

SERGIO F. VIZCAÍNO | M. SUSANA BARGO | GUILLERMO H. CASSINI | NÉSTOR TOLEDO

Forma y función en paleobiología de vertebrados



**FORMA Y FUNCIÓN
EN PALEOBIOLOGÍA DE VERTEBRADOS**

SERGIO F. VIZCAÍNO
M. SUSANA BARGO
GUILLERMO H. CASSINI
NÉSTOR TOLEDO

Forma y función en paleobiología de vertebrados / Sergio F. Vizcaíno ... [et al.].

- 1a ed. - La Plata : EDULP, 2016.

Libro digital, PDF

Archivo Digital: descarga y online

ISBN 978-987-1985-98-2

1. Ciencias Naturales. I. Vizcaíno, Sergio F.

CDD 560.4509

FORMA Y FUNCIÓN
EN PALEOBIOLOGÍA DE VERTEBRADOS

SERGIO F. VIZCAÍNO
M. SUSANA BARGO
GUILLERMO H. CASSINI
NÉSTOR TOLEDO



EDITORIAL DE LA UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA (EDULP)
47 N.º 380 / La Plata B1900AJP / Buenos Aires, Argentina
+54 221 427 3992 / 427 4898
edulp.editorial@gmail.com
www.editorial.unlp.edu.ar

Edulp integra la Red de Editoriales de las Universidades Nacionales (REUN)

Primera edición, 2016
ISBN N.º 978-987-1985-98-2

Queda hecho el depósito que marca la Ley 11723
© 2016 - Edulp

Impreso en Argentina

*A Richard Fariña, Gerry De Iuliis y Richard Kay, los colegas y amigos
más influyentes en mi carrera que no son coautores de este libro (SFV).
A la memoria de mi madre, Susana, y a mis queridos hijos Pablo y Julia (MSB).
A los Utópicos del Quinto (GHC).
A Bárbara y a mi familia (NT).
A la memoria del Profesor Emérito Robert McNeill Alexander (1934-2016),
un verdadero maestro de la biomecánica.*

*...each animal adapts not to a random combination of independent activities,
but instead to a coordinated lifestyle.*

*(...cada animal se adapta no a una combinación fortuita
de actividades independientes, sino a un estilo de vida coordinado.)*

HILDEBRAND Y GOSLOW (2001: 555)

Agradecimientos

Las deficiencias de este texto son responsabilidad exclusiva nuestra, los autores. En cambio sus virtudes se deben en gran parte a muchas instituciones y personas que de una u otra manera influyeron sobre nosotros y nuestro trabajo. A todas ellas les estamos profundamente agradecidos.

En primer lugar a la Educación Pública Argentina que nos crió intelectualmente desde la educación primaria. A la Universidad Nacional de La Plata (SFV, MSB y NT) y la Universidad Nacional de Luján (GHC) que nos formaron como profesionales. La Universidad Nacional de La Plata también nos brindó nuestra formación de posgrado y es donde tres de nosotros (SFV, MSB y NT) continuamos desarrollando nuestras investigaciones, como integrantes de la División Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata, y donde dos (SFV y NT) dictamos clases en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo; GHC enseña en la Universidad Nacional de Luján y desarrolla sus investigaciones en la División Mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, donde además se desempeña como Curador Asociado. Asimismo, es la Editorial de la Universidad Nacional de La Plata (Edulp) la que hizo posible la publicación de este libro.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) que nos otorgó becas doctorales y postdoctorales y nos dio acceso a la Carrera de Investigador (SFV, GHC y NT); GHC realizó sus Tesis Doctoral con una beca de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica; MSB es Investigadora de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC).

A Marta S. Fernández, Miriam C. Pérez, Beatriz Pión, Cecilia M. Deschamps, David Flores y Santiago Doyle, quienes corrigieron y comentaron total o parcialmente versiones preliminares del manuscrito.

Muchas personas aportaron material para confeccionar las ilustraciones: McNeill Alexander, Paula Bona, Ignacio Cerda, Federico Degrange, Soledad De Esteban Trivigno, Marcos Ercoli, Mariella Fernández, Juan Carlos Fernicola, Lucas Fiorelli, Verónica Krapovickas, Teresa Manera, Charles Oxnard, Francisco Prevosti, Sergey Rozhnov, Carlos Quintana, Adam Radinsky, Jorge Ronderos, Pablo Follador, María José Villalobos, Sebastián Tambusso y Laura Zampatti.

A nuestras familias.

Prólogo	11
CAPÍTULO I	
EL DISEÑO DE LOS VERTEBRADOS FÓSILES COMO HERRAMIENTA PARA INTERPRETAR SU BIOLOGÍA	14
EL DISEÑO BIOLÓGICO	14
PALEOBIOLOGÍA	18
DEFINICIÓN DE TÉRMINOS EN RELACIÓN A FORMA Y FUNCIÓN	19
PROTOCOLO BÁSICO PARA EL DESARROLLO DE ESTUDIOS PALEOBIOLOGICOS BASADOS EN LA CORRELACIÓN FORMA-FUNCIÓN	21
CAPÍTULO II	24
HERRAMIENTAS METODOLÓGICAS	24
BIOMECÁNICA	24
Definiciones y conceptos	27
Mecánica y términos relacionados	27
Medidas y unidades	28
Leyes de Newton	29
Diagramas de cuerpo libre	30
Sistemas físicos	31
Palancas	32
Fuerzas actuando sobre materiales	33
Teoría de las trayectorias	34
Ejemplos de aplicación de mecánicas newtoniana y de medios continuos	35
Ventaja mecánica	36
Elementos finitos	

