</i>	< 0,0001	0,0010	0,0723	0,0444
	<i>Myrmecophaga</i>	<i>Semiarborícolas</i>	<i>Semierectos</i>	
<i>Semiarborícolas</i>	0,0230			

<i>Semierectos</i>	< 0,0001	0,0003		
<i>Cuadrúpedos</i>	0,0001	0,0065	0,0279	
Torácicas CVA				
	<i>Arborícolas</i>	<i>Fosoriales</i>	<i>Semiacuáticos</i>	<i>Semiarborícolas</i>
<i>Fosoriales</i>	0,0229			
<i>Semiacuáticos</i>	0,0522	0,0829		
<i>Semiarborícolas</i>	0,0041	0,0010	0,1420	
<i>Cursoriales</i>	< 0,0001	< 0,0001	0,0314	< 0,0001
	<i>Myrmecophaga</i>	<i>Semiarborícolas</i>	<i>Semierectos</i>	
<i>Semiarborícolas</i>	< 0,0001			
<i>Semierectos</i>	0,0002	0,0038		
<i>Cuadrúpedos</i>	< 0,0001	< 0,0001	0,0011	
Lumbares CVA				
	<i>Arborícolas</i>	<i>Fosoriales</i>	<i>Semiacuáticos</i>	<i>Semiarborícolas</i>
<i>Fosoriales</i>	0,0333			
<i>Semiacuáticos</i>	0,3269	0,7454		
<i>Semiarborícolas</i>	0,5376	0,1217	0,4452	
<i>Cursoriales</i>	0,0088	0,0106	0,1509	0,0139
	<i>Myrmecophaga</i>	<i>Semiarborícolas</i>	<i>Semierectos</i>	
<i>Semiarborícolas</i>	0,0041			
<i>Semierectos</i>	0,0003	0,0971		
<i>Cuadrúpedos</i>	0,0014	0,4062	0,0119	

Un punto a considerar aquí y que fue observado por Nyakatura y Fisher (2010) en *Choloepus*, es la baja altura de la espina en *Bradypus*, así como también en algunos taxones de las Antillas (como *Acratocnus* y *Neocnus*), particularmente en la región más posterior de la columna (Figura 21). Si bien los perezosos de las antillas fueron considerados como semiarborícolas siguiendo las inferencias de de Oliveira y Santos (2018), hay que destacar que tanto *Tamandua* como las otras especies consideradas semiarborícolas no presentan una espina dorsal tan baja. Por otra parte, White (1993) propuso que, entre los perezosos de las Antillas, *Acratocnus* y *Neocnus* serían los más arborícolas.

Por lo tanto, se podría modificar la clasificación de esas especies y considerarlas, al igual que a *Bradypus*, como arborícolas, o arborícolas facultativos (sin entrar en la consideración de si serían suspensorios o no). Al evaluar las parábola con estas consideraciones, se puede observar que en la clasificación basada en la literatura no se aprecian grandes modificaciones (Figura 22A). Cuando se evalúa la clasificación en base a los grupos de momento de resistencia y se separa a los arborícolas (*Bradypus* y los de las Antillas) del grupo de los “cuadrúpedos”, es posible observar que las parábolas de ambos grupos presentan un perfil muy similar entre sí (Figura 22B). Nuevamente, esto resulta muy interesante ya que esos grupos están basados solamente en medidas del centro y las parábolas que se muestran resultan del análisis de morfometría geométrica considerando toda la vértebra.

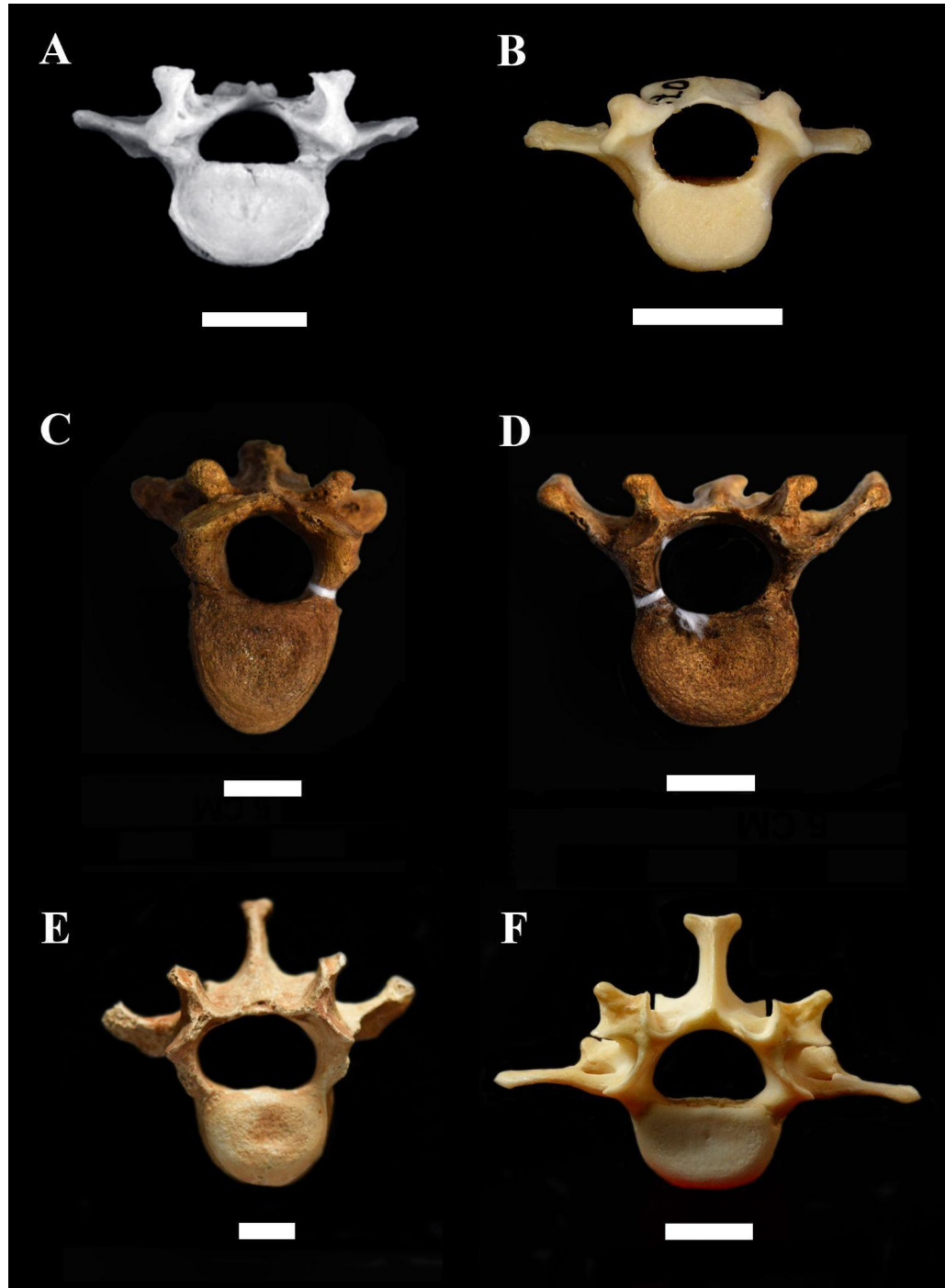


Figura 21. Primeras vértebras lumbares de los perezosos **A**, *Choloepus*; **B**, *Bradypus*; **C**, *Acratocnus*; **D**, *Neocnus*; **E**, *Parocnus* y el Vermilingua semiarborícola **F**, *Tamandua*. Foto de *Choloepus* tomada de Nyakatura y Fisher (2010). Escala: 1 cm