MORFOLOGÍA FUNCIONAL	37
Aproximaciones prácticas manuales y tecnológicas	38
Inferencia de la función a partir de la forma: modelos comparativos y análogos funcionales	40
Análogos mecánicos. El análisis paradigmático de Rudwick	41
Paréntesis filogenéticos para la reconstrucción de tejidos blandos	42
ECOMORFOLOGÍA	44
Niveles de análisis	45
Integración de los estudios ecomorfológicos	46
CAPITULO III	
BIOMATERIALES	49
RESPUESTA DE LOS TEJIDOS A TENSIONES MECÁNICAS	50
Diseño interno del hueso	51
Tendones, ligamentos y cartílago	54
FUNCIÓN DE LOS MÚSCULOS	54
Potencia muscular	56
CAPÍTULO IV	
TAMAÑO CORPORAL	58
PROPORCIONES: RELACIONES GEOMÉTRICAS ENTRE LONGITUD, ÁREA Y VOLUMEN	59
ALOMETRÍA	61
TAMAÑO Y METABOLISMO	63
Tamaño, metabolismo y ecología	63
ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL	64
Modelos físicos a escala	65
Modelos matemáticos o geométricos	67
Ecuaciones alométricas	68
EJEMPLOS DE ESTIMACIONES DE TAMAÑO CORPORAL CON DIFERENTES MÉTODOS	
EN MAMÍFEROS FÓSILES ENDÉMICOS SUDAMERICANOS	72
Estimación de tamaño corporal en xenartros	72
Estimación de tamaño corporal en ungulados nativos	75
Estimación de tamaño corporal a partir del tamaño del centroide:	
ungulados y marsupiales esparasodontes	76
OTROS CONCEPTOS ASOCIADOS A LA BIOLOGÍA DEL TAMAÑO	79
Estimación del centro de masa	79
Similitud elástica	80
CAPÍTULO V	
PREFERENCIA Y USO DEL SUSTRATO.	
LOCOMOCIÓN EN FLUIDOS	82
DIVERSIDAD DE TIPOS LOCOMOTORES EN VERTEBRADOS	85
LOCOMOCIÓN EN FLUIDOS	89
Mecánica de fluidos	89
Tipos de flujo	90
Requerimientos para la locomoción en fluidos	92
Locomoción en el agua	92
Hidrodinámica	93

Tipos de natación	94
Potencia y costo energético	96
Formas de las aletas	96
Buceo	97
Aplicaciones en paleobiología	97
Locomoción en el aire	98
Aerodinámica	100
Tipos de vuelo	103
Potencia y costo energético del vuelo	106
Formas de las alas	107
Aplicaciones en paleobiología	107
CAPÍTULO VI	
PREFERENCIA Y USO DEL SUSTRATO.	
LOCOMOCIÓN EN EL MEDIO TERRESTRE	113
POSTURA Y COSTE ENERGÉTICO DE LA LOCOMOCIÓN	114
Especializaciones de los miembros y del tronco en tetrápodos con miembros con disposición parasagital	117
LOCOMOCIÓN EN TETRÁPODOS	118
El ciclo del paso	118
Velocidad del desplazamiento	119
Marcha	121
Modos locomotores	124
Cursorialidad	125
Saltadores	127
Trepadores	129
Cavadores	132
Locomoción sin apéndices	134
POSTURA, PREFERENCIA Y USO DEL SUSTRATO TERRESTRE EN PALEOBIOLOGÍA	135
CAPÍTULO VII	
ALIMENTACIÓN. DIVERSIDAD DE ALIMENTOS Y APARATOS BUCALES EN VERTEBRADOS	142
CLASIFICACIONES DE ALIMENTOS Y TIPOS DE ALIMENTACIÓN	143
DIVERSIDAD DE APARATOS BUCALES EN VERTEBRADOS	147
CAPÍTULO VIII	
ALIMENTACIÓN. ANÁLISIS DEL APARATO ALIMENTARIO CEFÁLICO	154
SELECCIÓN Y TOMA DEL ALIMENTO	155
Aplicaciones en paleobiología	158
PROCESAMIENTO PRE-DEGLUCIÓN DEL ALIMENTO	161
Movimientos masticatorios	163
Musculatura mandibular	166
Biomecánica del movimiento mandibular	167
Aplicaciones en paleobiología	169
Movimientos masticatorios	169
Biomecánica	171

DIENTES Y FISIOLÓGÍA DIGESTIVA	175
Aplicaciones en paleobiología	177
APROXIMACIONES ECOMORFOLÓGICAS	178
Aplicaciones en paleobiología	179
ANÁLISIS DE MICRO Y MESODESGASTE DENTARIO	181
Aplicaciones en paleobiología	182
CAPÍTULO IX	
PALEOECOLOGÍA	185
RECONSTRUCCIONES PALEOECOLÓGICAS	187
Paleohistología	187
Tafonomía	188
Icnología	191
Paleontología isotópica	195
Aplicaciones en paleobiología	197
LA BIOTA DE LA FORMACIÓN SANTA CRUZ (MIOCENO TEMPRANO, PATAGONIA)	
COMO CASO DE ESTUDIOS PALEOBIOLÓGICOS	199
Información contextual	201
Paleoecología de linajes y gremios	202
Perezosos	202
Ungulados nativos de América del Sur	209
Marsupiales carnívoros	216
Paleosinecología	211
Enfoques específicos	211
Enfoques sintéticos	212
Consideraciones finales	227
EPÍLOGO	
HACIA UNA SÍNTESES PALEOBIOLÓGICA	229
APÉNDICE	
NOCIONES DE ANATOMÍA	231
EJES DE POLARIDAD Y PLANOS DE SIMETRÍA	231
TERMINOLOGÍA ANATÓMICA	232
TEJIDOS	233
Tejido conectivo	233
Tejido conectivo propiamente dicho	234
Tejido conectivo especial	235
Tejido muscular	237
SISTEMA ESQUELETARIO	238
Esqueleto axial	240
Esqueleto apendicular	241
Relaciones entre piezas esqueléticas	242
Tipos de articulación y grados de libertad	242
SISTEMA MUSCULAR	244
DENTICIÓN	245
BIBLIOGRAFÍA	250
LOS AUTORES	267

A principios de la década de 1980, el reconocido biólogo y paleontólogo argentino Osvaldo Alfredo Reig (1929-1992; Figura 1) promovía que la paleontología argentina pasara del empirismo de la clasificación y descripción al desarrollo e innovación teóricos. Especialmente para los vertebrados, entre otros enfoques fomentaba los estudios de “anatomía funcional”.