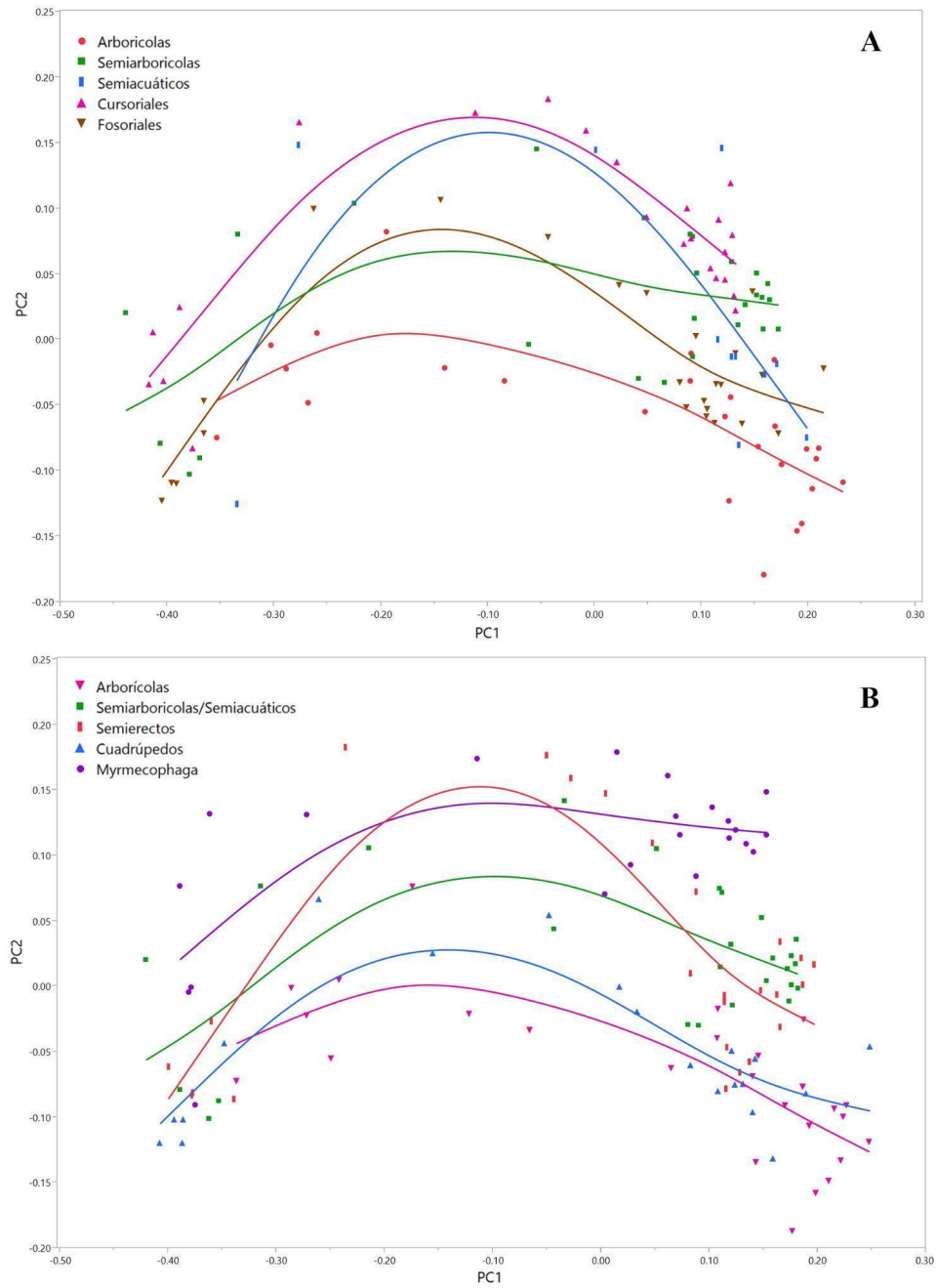


Figura 22. Parábolas, o trayectorias, para las clasificaciones según **A**, hábitos definidos en la literatura; **B**, grupos según momento de resistencia, tomando a *Bradypus* y los perezosos de las Antillas en conjunto.

Discusión

En esta sección se analizó la morfología de toda la columna vertebral en los Pilosa, con el fin de evaluar si la diferenciación morfológica de la columna entre las distintas especies, particularmente entre los perezosos fósiles, puede estar correlacionada con aspectos ecológicos y biomecánicos, como el modo de locomoción o la postura. A pesar de la gran similitud en el plan corporal de los perezosos fósiles, los resultados muestran que sí es posible.

El análisis de las medidas del centro muestra en primera instancia que los perfiles vertebrales presentan discrepancias con las agrupaciones de acuerdo a los grandes clados de perezosos, en particular, esto es mucho más notorio entre los Megatherioidea. Esto es interesante ya que dentro de este clado se encuentran taxones que difieren en gran medida tanto en tamaño corporal (Toledo et al. 2017) como en hábitos propuestos (Fariña y Blanco 1996, Pujos et al. 2007, Amson et al. 2015, Toledo et al. 2017). Mientras que los Mylodontoidea presentan mayor homogeneidad en cuanto al tamaño corporal y los posibles hábitos locomotores (Fariña et al. 1998, Bargo et al. 2000, Toledo et al. 2017). Estos resultados brindan soporte a la propuesta de que las variaciones en la morfología de la columna podrían tener una mayor correlación con los hábitos que con las relaciones filogenéticas.

Al analizar los perfiles de las medidas del centro en relación con los hábitos propuestos en la literatura, se observaron algunas concordancias y ciertas discrepancias con alguno de ellos. Una de las discrepancias más notorias en el análisis de los perfiles vertebrales se

observa entre *Myrmecophaga* y *Megatherium*. Entre los taxones actuales de Vermilingua, *Myrmecophaga* es el más ambulatorio y el análisis morfofuncional comparativo del húmero en los Pilosa realizado por de Oliveira y Santos (2018) muestra que comparten el mismo morfoespacio que *Megatherium* (y *Eremotherium*), por lo que consideran a estos últimos dentro de la categoría de taxones ambulatorios. Cabe aclarar aquí que Serio et al. (2020) hacen un análisis similar al propuesto por de Oliveira y Santos (2018), pero en 3D, es decir, considerando el húmero por completo y no solo la vista anterior. Esto a priori podría dar mejores resultados, pero en el caso de los Vermilingua incluyen a los tres géneros actuales en una misma categoría: intermedia; siendo, como se mostró previamente, que los tres presentan hábitos bien diferenciados (arborícolas, semiarborícolas, terrestres), esta no habría sido la mejor estrategia a seguir, por lo que no será considerada la clasificación de esos autores.

Los perfiles vertebrales de *Megatherium* y *Myrmecophaga* son diferentes entre sí, siendo el de *Megatherium* más similar a algunos milodóntidos (como *Lestodon*); mientras que *Myrmecophaga* se asemeja un poco a otros milodóntidos, como *Glossotherium*, cuando se analiza el momento de resistencia, o incluso a *Nothrotheriops* cuando se analizan otras medidas del centro, como el CL. Estos resultados, por supuesto, no invalidan aquellos obtenidos por de Oliveira y Santos (2018), sino que pueden estar mostrando que los resultados del análisis en el húmero pueden tener una relación más específica a la función que cumple éste, independientemente de cómo sea la locomoción general o postura del animal (al menos en xenartros). Es más, Hubbe (2008) nota que existen ciertas similitudes en la tróclea y la cabeza del húmero entre *Eremotherium* y los perezosos arborícolas, y que podría deberse a una gran movilidad y extensión del húmero. En el caso de *Megatherium* (o *Eremotherium*),

estas características anatómicas podrían conferir movilidad para realizar casi una extensión completa de los brazos, permitiéndoles alcanzar ramas de árboles más altas, alimentándose de hojas, ramitas seleccionadas o frutos, funcionando así como un ramoneador de altura (MacDonald 2005, Hubbe 2008). Esto se puede ver reflejado en el perfil del momento de resistencia, en el que *Megatherium* se agrupa con otros taxones que podrían presentar una postura bípeda o semierecta, mientras que *Myrmecophaga* presenta un perfil más típico de un cuadrúpedo.

Por otra parte, los perfiles vertebrales muestran en general una buena asociación entre los taxones que a priori son clasificados como semiarborícolas, en particular *Tamandua*, *Nothrotheriops* y *Megalonyx*, pero también se observa que *Thalassocnus*, el único taxón considerado como semiacuático, presenta perfiles muy similares a los semiarborícolas en la mayoría de las medidas. Slijper (1946) muestra que, de hecho, el perfil del momento de resistencia en mamíferos acuáticos temporales como los pinípedos es prácticamente igual al que se observa en *Thalassocnus* (Figura 23). Por lo tanto, parece ser que las condiciones semiarborícolas y semiacuáticos producen respuestas similares en el momento de resistencia de las vértebras. Esto puede explicarse debido a que los semiarborícolas, al colgarse de arriba o de costado, sufren cargas en todas las direcciones mientras que en los ambulatorios predomina la carga vertical por ser la gravedad la principal acción sobre la estructura. Por otra parte, en los acuáticos, el fenómeno se debe a la anulación de la gravedad por el empuje del agua debido al principio de Arquímedes, lo que hace que las cargas dependan de la acción de los músculos, que pueden realizarse en todas las direcciones, asemejándose más a lo que sucede en los semiarborícolas y no a los ambulatorios.

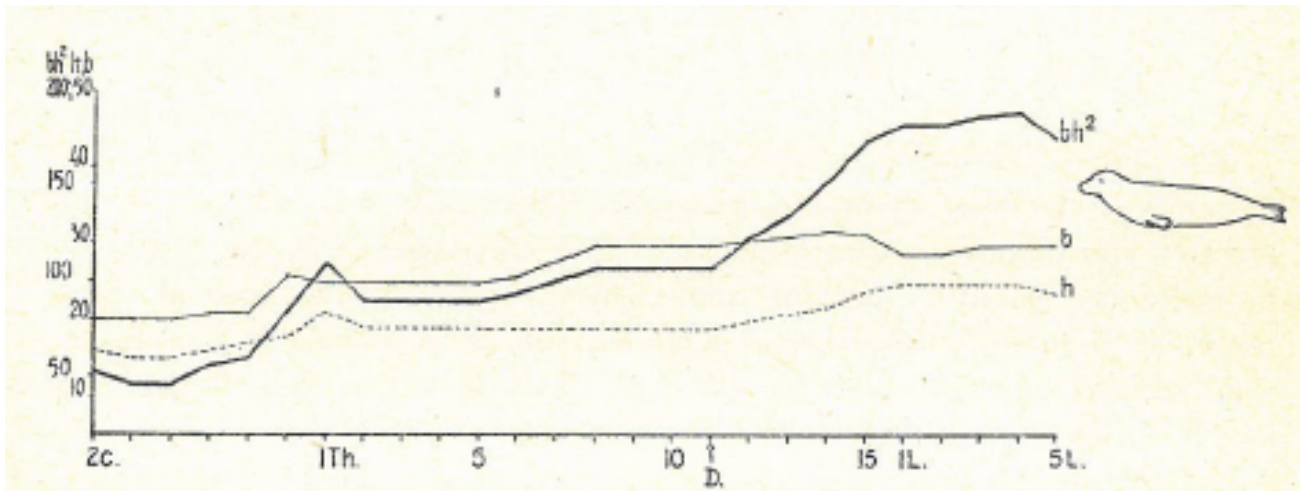


Figura 23. Momento de resistencia de un mamífero acuático temporal, *Phoca vitulina*. Tomado de Slijper (1946)

Es interesante notar aquí que McDonald (1977) realizó un análisis del momento de resistencia en *Megalonyx*, *Nothrotheriops* y *Paramylodon* y, si bien sus resultados son bastante similares a los presentados en este trabajo, hay que destacar algunas diferencias. Los resultados de McDonald muestran unos perfiles más similares entre *Megalonyx* y *Paramylodon* y no entre *Megalonyx* y *Nothrotheriops* como se observa aquí. Además, considera que estas curvas se asemejan a las curvas de tipo Ib de Slijper. En principio, esto no sería erróneo, ya que según sus resultados sí se asemejan a dicha curva. La diferencia principal con los resultados presentados en este trabajo radica en que McDonald no realizó ninguna corrección de tamaño, como sí se realizó aquí. Por lo tanto, las diferencias que él observa en los perfiles del momento de resistencia responden principalmente a las diferencias relacionadas al tamaño entre estos taxones y no a las diferencias más de forma entre ellos. De

hecho, *Megalonyx* y *Paramylodon* son dos géneros con una masa corporal muy similar entre ellos y mayor a la de *Nothrotheriops* (Brook y Bowman 2004).

A diferencia de lo que sucede con los perfiles del momento de resistencia, cuando se evalúa el CS o el CL, es *Myrmecophaga* el que se agrupa con *Nothrotheriops* y *Thalassocnus*. Esto estaría mostrando que, independientemente de si se tratan de taxones acuáticos, terrestres o semiarborícolas, estos taxones presentan articulaciones intervertebrales más pasivamente flexibles y con un mayor rango de movimiento a lo largo de la columna, por lo que podría llegar a estar relacionado más con un modo de alimentación diferente al del resto o quizás a algo particular de la locomoción. También se podría especular que quizás *Nothrotheriops* hubiera sido buen nadador, aunque no al nivel de *Thalassocnus*, ya que este género presenta claras adaptaciones a pasar mucho tiempo en la columna de agua (Amson et al. 2014a,b,c, 2015). Pero quizás sí como *Myrmecophaga*, que si bien es un animal principalmente terrestre, se ha observado que es un buen nadador con capacidad de cruzar grandes ríos (Mamalis et al. 2018).

En cuanto a los Mylodontoidea, como se mencionó anteriormente, los perfiles en general no difieren tanto entre sí, no habiendo grandes variaciones como se observa en los Megatherioidea. Esto en parte no sorprende, ya que este clado presenta un plan corporal y un tamaño más homogéneo entre sus integrantes, aunque no está exento de variaciones. El análisis de la morfología del húmero realizado por de Oliveira y Santos (2018) propone que, salvo alguna excepción, todos los milodóntidos serían excavadores (o fosoriales). Sin embargo, otros autores ponen en duda la capacidad de excavar en algunas de las especies, en particular *Lestodon*. Este género incluso presentaría hábitos más caminadores dado el posible

comportamiento gregario de distribución y desplazamiento (Tomassini et al., 2020). El análisis de Serio et al. (2020) sobre la morfología 3D del húmero, lo propone dentro de la categoría terrestre y no fosorial. Patiño y Fariña (2017) y Patiño et al. (2021), analizando las falanges ungueales de xenartros actuales y extintos, concluyen que si bien *Lestodon* presentaría cierta capacidad para excavar el sustrato, sería en mucho menor medida que en otros milodóntidos como *Glossotherium*, algo propuesto previamente por Bargo et al. (2000).

En cierta medida, estas diferencias podrían verse reflejadas en los perfiles vertebrales, en particular en el momento de resistencia, ya que *Glossotherium* (junto con *Paramylodon*), presentan perfiles algo diferentes al resto de los milodontes. Estas diferencias se dan principalmente en la región cervical y de las torácicas anteriores, por lo que quizás tanto la actividad que pudieran realizar con los miembros anteriores (o la cabeza, ver Tambusso et al. 2020), o alguna diferencia en la postura general adoptada, podrían estar influyendo en esa diferenciación. Como se mostró anteriormente y como lo han propuesto varios autores (Owen 1842, McDonald 1977, Casinos, 1996, Blanco y Czerwonogora 2003, McDonald 2007), los grandes perezosos terrestres podrían haber adoptado posturas semierectas o bípedas y los perfiles del momento de resistencia de *Megatherium*, *Lestodon*, *Scelidotherium* y *Scelidodon* se corresponden con esa propuesta. Sin embargo, tanto *Glossotherium* como *Paramylodon* (e incluso *Bradypus*) presentan un perfil algo intermedio entre el de un cuadrúpedo y un bípedo/semierecto. Si bien esto no descarta la posibilidad de que pudieran adoptar posturas semierectas durante cierto tiempo, podría indicar que no sería el modo de locomoción o postura más común en estos taxones. *Glossotherium* ha sido propuesto como uno de los posibles autores de grandes cuevas encontradas cerca de Mar del Plata, Argentina (Dondas et

al. 2009), por lo que esa actividad también podría estar viéndose reflejada en la columna vertebral.