En memorables confrontaciones académicas como la ocurrida en las I Jornadas Argentinas de Mastozoología (Mendoza, 1985), Reig trataba a Rosendo Pascual (1925-2012; Figura 2), el gestor y máximo exponente de la paleontología de mamíferos moderna de América del Sur, como el representante de aquel empirismo que había que superar. Quienes se formaron en la División Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata, como los autores menos jóvenes de este

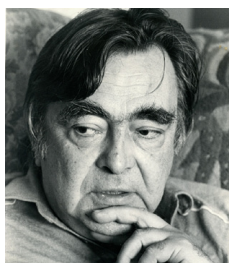


Figura 1. Osvaldo Alfredo Reig (1929-1992). Multifacético biólogo evolucionista argentino, nacido en Buenos Aires. Actuó en las universidades de Buenos Aires, Tucumán y Mar del Plata de Argentina, en la Universidad Central, la Universidad de Los Andes y la Universidad Simón Bolívar de Venezuela, en la Universidad de Chile y la Universidad Austral de Chile y en la Universidad de Barcelona y el Museo de Ciencias Naturales de Madrid de España. Preocupado por la relación entre ciencia y sociedad, supo vivir en el exilio. Foto gentileza de Carlos Quintana.



Figura 2. Rosendo Pascual (1925-2012). Paleontólogo argentino nacido en Mendoza. Llevó a cabo toda su actividad científica en la Universidad Nacional de La Plata, desde donde formó uno de los grupos de paleontólogos de vertebrados más numerosos del mundo y logró proyectarse como uno de los científicos de mayor reconocimiento internacional de su época. Concibió la escala de edades para los mamíferos fósiles suramericanos, usando como patrón para América del Sur el registro fósil de la Argentina. Foto gentileza de Laura Zampatti.

libro (SFV y MSB), pueden atestiguar que Pascual era mucho más que un empirista en el sentido de Reig y que propiciaba que aquellos con formación biológica indagaran otros temas. A mediados de la década de 1980 Pascual le comentó a uno de nosotros (SFV) la importancia de estudiar la placentación de mamíferos actuales o, más relevante para este libro, la “anatomía funcional” para develar los diferentes tipos de alimentación de la gran diversidad de mamíferos extinguidos del continente. Lamentablemente, aunque en esa época en otras latitudes la paleontología de vertebrados comenzaba a nutrirse de la morfología funcional y la biomecánica como herramientas para la interpretación de las formas de vida de los vertebrados extinguidos, en la Argentina no había paleontólogos ni biólogos formados que pudiesen acompañar el desarrollo de tesis doctorales sobre el tema y el acceso a la bibliografía y las grandes colecciones de referencia de ejemplares actuales del exterior era muy limitado. Así, los paleontólogos de vertebrados de Argentina y otros países de América del Sur respondieron al reclamo de Reig mayormente a través de la bioestratigrafía, la filogenia y la biogeografía histórica.

Fue recién en la década de 1990 que la mecha de la perspectiva funcional se encendió en la paleontología de la Argentina. En 1992 irrumpió en las ortodoxas IX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados de Trelew, el heterodoxo colega uruguayo Richard Fariña (nacido en 1957; Figura 3), presentando sus desafiantes estudios de la megafauna pleistocena. Fariña, quien se estaba formando en biomecánica bajo la tutela del Profesor Robert MacNeill Alexander (ver Capítulo II), proponía el bipedalismo de los gliptodontes y que se debía incluir a los perezosos terrestres, formas tradicionalmente consideradas herbívoras exclusivas, en el gremio de los carnívoros. Pronto, dos de nosotros (SFV y MSB) iniciamos una colaboración con Richard que instaló el enfoque paleobiológico en esta parte del continente y promovió el establecimiento de grupos de trabajo en ambas orillas del Río de La Plata. De este lado, el centro está en la División que tanto tiempo dirigió Pascual, pero ya tiene extensiones en otras instituciones como el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”.

Nuestra formación en el estudio de la forma y función ha tenido y tiene gran parte de prueba y error. Hay mucho material para estudiar, muchas problemáticas que abordar y mucho de marco conceptual y metodología que aprender. O desarrollar... En este proceso ha sido y es crucial el aporte de los editores y revisores de nuestros trabajos. Los manuscritos enviados a las revistas retornaron y retornan con correcciones y sugerencias o perspectivas que no habíamos considerado y que nos enriquecen intelectualmente. La interacción dentro del grupo y con otros interesados en el tema nos permite incrementar las temáticas a tratar y metodologías a utilizar y generar una masa crítica para la exploración de nuevas metodologías y la discusión del marco conceptual. Así, creemos que estamos aportando al desarrollo y la innovación de la dimensión funcional de las expectativas de Reig y Pascual.

Con este libro esperamos ayudar a tomar un atajo a quienes buscan iniciarse en el estudio de la forma y función de vertebrados fósiles. De ninguna manera pensamos que es un texto definitivo; solo es una apretada síntesis de los trayectos que recorrimos, dónde nos encontramos y dónde creemos que podemos llegar. Nuestro relato transita por los caminos más firmes que conocemos. Por ello, nos referimos mayormente a nuestros propios trabajos, resumiendo las discusiones metodológicas, conceptuales y epistemológicas que se nos han ido planteando y señalando alternativas. Nuestra perspectiva es que, desde la singularidad de las faunas extintas de vertebrados de América del Sur, los estudios funcionales ayudarán a descifrar procesos a nivel de organismos que aportarán a enfoques supraorganísmicos (incluyendo el ambiental) en los análisis evolutivos.



Figura 3. Richard Alfredo Fariña Tosar. Paleontólogo uruguayo nacido en Montevideo en 1957. Pionero de la aplicación de la biomecánica y la consideración del metabolismo en la interpretación de la paleobiología y paleoecología de la megafauna del Pleistoceno de América del Sur. De estilo desacartonado, genera y promueve hipótesis intelectualmente desafiantes. Sus artículos y presentaciones en reuniones científicas capturan la atención de todo paleontólogo. Forma profesionales interesados en la perspectiva más biológica de la paleontología mediante la docencia de grado y postgrado. Es un notable divulgador científico. Foto, gentileza de Sebastián Tambusso.