Como señala Slijper (1946), la tensión (la capacidad de resistir la deformación) del eje del cuerpo no depende únicamente de los cuerpos vertebrales sino también de los otros elementos de este eje: la espina neural, la apófisis transversa, las zigapófisis, los músculos y los ligamentos. Si en una determinada región de la columna vertebral uno o más de estos elementos están mejor desarrollados que en otra región, los cuerpos vertebrales pueden mostrar proporcionalmente un desarrollo menor y, en consecuencia, un momento menor de resistencia. Este patrón general puede observarse en los perezosos, en donde el largo de la espina neural de las vértebras toracolumbares disminuye en sentido craneocaudal (McDonald 1977, Amson et al. 2015, Tambusso y Fariña 2019), a la vez que aumenta el momento de resistencia de los cuerpos vertebrales. Asimismo, las espinas neurales de las primeras torácicas de *Glossotherium* y *Paramylodon* tienen una altura relativamente menor que en otros perezosos como *Lestodon*, *Megatherium* o *Scelidotherium* (Figura 24) y esto puede verse reflejado en la diferencia en el perfil del momento de resistencia de la región anterior de la columna. Es más, como se mencionó al principio, las dos primeras torácicas de *Glossotherium* presentan las espinas fusionadas entre sí (Tambusso et al. 2020), lo cual aporta a la hipótesis de que este taxón pudiera realizar actividades locomotoras o posturas diferentes a la del resto de los perezosos.

El largo de la espina neural puede estar correlacionado al tamaño corporal. Debido a que, si se mantienen las proporciones, la masa corporal aumenta a la tercera potencia, mientras que la fuerza de los músculos aumenta al cuadrado, en animales de mayor tamaño es común

que las espinas neurales sean más largas para compensar el aumento del tamaño con una mayor ventaja mecánica (mayor brazo de palanca). Sin embargo, en los mamíferos esta

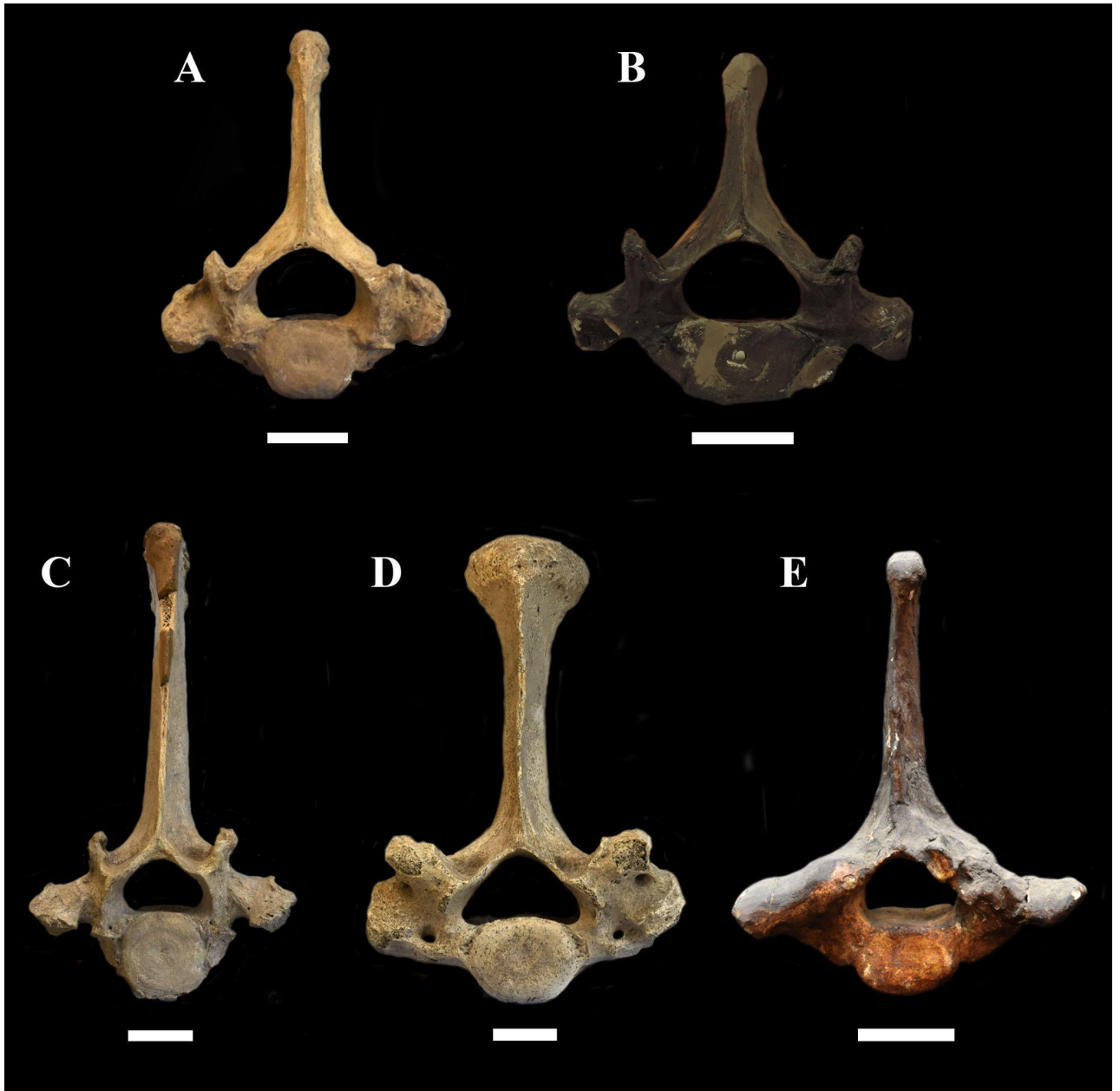


Figura 24. Primeras vértebras torácicas de **A**, *Glossotherium*; **B**, *Paramylodon*; **C**, *Lestodon*; **D**, *Megatherium*; **E**, *Scelidotherium*

relación no siempre se mantiene o es tan clara. En el caso de los perezosos fósiles, el gran tamaño de las espinas neurales de *Lestodon* y *Megatherium* podría explicarse simplemente porque éstos son los perezosos de mayor tamaño (aproximadamente 4 y 6 toneladas respectivamente, Fariña et al. 1999), pero esto no explicaría completamente la diferencia que se observa entre dos perezosos de tamaños más comparable como *Scelidotherium* y *Glossotherium*. Por otra parte, se ha observado en primates que aquellos que tienen una locomoción mayormente cuadrúpeda tienen espinas neurales más cortas que aquellos que tienen una locomoción más bípeda, principalmente en la región anterior de las vértebras torácicas (Slijper 1945), aunque esta relación no se da en todos los mamíferos. De acuerdo a las agrupaciones realizadas en base al momento de resistencia y a las observaciones en cuanto al tamaño de la espina neural de las vértebras torácicas, *Lestodon*, *Megatherium* y *Scelidotherium* efectivamente podrían representar un grupo de perezosos con posturas más erectas que *Glossotherium* o *Paramylodon*.

El análisis mediante morfometría geométrica permite evaluar de forma más completa la variación en las vértebras (o al menos de su vista anterior en este caso). Trabajos recientes en mamíferos actuales mediante morfometría geométrica han mostrado que la variabilidad en la morfología de las vértebras puede correlacionarse significativamente con los hábitos locomotores (ej. Manfreda et al. 2006; Urošević et al. 2016; Randau et al. 2017). Más allá del patrón general que se observa en las vértebras de todos los taxones analizados, es destacable el hecho de que la variabilidad que se observa en los datos pueda correlacionarse en cierta

medida a los distintos hábitos atribuidos, tanto si se trata de aquellos propuestos previamente en la literatura, así como también a las agrupaciones definidas en base al momento de resistencia. De hecho, como se muestra en los resultados, la clasificación en base al momento de resistencia presenta más resultados significativos, es decir, se diferencia mejor la clasificación entre estos grupos que en base a los hábitos según la literatura. Esto es interesante ya que las agrupaciones según el momento de resistencia son basadas solamente en el cuerpo vertebral y el análisis de morfometría geométrica considera toda la vértebra, por lo que esas agrupaciones, posiblemente estén representando de manera bastante acertada las diferencias entre los distintos hábitos de locomoción o postura (como por ejemplo la menor altura relativa de la espina en *Glossotherium*, que se condice con la parábola más “baja” que se observa en el análisis de morfometría geométrica).