El texto ha quedado conformado por nueve capítulos. En el Capítulo I contextualizamos el uso de la expresión “diseño biológico” con una visión ingenieril, definimos paleobiología y sus objetivos y declaramos nuestra aproximación mediante la aplicación del principio de correlación forma-función, definimos términos que utilizaremos a lo largo del texto y describimos el protocolo al que adherimos para nuestros estudios paleobiológicos. Este protocolo se basa en tres atributos, tamaño corporal, preferencia y uso de sustrato y alimentación, que abordamos de manera independiente y, finalmente, en conjunto, a lo largo de los siguientes capítulos. En el Capítulo II detallamos las herramientas metodológicas que empleamos en nuestros estudios: la biomecánica, la morfología funcional y la ecomorfología. En el Capítulo III revisamos las propiedades mecánicas de los biomateriales más relevantes para la paleobiología de vertebrados, como los tejidos esqueléticos y músculos. Otras nociones de anatomía están resumidas en el Apéndice. En el Capítulo IV tratamos el primer atributo biológico mencionado, dando cuenta de las proporciones, su influencia en diferentes aspectos de la vida y modos de estimar el tamaño corporal en los vertebrados extinguidos. Los Capítulos V y VI los dedicamos a la preferencia y uso del sustrato, tratando la diversidad de aparatos locomotores de los vertebrados y la locomoción en fluidos (acuático y aéreo) en el primero y la locomoción en el medio terrestre en el segundo. Los Capítulos VII y VIII corresponden a alimentación. En el VII discutimos las clasificaciones de los alimentos y tipos de alimentación y presentamos brevemente la diversidad de aparatos bucales de los vertebrados. En el VIII analizamos específicamente el aparato alimentario cefálico. En el Capítulo IX intentamos mostrar cómo la aplicación del principio de forma-función, complementado con información proveniente de otras disciplinas, permite concretar reconstrucciones paleoecológicas integrales.

A modo de epílogo ensayamos un llamado a las nuevas generaciones de paleontólogos a contribuir al desarrollo de una síntesis paleobiológica.

Bibliografía de referencia

- Bunge, M. (1998). *El biólogo itinerante*. En Bunge, M. *Elogio de la curiosidad* (pp. 87-93). Buenos Aires: Sudamericana.
- Goin, F. J., Ortiz-Jaureguizar, E. y Carlini, A. A. (2013). “Rosendo Pascual (1925 – 2012). Obituario”. En *Mastozoología Neotropical*, 20(1), (pp. 197-211).
- Reig, O. A. (1981). “La paleontología argentina: pasado y presente”. En *Interciencia*, 6, (274-277).
- Reig, O. A. (1992). *Excelencia y atraso: una mirada de frente a la ciencia Argentina* (p. 126). Buenos Aires: La Flor.
- Santilli, E. (2012). “En torno a Osvaldo Reig (1929-1992)”. En *Mastozoología Neotropical*, 19(2), (pp. 211-212).
- Tonni, E. P., Brandoni de Gasparini, Z. N, Vucetich, M. G., Cione, A. L. y Scillato Yané, G. J. (2013). “Prof. Emérito Dr. Rosendo Pascual (1925 - 2012)”. En *Ameghiniana*, 50(3), (pp. 377-378).

EL DISEÑO DE LOS VERTEBRADOS FÓSILES COMO HERRAMIENTA PARA INTERPRETAR SU BIOLOGÍA

EL DISEÑO BIOLÓGICO

Según el diccionario de la Real Academia Española, la palabra **diseño** indica el proyecto, plano o concepción original de un objeto, pero también la forma de cada uno de estos objetos. En muchos casos, diseñar implica consideraciones funcionales, además de estéticas y simbólicas.

Pero ¿qué queremos decir cuando hablamos de diseño biológico? Un rastreo bibliográfico no da como resultado una definición estricta y satisfactoria. Sin embargo, el término es utilizado frecuentemente y sin mayores conflictos por muchos biólogos. Esto es especialmente cierto entre morfólogos que, consciente o inconscientemente, adhieren al “principio de la correlación de las partes” que el anatomista francés Georges Cuvier (1769-1832; Figura I.1) difundió en sus *Leçons d’anatomie comparée* entre 1800 y 1805. Según Cuvier, la estructura anatómica de cada órgano está funcionalmente relacionada con todos los otros órganos del cuerpo de un animal y las características funcionales y estructurales de los órganos resultan de su interacción con el ambiente. Así, las funciones y hábitos de un animal determinan su forma anatómica. Por el contrario, su contemporáneo Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844; Figura I.2) sostenía que la estructura anatómica precede y hace necesario un modo particular de vida, lo que inició un gran debate que persiste hasta la actualidad. Es recomendable leer las síntesis de la historia de la discusión de forma *versus* función de Padian (1995) y de Schwenk (2000).

Al hablar de diseño es difícil evadir la referencia al gran diseñador Leonardo da Vinci (1452-1519; Figura I.3) quien tenía un gran respeto y veneración por la complejidad y abundancia de la naturaleza. En sus cuadernos conservados en la biblioteca del castillo de Windsor, Leonardo elogia las “obras maravillosas de la naturaleza» (*opere mirabili della natura*): “El ingenio humano puede hacer diferentes inventos, pero nunca se descubrirá una invención más hermosa, más fácil o más económica que las de la naturaleza, porque en sus invenciones nada falta, nada es superfluo”. Más adelante veremos la actualidad de estos conceptos.

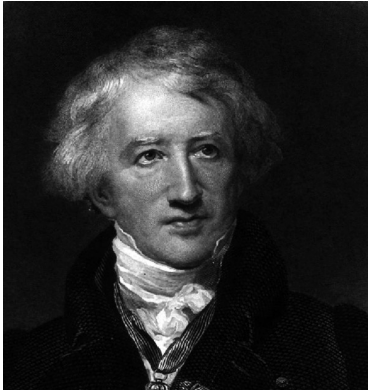


Figura I.1. Georges Léopold Chrétien Frédéric Dagobert Cuvier (1769-1832), conocido como el Barón de Cuvier. Naturalista de origen francés nacido en la comuna de Montbéliard. Cuvier es considerado uno de los principales promotores de la anatomía comparada. Grabado realizado por George T. Doo, en 1840, sobre una pintura de W. H. Pickersgill de 1831.

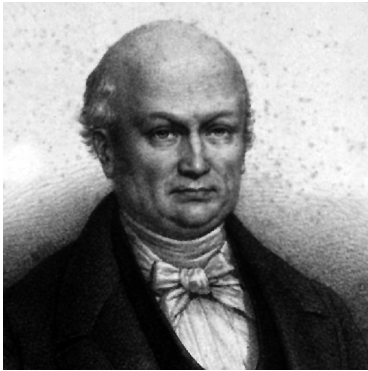


Figura I.2. Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844). Naturalista de origen francés nacido en la comuna de Étampes. Principal opositor a las ideas de Cuvier, estableció el principio de la unidad del plan y composición corporal. Ambos participaron del célebre “debate de 1830”. Grabado publicado por la Editorial Rosselin, 21 Quai Voltaire, Paris durante el siglo XIX.