Cabe aclarar en este punto el hecho de que el análisis de morfometría geométrica se haya realizado en imágenes 2D de la vista anterior puede no representar completamente la variabilidad de las vértebras, ya que al ser éstas objetos en 3D las imágenes en 2D inevitablemente implicarán una pérdida de información, en particular en aquellos objetos que tengan una gran variación en el eje z (Cardini 2014). Si bien las técnicas para crear reconstrucciones 3D han mejorado mucho y se han hecho más accesibles (ej. fotogrametría, escaneo por luz estructurada, tomografías), en muchos casos todavía son procesos que consumen gran cantidad de tiempo y, en el caso de contar con muchos especímenes para analizar, puede volverse casi impracticable. De todas maneras, se ha mostrado que aunque la forma 3D es más precisa en cuanto a evaluar la variación de las estructuras biológicas, los datos 2D pueden capturar correctamente el panorama general del cambio evolutivo y del

desarrollo (Navarro y Maga 2016; Buser et al. 2018; Cardini y Chiappelli 2020). Por lo tanto, si bien el análisis en 2D en el plano sagital de las vértebras en los Pilosa puede estar perdiendo cierta información (por ejemplo la variación en el largo del centro que se observó en los análisis lineales), igualmente puede estar representando de manera bastante acertada los patrones macroevolutivos de variación entre los distintos taxones.

En conclusión, las vértebras de los Pilosa presentan un interesante nivel de variabilidad morfológica que parecería no estar directamente acoplado a las relaciones filogenéticas, sino que sería el resultado de los diversos hábitos locomotores o hábitos posturales de cada especie junto a sus procesos evolutivos. Las medidas del centro vertebral, así como la forma total de la vértebra son informativas al momento de distinguir entre los hábitos propuestos en la literatura aquí evaluados (arborícolas, semiarborícolas, semiacuáticos, cursoriales, fosoriales). Y más aún, permiten distinguir también entre posibles posturas cuadrúpedas y semierectas en especies consideradas solamente como cursoriales o fosoriales por otros análisis. Estos resultados muestran que las vértebras son elementos muy útiles al momento de evaluar aspectos evolutivos y ecomorfológicos tanto en los Pilosa en general, como en los perezosos particularmente.

Bibliografía

- Aguirre W, Jiménez-Prado P. (2018). Guía práctica de morfometría geométrica. Aplicaciones en la ictiología. Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas (PUCESE). Esmeraldas, Ecuador. 104 pp.
- Alexander RM. (1985). Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 83:1-25.
- Amson E, Argot C, McDonald HG, Muizon C de. (2014a). Osteology and functional morphology of the fore limb of the marine sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada). *Journal of Mammalian Evolution* DOI 10.1007/s10914-014-9268-3
- Amson E, Argot C, McDonald HG, Muizon C de. (2014b). Osteology and functional morphology of the hind limb of the marine sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada). *Journal of Mammalian Evolution* DOI 10.1007/s10914-014-9274-5
- Amson E, Argot C, McDonald HG, Muizon C de. (2015). Osteology and functional morphology of the axial postcranium of the marine sloth *Thalassocnus* (mammalia, tardigrada) with paleobiological implications. *Journal of Mammalian Evolution* DOI 10.1007/s10914-014-9280-7
- Amson E, Muizon C de, Laurin M, Argot C, Buffrénil V de. (2014c). Gradual adaptation of bone structure to aquatic lifestyle in extinct sloths from Peru. *Proc. R. Soc. Lon. B* 281: 20140192.

- Argot C. (2003). Functional-adaptive anatomy of the axial skeleton of some extant marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 255: 279-300.
- Bargo MS, Vizcaíno SF, Archuby F, Blanco RE. (2000). Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (Late Pleistocene–Early Holocene) mylodontid ground sloths (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20, 601–10.
- Blanco RE, Czerwonogora A. (2003). The gait of *Megatherium* Cuvier 1796 (Mammalia, Xenarthra, Megatheriidae). En: Fariña RA, Vizcaíno SF, Storch G. (eds.), *Morphological studies in fossil and extant Xenarthra (Mammalia)*. *Senckenbergiana biologica*, 83: 61-68.
- Böhmer C, Rauhut OW, Wörheide G. (2015). Correlation between Hox code and vertebral morphology in archosaurs. *Proceedings of the Royal Society B*, 282(1810)
- Boszczyk BM, Boszczyk AA, Putz R. (2001). Comparative and functional anatomy of the mammalian lumbar spine. *The Anatomical Record*. 264: 157-168.
- Brook BW, Bowman DM. (2004). The uncertain blitzkrieg of Pleistocene megafauna. *Journal of Biogeography*, 31, 517-523.
- Buser TJ, Sidlauskas BL, Summers AP. (2018). 2D or not 2D? Testing the utility of 2D vs. 3D landmark data in geometric morphometrics of the sculpin subfamily Oligocottinae (Pisces; Cottoidea). *The Anatomical Record* 301, 806–818.
- Cardini A. (2014). Missing the third dimension in geometric morphometrics: how to assess if 2D images really are a good proxy for 3D structures? *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 25, 73–81.

- Cardini A, Chiapelli M. (2020). How flat can a horse be? Exploring 2D approximations of 3D crania in equids. *Zoology*, 139, 125746.
- Casali DdM, Dos Santos Júnior JE, Miranda FR, Santos FR, Perini FA. (2020). Total-evidence phylogeny and divergence times of *Vermilingua* (Mammalia: Pilosa). *Systematics and Biodiversity*, 18(3), 216-227.
- Casinos A. (1996). Bipedalism and quadrupedalism in *Megatherium*: an attempt at biomechanical reconstruction. *Lethaia* 29:87-96.
- Chen X, Milne N, O'Higgins P. (2005). Morphological variation of the thoracolumbar vertebrae in Macropodidae and its functional relevance. *Journal of Morphology*, 266(2), 167–181
- de Oliveira AM, Santos CMD. (2018). Functional morphology and paleoecology of Pilosa (Xenarthra, Mammalia) based on a two-dimensional geometric morphometrics study of the humerus. *Journal of morphology*, 279(10), 1455-1467.
- Delsuc F, Kuch M, Gibb GC, Karpinski E, Hackenberger D, Szpak P, Martinez JG, Mead JI, McDonald HG, MacPhee RDE, Billete G, Hautier L, Poinar HN. (2019). Ancient mitogenomes reveal the evolutionary history and biogeography of sloths. *Current Biology*, 29(12), 2031-2042.
- Dondas A, Isla FI, Carballido JL. (2009). Paleocaves exhumed from the Miramar Formation (Ensenadan Stage-age, Pleistocene), Mar del Plata, Argentina. *Quaternary International*, 210(1-2), 44-50.

- Elliott NG, Haskard K, Koslow JA. (1995). Morphometric analysis of orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) off the continental slope of southern Australia. *Journal of Fish Biology*, 46(2), 202-220.
- Fariña RA, Blanco RE. (1996). *Megatherium*, the stabber. *Proceedings of the Royal Society, London* 263, 1725–29
- Fariña RA, Vizcaino SF, Bargo MS. (1998). Body size estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical* 5(2), 87–108.
- Head JJ, Polly PD. (2015). Evolution of the snake body form reveals homoplasy in amniote Hox gene function. *Nature*, 520(7545), 86–89
- Hubbe A. (2008). Contextualização taxonômica, tafonômica e morfométrica dos remanescentes ósseos da megamastofauna da gruta Cuvieri (MG), um sítio paleontológico do Pleistoceno Tardio. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil: Dissertação de mestrado.
- Johnson SE, Shapiro LJ. (1998). Positional behavior and vertebral morphology in atelines and cebines. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 105(3), 333-354.
- Johnson DR, McAndrew TJ, Oguz O. (1999). Shape differences in the cervical and upper thoracic vertebrae in rats (*Rattus norvegicus*) and bats (*Pteropus poiocephalus*): can we see shape patterns derived from position in column and species membership? *Journal of Anatomy*, 194(2), 249–253

- Jones KE, German RZ. (2014). Ontogenetic allometry in the thoracolumbar spine of mammal species with differing gait use. *Evolution and Development*, 16(2), 110–120
- Jones KE, Pierce SE. (2015). Axial allometry in a neutrally buoyant environment: effects of the terrestrial-aquatic transition on vertebral scaling. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(3), 594–601.
- Klingenberg CP. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular ecology resources*, 11(2), 353–357.
- Koob TJ, Long JH. (2000). The vertebrate body axis: evolution and mechanical function. *American Zoologist* 40: 1–18.
- Long JH, Adcock B, Root RG. (2002). Force transmission via axial tendons in undulating fish: a dynamic analysis. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A Molecular Integrative Physiology* 133: 911–929.
- Long JH, Pabst DA, Shepherd WR, McLellan WA. (1997). Locomotor design of dolphin vertebral columns: bending mechanics and morphology of *Delphinus delphis*. *Journal of Experimental Biology* 200: 65–81.
- Macpherson JM, Fung J. (1998). Activity of thoracic and lumbar epaxial extensors during postural responses in the cat. *Experimental Brain Research* 119: 315–323.
- Macpherson JM, Ye Y. (1998). The cat vertebral column: stance configuration and range of motion. *Experimental Brain Research* 119: 324–332.
- Mamalis L, Sousa da Silva S, Bezerra Valerio A, Norris D, Michalski F. (2018). Stepping stones facilitate river crossings by *Myrmecophaga tridactyla* in the north-eastern Brazilian Amazon. *Edentata*, 19, 30–34.

- Manfreda E, Mitteroecker P, Bookstein FL, Schaefer K. (2006). Functional morphology of the first cervical vertebra in humans and nonhuman primates. *The Anatomical Record Part B: The New Anatomist*, 289(5), 184-194.
- McDonald HG. (1977). Description of the Osteology of the Extinct Gravigrade Edentate, *Megalonyx*, with Observations on its Ontogeny, Phylogeny and Functional Anatomy. MS Thesis, Zoology. University of Florida, Gainesville, 381 pp
- McDonald HG. (2005). Paleoecology of extinct xenarthrans and the Great American Biotic Interchange. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 45(4), 313-333.
- McDonald HG. (2007). Biomechanical inferences of locomotion in ground sloths: integrating morphological and track data. In: Lucas SG, Spielmann JA, MG Lockley (eds) *Cenozoic Vertebrate Tracks and Traces*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 42: 201–208
- Navarro N, Maga AM. (2016). Does 3D phenotyping yield substantial insights in the genetics of the mouse mandible shape? *G3: Genes, Genomes, Genetics* 6, 1153–1163
- Nyakatura JA, Andrada E. (2013) A mechanical link model of two-toed sloths: no pendular mechanics during suspensory locomotion. *Acta Theriol* 58:83–93.
- Nyakatura JA, Fischer MS. (2010). Functional morphology and three-dimensional kinematics of the thoraco-lumbar region of the spine of the two-toed sloth. *Journal of Experimental Biology*, 213(24), 4278-4290.
- Owen R. (1842). Description of the skeleton of an extinct gigantic sloth: *Myiodon robustus*, Owen, with observations on the osteology, natural affinities, and probable habits of the megatherioid quadrupeds in general. London R. and JE Taylor.

- Patiño SJ, Fariña RA. (2017). Ungual phalanges analysis in Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Folivora). *Historical Biology*, 29(8), 1065-1075.
- Patiño S, Perez Zerpa J, Fariña RA. (2021). Finite element and morphological analysis in extant mammals' claws and quaternary sloths' ungual phalanges. *Historical Biology*, 33(6), 857-867.
- Pierce PE, Clack JA, Hutchinson, JR. (2011). Comparative axial morphology in pinnipeds and its correlation with aquatic locomotory behaviour. *Journal of Anatomy* 219: 502-514.
- Pridmore PA. (1992). Trunk movements during locomotion in the marsupial *Monodelphis domestica* (Didelphidae). *Journal of Morphology* 211: 137–146.
- Presslee S, Slater GJ, Pujos F, Forasiepi AM, Fischer R, Molloy K, Mackie M, Olsen JV, Kramarz A, Taglioretti M, Scaglia F, Lezcano M, Lanata JL, Southon J, Feranec R, Bloch J, Hajduk A, Martin FM, Salas-Gismondi R, Reguero M, de Muizon C, Greenwood A, Chait BT, Penkman K, Collins M, MacPhee RD. (2019). Palaeoproteomics resolves sloth relationships. *Nature Ecology & Evolution*, 3(7), 1121-1130.
- Pujos F, De Iuliis G, Argot C, Werdelin L. (2007). A peculiar climbing Megalonychidae from the Pleistocene of Peru and its implication for sloth history. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149, 179–235.
- Randau M, Cuff AR, Hutchinson JR, Pierce SE, Goswami A. (2017). Regional differentiation of felid vertebral column evolution: a study of 3D shape trajectories. *Organisms Diversity & Evolution*, 17(1), 305-319.

- Randau M, Goswami A, Hutchinson JR, Cuff AR, Pierce SE. (2016). Cryptic complexity in felid vertebral evolution: shape differentiation and allometry of the axial skeleton. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 178(1), 183-202.
- Rohlf FJ, Slice D. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic biology*, 39(1), 40-59.
- Rose MD. (1975). Functional proportions of primate lumbar vertebral bodies. *Journal of Human Evolution* 4: 21-38.
- Sanders WJ. (1998). Comparative morphometric study of the australopithecine vertebral series Stw-H8/H41. *Journal of Human Evolution* 34: 249-302.
- Sargis EJ. (2001). A preliminary qualitative analysis of the axial skeleton of tupaiids (Mammalia, Scandentia): functional morphology and phylogenetic implications. *J. Zool., Lond.* 253: 473-483
- Schilling N. (2011). Evolution of the axial system in craniates: morphology and function of the perivertebral musculature. *Frontiers in Zoology* 8: 1–19.
- Serio C, Raia P, Meloro C. (2020). Locomotory adaptations in 3D humerus geometry of Xenarthra: testing for convergence. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 139.
- Shapiro LJ. (2007). Morphological and functional differentiation in the lumbar spine of lorises and galagids. *American Journal of Primatology*, 69(1), 86–102
- Slijper EJ. (1946). Comparative biologic-anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of mammals. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandsche Akademie van Wetenschappen, Afd. Natuurkunde* 42: 1-128.

- Stock C. (1925). Cenozoic gravi-grade edentates of western North America with special reference to the Pleistocene Megalonychinae and Mylodontidae of Rancho La Brea. Carnegie Institute of Washington Publications 331: 206 pp
- Tambusso PS, Fariña RA. (2019). Ground sloth vertebrae identification through multivariate analysis. *Historical Biology*, 1-10.
- Tambusso PS, Varela L, McDonald HG. (2020). Fusion of anterior thoracic vertebrae in Pleistocene ground sloths. *Historical Biology*, 32(2), 244-251.
- Toledo PM de. (1996). Locomotory patterns within the Pleistocene sloths. Ph.D. dissertation, University of Colorado, Boulder, 309 pp
- Toledo N, Bargo MS, Vizcaíno SF, De Iuliis G, Pujos F. (2015). 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.
- Tomassini RL, Montalvo CI, Garrone MC, Domingo L, Ferigolo J, Cruz LE, Sanz Pérez D, Fernández Y, Cerda IA. (2020). Gregariousness in the giant sloth *Lestodon* (Xenarthra): multi-proxy approach of a bonebed from the Last Maximum Glacial of Argentine Pampas. *Scientific Reports*, 10 (10955).
- Urošević A, Slijepčević MD, Arntzen JW, Ivanović A. (2016). Vertebral shape and body elongation in *Triturus* newts. *Zoology*, 119(5), 439-446.
- Varela L, Tambusso PS, McDonald HG, Fariña RA. (2019). Phylogeny, macroevolutionary trends and historical biogeography of sloths: insights from a Bayesian morphological clock analysis. *Systematic Biology*, 68(2), 204-218.