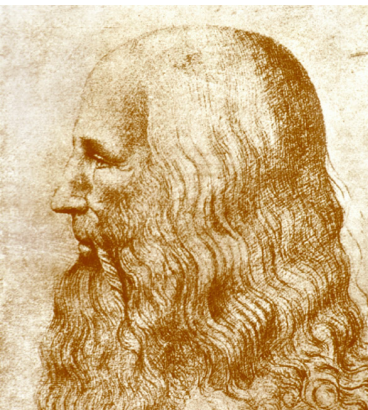


Figura I.3. Leonardo di ser Piero da Vinci (1452-1519) o, simplemente Leonardo da Vinci, nació en la comuna de Vinci, Florencia. Fue un notable polímata, descrito como el paradigma del “hombre del Renacimiento”, dedicado a múltiples investigaciones científicas y artísticas. Él mismo se definía como ingeniero y arquitecto, incluso como escultor, más que como pintor. Fue un inquieto observador de la naturaleza y se empeñó en descifrar sus leyes. Autoretrato en tiza sobre papel realizado posteriormente al año 1510, depositado en la Royal Collection of Windsor Castle de Londres, Reino Unido.

En lo que hace a la naturaleza, da Vinci estudió, dibujó y pintó las geofomas modeladas por el agua, el crecimiento de las plantas producto de su metabolismo y la anatomía del cuerpo animal en movimiento (ver más abajo). Según Capra (2007) da Vinci sería un fundador no reconocido de la ciencia moderna, por cuanto desarrolló lo que entonces era un nuevo acercamiento empírico que implicaba la observación sistemática de la naturaleza, el razonamiento y las matemáticas; es decir, las características principales de lo que se conoce hoy como el método científico. Capra (2007) explica que la aproximación de da Vinci a la ciencia era visual, afirmando en repetidas ocasiones que la pintura implica el estudio de formas naturales y acentuando la íntima conexión entre la representación artística de esas formas y la comprensión intelectual de su naturaleza intrínseca y principios subyacentes. En su microcosmos, prestaba principal atención al cuerpo humano, su belleza, proporciones y el mecanismo de sus movimientos. También estudió las proporciones y movimientos de animales; por ejemplo, los dibujos que realizó cuando debió diseñar una estatua ecuestre para venerar al padre del patriarca Ludovico Sforza, Duque de Milán. El famoso proyecto inconcluso, que representaba al patriarca montado en un



Figura I.4. Dibujos realizados por Leonardo da Vinci para el estudio de animales en movimiento. Esta pieza incluye principalmente animales domésticos (gatos) y criaturas fantásticas (dragones). Obra del Renacimiento clásico realizada hacia el año 1513 en tinta y tiza, depositada en la Royal Collection of Windsor Castle de Londres, Reino Unido.

caballo encabritado y a sus pies un enemigo derrotado, era un monumento de dimensiones colosales que superaba en tamaño a cualquier obra existente de ese tipo y que le demandó años de un significativo esfuerzo empírico e intelectual. Para entender los movimientos del cuerpo animal y trasladarlos a una estatua, da Vinci necesitó explorar los principios mecánicos de una manera minuciosa y sistemática. Además, debía superar cuestiones técnicas para lograr semejante estructura mantenida solo sobre las patas posteriores del caballo. Más relevante para este libro es su trabajo conocido como “Gatos en movimiento”, en el que dibujó con gran detalle y realismo gatos descansando, jugando, acechando y luchando, que gradualmente transformó en leones y finalmente en un dragón (Figura 1.4).

Volviendo a la pregunta inicial, obviamente la mayoría de los biólogos actuales damos por sentado que detrás del diseño biológico no habría ningún plan (Padian, 1995) ni diseñador. Lo que llamamos diseño son las formas, producto de soluciones, muchas veces recurrentes, a problemas funcionales comunes, que los organismos desarrollan a través de la evolución. Así, la selección natural retiene soluciones generadas por la aparición de variabilidad accidental y ellas pueden ser estudiadas mediante la comprensión que la ingeniería aporta a aquellos problemas. Es seguramente esta visión ingenieril lo que reafirma la aplicación del término diseño independientemente de la existencia de un diseñador y, consecuentemente, de un plan prefijado. Actualmente, los estudios de morfología basados en el “diseño”, o los subyacentes principios de ingeniería, van ganando terreno en el campo de la biología teórica, tanto a nivel celular, como de organismo o de múltiples organismos.

La biología se ha sumado al proceso de debate de la **teoría de la optimización** (Alexander, 1996), según la cual se diseña para obtener los mejores resultados con menor costo (el “*nada falta, nada es superfluo*” de da Vinci). Así las estructuras de los animales, sus movimientos, sus comportamientos y su vida en general son características que se optimizan durante el proceso evolutivo. El diseño animal resulta de la evolución mediante la selección natural y una de sus consecuencias finales es la optimización de la energía. El libro “*Principles of Animal Design: The Optimization and Symmorphosis Debate*” de Ewald R. Weibel, Charles R. Taylor and Liana Bolis (1998) presenta una extensa discusión sobre si los animales están efectivamente diseñados de acuerdo con las mismas reglas que los ingenieros utilizan para construir máquinas, o sea, tratando de obtener altos niveles de *performance* utilizando materiales y energía de una manera económica.

Sinmorfosis es una teoría biológica de optimización que postula que la estructura responde efectivamente a las demandas funcionales como resultado de una morfogénesis regulada durante el crecimiento. Un postulado central de esta teoría es que las diferencias en las demandas funcionales sobre un órgano requieren ajustes cuantitativos de sus parámetros estructurales para que la capacidad funcional alcance las demandas máximas. Un ejemplo aportado por Weibel *et al.* (1998) señala que mientras la arquitectura de los vasos sanguíneos asegura la distribución del flujo sanguíneo con la menor pérdida de energía, la estructura interna de los huesos sigue un patrón de acuerdo a la distribución del estrés, a la vez que está cuantitativamente adaptada al estrés total. Con entrenamiento, los atletas pueden ajustar específicamente la estructura de músculos, huesos y sistema cardiovascular a una demanda funcional superior, pero estas modificaciones se revierten rápidamente cuando el entrenamiento se detiene. La **teoría de la sinmorfosis** postula una adaptación ideal del diseño estructural a la capacidad funcional (lo que podría entenderse como el nada es superfluo más extremista). Sin embargo, los diseños ingenieriles de sistemas complejos requieren redundancias como factores de seguridad ante la posibilidad de imperfecciones en la *performance* funcional y condiciones variables. Así, utilizando el concepto de sinmorfosis pueden detectarse tales desviaciones del diseño económico ideal.