- Ward AB, Mehta RS. (2014). Differential occupation of axial morphospace. *Zoology (Jena, Germany)*, 117(1), 70–76.
- Werneburg I, Wilson LA, Parr WC, Joyce W G. (2015). Evolution of neck vertebral shape and neck retraction at the transition to modern turtles: an integrated geometric morphometric approach. *Systematic Biology*, 64(2), 187–204.
- White JL. (1993). Indicators of locomotor habits in Xenarthrans: evidence for locomotor heterogeneity among fossil sloths. *J Vert Paleo*.13(2):230–242

CONCLUSIONES FINALES Y PERSPECTIVAS

La columna vertebral ha estado subrepresentada en la literatura sobre morfología funcional y morfométrica, aunque recientemente se han comenzado a realizar análisis que demostraron que es posible obtener señales interesantes en relación al desarrollo y la ecomorfología por medio del estudio de la forma vertebral. En este trabajo, a través de análisis anatómicos, análisis de morfometría lineal y de morfometría geométrica, se ha podido mostrar que el estudio del esqueleto axial de los perezosos puede ofrecer un buen nivel de variabilidad anatómica, así como también información ecomorfológica.

En este trabajo se presenta el primer estudio en perezosos terrestres en el que se busca una clasificación de las vértebras presacras con base en análisis morfológicos cuantitativos. Si bien el uso de solo algunas medidas lineales puede ser útil para discriminar significativamente entre algunos géneros, este estudio muestra que la combinación de varias medidas lineales y angulares mediante análisis multivariante es la que presenta mejores resultados, tanto para discriminar significativamente entre todos los géneros analizados, así como para la posición de cada vértebra en la columna. Aunque algunas posiciones vertebrales no fueron muestreadas para algunos taxones, esto no invalida los resultados obtenidos y en cualquier caso, sería deseable tener una mayor cantidad de datos que nos permitieran evaluar más a fondo la variabilidad dentro de cada género y posición. De todas maneras, los resultados permitieron clasificar a nivel de género, así como la ubicación en la columna, un gran número de vértebras no identificadas alojadas en varias colecciones, entre las que se incluyen las de la colección

del Arroyo del Vizcaíno (Sauce, Uruguay). Esta clasificación permitió que dichos elementos pudieran ser incluidos en los análisis posteriores.

Por otra parte, el estudio anatómico de las vértebras permitió analizar una característica particular, la fusión de los procesos espinosos, que había sido observada en escasos ejemplares y atribuida a posibles lesiones. La alta incidencia de fusión de las vértebras T1/T2 casi exclusivamente en el género *Glossotherium* excluye la posibilidad de que fuera causada por lesiones. Esta fusión podría ser el resultado de alguna condición patológica, como defectos en la segmentación durante el desarrollo embrionario, o transformaciones homeóticas. Sin embargo, estas patologías tienen asociadas generalmente otras anomalías esqueléticas, que en el caso de estos perezosos no parecerían estar presentes, aunque no podrían ser descartadas totalmente. Por otra parte, dado que la fusión de las espinas en *Glossotherium* ocurre tanto como una faceta de contacto, una fusión parcial o una fusión completa del proceso espinoso y de acuerdo con la anatomía y biomecánica del cuello/columna torácica superior, la fusión del proceso espinoso en *Glossotherium* podría ocurrir debido a fuerzas aplicadas sobre las vértebras torácicas, tal vez por el uso de un hábito de excavación mediante el levantamiento de cabeza, lo que llevaría a una condición patológica o a un apoyo adicional como resultado indirecto.

Si bien las inferencias de hábitos locomotores, o hábitos posturales, en base al análisis del esqueleto axial en algunos casos puede presentar alguna discrepancia con los hábitos inferidos a partir de otras estructuras, como el húmero, no es necesario considerarlas como incompatibles. Como se mencionó al comienzo, la columna vertebral tiene un rol fundamental en el soporte del cuerpo contra la gravedad y, aunque las extremidades también participan en

ese rol, también cumplen otras funciones más particulares o específicas. En el caso del húmero, su relación con los hábitos excavadores/fosoriales o arborícolas ha sido ampliamente evaluada, sin embargo no está tan clara su relación con la postura más común adoptada por el individuo, en este caso los perezosos fósiles. Como se observó en los resultados, *Glossotherium* uno de los taxones clasificados como excavadores/fosoriales de acuerdo a la morfología del húmero, posiblemente haya tenido un hábito locomotor más bien cuadrúpedo, es decir, adoptando posturas bípedas en menor proporción que otros taxones, como *Scelidotherium*, *Lestodon* o *Megatherium*. En estos casos, la postura bípeda podría haberle servido tanto para la alimentación (alcanzar ramas altas en el caso de los ramoneadores), o incluso como postura de defensa ante posibles depredadores.

También es interesante destacar que gran parte de la variación morfológica se da en las vértebras más anteriores, es decir, en las cervicales y las torácicas anteriores. Esto muestra que las vértebras más posteriores y lumbares en general presentan una morfología más conservadora. Esto no debería sorprender demasiado, ya que los xenartros se caracterizan por presentar una región posterior de la columna bien adaptada a resistir los momentos de torsión, en particular por la presencia de las articulaciones extra (xenartrales) que le dan nombre al grupo. Por lo tanto, las vértebras posteriores pueden haber evolucionado bajo restricciones filogenéticas más fuertes, o son más conservadoras ecológicamente, mientras que las vértebras anteriores serían más ecológicamente adaptables. Esto es interesante ya que por lo pronto es diferente a lo que sucede en otros grupos de mamíferos, como los félidos, en los que sucede lo contrario.

Si bien en los análisis realizados se incluyeron un buen número de taxones de perezosos, que representan casi la totalidad de los grandes clados, sería interesante poder incluir más especímenes completos de ciertos taxones, como por ejemplo de *Myiodon*, o del otro género de perezosos actuales: *Choloepus*, o los perezosos de las Antillas, de los cuales solo se obtuvieron algunas vértebras de cada uno. Esto permitiría refinar los análisis de clasificación tanto con respecto a los géneros como a la posición en la columna.

También sería interesante poder obtener datos de taxones que presenten registros fosilíferos más antiguos (e.g., del Mioceno), ya que de esa manera se podrían realizar análisis macroevolutivos más completos, como evaluar la morfología ancestral de las vértebras de ciertos clados e inferir sus posibles hábitos ancestrales. Aunque es claro que con los taxones más antiguos resulta más difícil poder obtener esqueletos relativamente completos como para poder realizar un análisis completo.

Incluso se pueden intentar realizar estudios en base a series ontogenéticas para poder evaluar diferencias a través del desarrollo, así como también eventuales casos de dimorfismo sexual, variación intraespecífica y/o poblacional

Por otra parte, también sería interesante poder obtener reconstrucciones 3D (Figura 1) de las vértebras de todos los taxones analizados en este trabajo. Si bien anteriormente se mencionó las dificultades que esto podría conllevar, debido al tiempo que consume la digitalización de los especímenes y el acceso a estos, podría ser muy útil para la realización de análisis de morfometría geométrica en 3D y contrastar los resultados obtenidos a partir del análisis en 2D.

Con estas reconstrucciones en 3D también se podrían realizar otros análisis, como evaluar los rangos de movimiento de las vértebras en distintos taxones y en este caso podría ser suficiente con obtener datos para algunos taxones específicos.