Unos párrafos más arriba, en la discusión acerca de la definición de diseño biológico utilizamos intencionalmente el potencial al referirnos a la ausencia de diseñador, dejando abierta la opción a que bajo ciertas circunstancias sí lo hubiese. No estamos sugiriendo la existencia de un diseño inteligente, nombre con que se refiere a la ideología que sostiene que el origen y evolución de los organismos y el Universo son el resultado de acciones racionales y deliberadas de agentes inteligentes sobrenaturales. Habiendo hecho esta aclaración contextual pertinente, entendemos que el diseño biológico intencional e inteligente es posible. El ejemplo de los atletas mencionado anteriormente, así como cualquier otro tipo de selección artificial podría ser considerado también diseño biológico, quizás con más justicia que el referido al producto de la selección natural, ya que detrás de él hay frecuentemente un plan determinado.

PALEOBIOLOGÍA

Hasta aquí apuntamos a la interpretación del diseño biológico entendiendo que además de tener la posibilidad de estudiar la forma, conocemos la función, observable en los organismos vivos. De una u otra manera, desde el propio Cuvier los paleontólogos depositaron sus esperanzas en el diseño para asignar roles biológicos a los organismos extinguidos, o sea formular hipótesis paleobiológicas. El término **Paleobiología** fue empleado por primera vez por el paleontólogo austríaco Othenio Abel (1875–1946; Figura 1.5) en su obra *Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere* (“Principios de Paleobiología de Vertebrados”) publicada en 1911. Allí definió paleobiología como la rama de las ciencias naturales cuyo objetivo es elucidar las adaptaciones de los organismos “fósiles” y su forma de vida («*Ich führe für jenen Zweig der Naturwissenschaften, der sich die Erforschung der Anpassungen der fossilen Organismen und die Ermittlung ihrer Lebensweise zur Aufgabe stellt, die Bezeichnung “Paläobiologie” ein*»; Kutschera, 2007). El principal objetivo de los enfoques paleobiológicos es, entonces, reconstruir la historia de vida de los organismos extintos a partir de los fósiles disponibles (Jackson y Erwin, 2006), incluyendo las relaciones con otros organismos y el ambiente.

A diferencia de lo que ocurre con las formas vivientes, la observación directa del comportamiento o la medición de variables fisiológicas es imposible en las formas extintas. Una manera muy difundida de interpretar aspectos paleobiológicos es la aplicación del **actualismo**, por el que se infieren los eventos del pasado por analogía con los procesos observables que actúan en el presente. Aunque de uso generalizado, esta metodología resulta poco aplicable cuando la afinidad filogenética no es muy estrecha o cuando los linajes desarrollan morfologías no representadas en el rango de variabilidad de sus parientes actuales.

En paleontología de vertebrados la fuente principal de información son los huesos y dientes fosilizados. Por lo tanto, aunque se pueden usar fuentes indirectas (icnitas -huellas fósiles-, evidencias tafonómicas, etc.), la mayor cantidad de testimonios paleobiológicos provienen de aquellos elementos. Una forma de abordar la paleobiología es aplicando el principio de correlación forma-función (Radinsky, 1987; Figura 1.6), que señala que existe una estrecha relación entre una y otra, de manera que la última puede inferirse a partir de la primera. Si no se dispone de homologías apropiadas, la tendencia sería proponer la función sobre la base de analogías biológicas.



Figura 1.5. Othenio Lothar Franz Anton Louis Abel (1875–1946) o, simplemente, Othenio Abel. Paleontólogo y biólogo evolucionista austríaco nacido en Viena. Además de las ciencias naturales estudió leyes. Enseñó paleontología en la Universidad de Viena desde 1917 a 1934. En 1914, Abel propuso que los fósiles de los elefantes enanos extinguidos inspiraron el mito de los cíclopes gigantes, ya que se pensaba que la abertura nasal central era la cuenca del ojo. Foto publicada en *Az ősvilági élet írta* Dr Lambrecht Kálmán en Hungría en 1938.



Figura 1.6. Leonard Burton Radinsky (1937–1985) fue un paleontólogo norteamericano nacido en Staten Island, Nueva York. Su interés particular fue la anatomía funcional de mamíferos fósiles, incluyendo los ancestros de los primates, caballos y carnívoros modernos. Fue un notable propulsor de la paleoneurología. Activista político, se comprometió con la justicia social en el mundo más allá de su laboratorio. Foto cortesía de su hijo Adam Radinsky.

Si no se dispone de análogos biológicos, pueden usarse análogos mecánicos (véase análisis paradigmático de Rudwick, 1964; Capítulo II). De esta manera, conociendo el diseño biológico de los animales puede interpretarse cuál fue su rol en los sucesivos ecosistemas del pasado geológico, aportando información crucial para entender la evolución de los ecosistemas y, en consecuencia, de los correspondientes paleoambientes.

Si bien la paleobiología es quizás la rama de la paleontología de mayor crecimiento en las últimas tres décadas, hasta el momento en nuestro país no existen cursos regulares de grado ni de postgrado que enfoquen directamente el estudio de la biología de los vertebrados desde la comprensión de su diseño biológico. Esta carencia nos motivó a recopilar lo mucho o poco que sabemos del tema para favorecer el desarrollo de las habilidades intelectuales y prácticas de esta disciplina en estudiantes y jóvenes investigadores en formación.

Nuestro objetivo es, entonces, tratar de que los nuevos paleontólogos comprendan que el fósil no es solamente un producto de la fosilización, útil para descubrir el árbol de la vida o asignar una edad al nivel en que se lo halló, sino que también retiene información sobre sus hábitos, su rol en el ecosistema y el ambiente en el que vivía y que la interpretación paleobiológica requiere del conocimiento de una conjunción de conceptos biológicos y físicos. Para ello, a lo largo de los siguientes capítulos intentaremos familiarizar al lector con las metodologías básicas para el estudio de la paleobiología de vertebrados a partir de la forma biológica, facilitar la comprensión de conceptos básicos necesarios de biología y física e introducirlo en el estudio de algunos aspectos biológicos de las formas extintas que permiten emitir hipótesis sobre su rol biológico pasado.