En definitiva, lejos de ser un elemento monótono u homogéneo, las vértebras han mostrado ser elementos anatómicos muy interesantes para evaluar su variación en relación a aspectos evolutivos y ecomorfológicos y todavía se puede obtener mucha información a partir de su análisis.

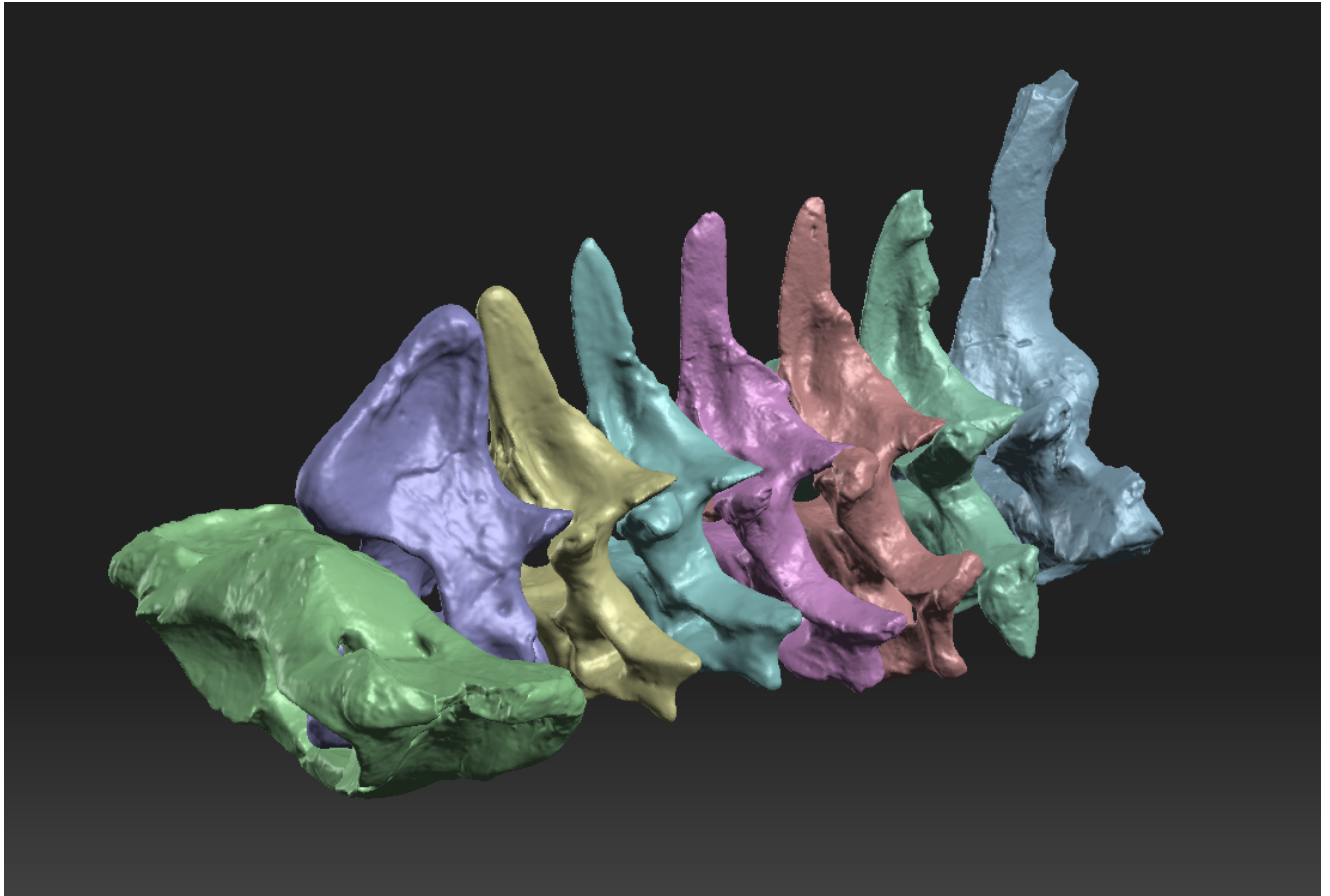


Figura 1. Escaneos 3D de las vértebras cervicales y la primera torácica de un ejemplar de *Glossotherium*

AGRADECIMIENTOS

Muchas personas han permitido de manera directa o indirecta que esta tesis se llevara a cabo y por lo tanto les debo mi agradecimiento. Trataré de enumerar a la gran mayoría pero sé que muchos quedarán fuera de estas páginas, aunque no por eso son menos importantes.

Quiero empezar por mis tutores, Richard Fariña, a quién le agradezco mucho el apoyo que siempre me ha brindado en todas las etapas de mi carrera y la libertad que me ha dado para desarrollar los temas que más me interesan y Cesar Schultz por formar parte de este proyecto. También agradecer a los miembros del tribunal: Enrique Lessa, Daniel Perea y Raúl Vezzosi por tomarse el tiempo para revisar esta tesis y por las correcciones y comentarios constructivos que hicieron mejorar mucho la versión final.

Les agradezco mucho a mis amigos y colegas de laboratorio, Luciano Varela, Lucía Clavijo, Mariana Di Giacomo, Ximena Martínez, Martín Batallés, Carolina Lobato, Santiago Patiño y Ángeles Beri, quienes han sido de vital importancia ya que siempre estuvieron a mi lado para darme su apoyo en cualquier aspecto que fuera necesario.

Le agradezco muy especialmente a Valeria Rodriguez, mi compañera de vida y mamá de Renzo, ya que sin su apoyo incondicional en los momentos buenos y en los más complicados no me habría sido posible realizar esta tesis.

A mis padres, Susana, Jorge y Tato, a mi hermana Denise, el resto de mi familia y mis amigos, les agradezco enormemente el soporte que siempre me han dado y la comprensión que han tenido, ya que por estar inmerso en este trabajo muchas veces han sufrido mi ausencia.

Les agradezco mucho a los encargados de las colecciones paleontológicas quienes permitieron que tuviera acceso a los materiales. Andrés Rinderknecht del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo. Solange Bermúdez del Museo Municipal “Bautista Rebuffo” y Museo paleontológico “Armando Calcaterra” de Colonia. Alejandro Kramarz del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” y Marcelo Reguero del Museo de La Plata. Amanda Millhouse del National Museum of Natural History de Washington. Carla Suertegaray Fontana de la Coleção de Mamíferos da Pontificia Universidade Católica do Rio

Grande do Sul. Marcia Maria de Assis Jardim de la Coleção de Mamíferos do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica de Rio Grande do Sul.

Quiero agradecerles a Greg McDonald, Robert McAfee, Eli Amson, Carrie Howard y Emily Lindsey por enviarme material fotográfico de vértebras de varios especímenes de perezosos fósiles, los cuales permitieron enriquecer los análisis realizados.

Esta tesis contó con el apoyo económico de la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) (POS_NAC_2014_1_102504; FCE_1_2014_1_104572) y de la Comisión Académica de Posgrado (CAP) (BFPD_2020_1#44429056).

APÉNDICE

Especímenes analizados en el Capítulo IV de este trabajo y su número de colección correspondiente, incluyendo aquellos tomados de la literatura

Perezosos fósiles:

Glossotherium: MNHN 233; MNHN S/N

Lestodon: MACN 13010; MLP 94

Megalonyx: McDonald 1977

Megatherium: MLP 2-035

Nothrotheriops: Stock (1925)

Paramylodon: NMNH 15164; Stock (1925)

Scelidotherium: MNHN S/N

Scelidodon: MACN 17393

Thalassocnus: Amson et al. (2015)

Especímenes actuales:

Bradypus: PUC 0726

Myrmecophaga: FZB 2654; NMNH 361028 2

Tamandua: FZB 3277; NMNH 361030

Acrónimos:

FZB: Fundación Zoobotánica, Porto Alegre, Brasil

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.

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

MNHN: Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay

NMNH: National Museum of Natural History, Washington DC, USA.

PUC: Pontificia Universidad Católica, Porto Alegre, Brasil.