DEFINICIÓN DE TÉRMINOS EN RELACIÓN A FORMA Y FUNCIÓN

Uno de los aspectos iniciales más relevantes del proceso de comunicación en ciencia es la expresión clara e inconfundible de las construcciones o imágenes mentales que se generan por la visualización del objeto de estudio con la carga conceptual que arrastra el investigador. O, puesto de manera más sencilla: ¿qué queremos decir cuando decimos...? Muchas veces creemos que captamos la esencia de lo que nuestros colegas quieren expresar, hasta que nos damos cuenta de que se manejan en un marco conceptual ligera o marcadamente diferente al nuestro, lo que incide en la conformación final de la imagen mental sobre un hecho determinado. Las conclusiones a las que se arriban luego de aplicar una metodología determinada dependen del marco teórico del cual derivan y este último depende de un marco epistemológico particular. En suma, en todo proceso de comunicación científica es una práctica recomendable definir claramente los términos y conceptos básicos de cada investigación. En consecuencia, antes de seguir avanzando, en esta sección aportaremos algunas definiciones de conceptos biológicos generales que serán utilizados a lo largo de todo el texto. Otros conceptos más particulares se definirán en otros capítulos.

El término más relevante que es necesario definir es **morfología**, la que entendemos como el estudio de la forma (incluyendo el tamaño) y estructura de los organismos. Tal como fue definida por Kohel (1996), hace referencia a un organismo y su estructura cualquiera sea el nivel de organización, desde molecular a organizmico. Involucra los aspectos de la organización del organismo (anatomía) que llevan aparejados un significado o valor funcional (binomio forma-función o Ley de la correlación orgánico-funcional de Cuvier). Por lo tanto, es necesario vincular los aspectos morfológicos con la función que las estructuras realizan, realizaban, o podrían realizar y cuál sería su significado biológico. En este texto utilizaremos las siguientes definiciones basadas en las provistas originalmente en inglés por Bock y von Wahlert (1965) y Plotnick y Baumiller (2000):

Rasgo (*feature*): cualquier parte, atributo o carácter de un organismo, sea morfológico, de comportamiento, fisiológico, etc. Las estructuras de un organismo son sus rasgos morfológicos.

Forma (*form*): es la apariencia, configuración o composición de un rasgo, incluyendo el tamaño. La expresión en inglés *shape*, refiere a la forma con exclusión del tamaño, para la que utilizaremos los términos figura, silueta o contorno.

Función (*function*): es lo que un rasgo hace o cómo funciona. Incluye las propiedades físicas y químicas emergentes de su forma.

Facultad (*faculty*): es la combinación de una forma dada y una función particular. Esto constituye el complejo forma y función. Por lo tanto, facultad es lo que un rasgo es capaz de hacer en la vida del organismo.

Rol biológico (*biological role*): indica cómo el organismo utiliza la facultad durante su vida en el contexto de su ambiente. La misma facultad puede tener múltiples roles biológicos. De acuerdo con Bock y von Wahlert (1965) el rol biológico no puede ser inferido (predicho) y debe ser observado directamente. Este término se corresponde con el significado de "hábitos de vida".

Las diferencias entre las tres últimas definiciones se hacen más evidentes con un ejemplo: en general, en los mamíferos la función del músculo tríceps es producir la extensión del antebrazo que permite, entre otras, la facultad de cavar, cuyo rol biológico puede ser construir un refugio, buscar u obtener alimento, etc. (Figura I.7).

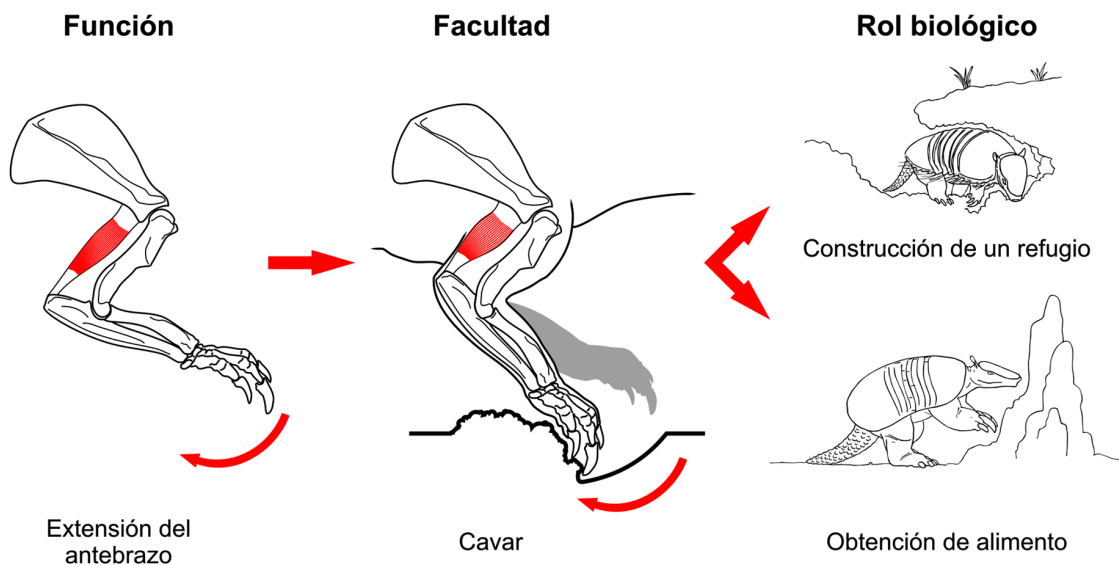


Figura I.7. Ejemplo de vinculación de la morfología de un rasgo y su significado biológico. En armadillos, como en otros mamíferos, la **función** del músculo tríceps es extender el antebrazo, lo que les otorga la **facultad** de cavar, cuyo **rol biológico** puede ser construir un refugio y obtener alimento, entre otros.

PROTOCOLO BÁSICO PARA ESTUDIOS PALEOBIOLOGICOS BASADOS EN LA CORRELACIÓN FORMA-FUNCIÓN

De acuerdo con las definiciones aportadas en la sección anterior, siguiendo el paradigma de correlación entre forma y función, un estudio paleobiológico integral implica una secuencia de análisis que incluye describir la forma, modelar o inferir la función, generar hipótesis sobre las facultades y especular sobre el rol biológico.

Bock y von Wahlert (1965) identificaron varias aproximaciones metodológicas aplicables en los análisis funcionales de organismos extinguidos, las cuales agruparon en tres unidades conceptuales: filogenéticas, basadas en analogías y biomecánicas.

Puesto que enmarcamos nuestra definición de diseño en el contexto de la evolución biológica, las inferencias sobre comportamiento en organismos extinguidos deben interpretarse a través de la lente de la filogenia. La morfología de un animal representa un compromiso de grado variable entre su adaptación presente y su historia evolutiva. Los organismos reflejan una dualidad entre la adaptación a las demandas ambientales y la tendencia heredada a permanecer constantes, la contingencia histórica o restricción evolutiva. O sea, la morfología de un organismo está limitada o moderada por su historia evolutiva y no está estructurada o diseñada específica y únicamente por su ajuste al hábitat. Así, el componente filogenético representa una variable que potencialmente introduce confusión al inferir hábitos a partir de la morfología funcional y su conocimiento detallado y crítico es fundamental para entender y calibrar una señal morfológica funcional. De acuerdo con Savazzi (1999) las **filogenéticas** son aproximaciones comparativas e inductivas para la interpretación de función en organismos extinguidos que se realizan comparando estructuras homólogas en fósiles y actuales. Esto requiere la utilización de filogenias y la optimización de rasgos de los taxones sobre ellas. Cuando las estructuras y funciones son únicas (autoapomorfías) en los organismos extinguidos, no se dispone de información acerca de sus funciones desde el marco de referencia filogenético. Incluso, en muchos casos, estructuras homólogas (es decir compartidas por ancestralidad común) en taxones cercanamente emparentados poseen funciones diferentes. En general, cuanto más alejados estén los taxones, más factible será que la relación filogenéticamente determinada entre estructura y función se rompa (Lauder, 1995). Hoy en día hay varias formas de excluir los efectos de la filogenia sobre nuestros análisis, desde aquellas en las que se buscan los caracteres anatómicos que covarían con el hábito en linajes no relacionados (taxon free) o en los que se buscan o bien remover los efectos del componente filogenético o calcular el porcentaje de la variación que es explicada por la misma (métodos comparativos, ver Capítulo II).

Asimismo, si un linaje desarrolla un fenotipo adaptado a una determinada condición ambiental, no necesariamente debe ser idéntico a los modelos actuales, por lo que se requieren aproximaciones no filogenéticas. Cuando no se encuentran homologías adecuadas se acude a las **analogías**, buscando un análogo preferentemente biológico (la correlación forma-función de Radinsky, 1987). Cuando no se encuentran análogos biológicos se recurre a análogos mecánicos. Esta analogía funcional (ya sea biológica o mecánica) debe ser corroborada mediante evidencia indirecta. Finalmente, la **biomecánica** examina la interrelación entre las estructuras biológicas y los procesos físicos permitiendo la cuantificación de las propiedades funcionales de las primeras y la evaluación de sus efectos en la facultad y en el rol biológico. La biomecánica no requiere de homólogos vivientes, análogos mecánicos o biológicos (Radinsky, 1987), sin embargo puede sugerirse alguno de ellos como punto de partida.

Más recientemente se ha descrito un **protocolo básico para estudios paleobiológicos** basado en la correlación forma-función (Vizcaíno *et al.*, 2008) que identifica tres atributos biológicos esenciales para cada taxón: tamaño corporal, preferencia y uso de sustrato (incluyendo el modo de locomoción) y alimentación (Figura I.8). Aunque estos principios se han utilizado durante los últimos tres decenios (por ejemplo, Andrews *et al.*, 1979; Van Couvering, 1980; Reed, 1998; etc.) no se han aplicado plenamente al entendimiento de la gran diversidad paleobiológica de América del Sur.

El tamaño corporal es un rasgo susceptible de ser calculado en los vertebrados extinguidos que ejerce una influencia notable en la historia de vida de un animal (Peters, 1983; Schmidt-Nielsen, 1984; Damuth y MacFadden, 1990). Prácticamente todas las variables biológicas son decisivamente influidas por, o correlacionadas con, el tamaño del cuerpo; por ejemplo, el metabolismo (Kleiber, 1932), las dimensiones de los huesos de las extremidades y la biomecánica de la locomoción (Alexander *et al.*, 1979; Alexander, 1985, 1989; Fariña *et al.*, 1997), la densidad poblacional y tamaño del área de acción (home range; Damuth, 1981a y b, 1987, 1991, 1993; Lindstedt *et al.*, 1986; Reiss, 1988; Swihart *et al.*, 1988; Nee

et al., 1991), la organización y el comportamiento social (Jarman, 1974) y la propensión a la extinción (Flessa et al., 1986; Lessa y Fariña, 1996; Lessa et al., 1997).



Figura I.8. Protocolo para estudios paleobiológicos: tamaño corporal, preferencia y uso de sustrato y alimentación o dieta, combinados, constituyen un trípode en el que se apoya nuestra visión integral de los organismos en su contexto paleoecológico.

El estudio morfológico de los aparatos mandibular y locomotor permite interpretar los movimientos para los que están optimizados. Además, los análisis de la masticación son útiles para la formulación de hipótesis acerca de la dieta del organismo, mientras que los análisis del aparato locomotor permiten realizar inferencias sobre el tipo de sustrato preferido y el uso que se hace de él. Obviamente, estos dos aspectos, sumados al tamaño corporal, cuentan entre los datos más relevantes para la interpretación de un organismo en un contexto paleoecológico.

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

Bibliografía de referencia

- Erwin, D. H. y Wing, S. L. (Eds.). (2000). "Deep Time: Paleobiology's Perspective". En *Paleobiology*, 26(4).
- Kardong, K. (2007). *Vertebrados: Anatomía Comparada, Función y Evolución* (p. 800). McGraw-Hill- Interamericana de España. 4ta Ed.
- Radinsky, L. B. (1987). *The Evolution of Vertebrate Design* (p. 197). Chicago y Londres: The University of Chicago Press.
- Schwenk, K. (Ed.) (2000). *Feeding, Form, Function and Evolution in Tetrapod Vertebrates* (p. 537). San Diego: Academic Press.

HERRAMIENTAS METODOLÓGICAS

BIOMECÁNICA

La mecánica es la rama de la física que estudia y analiza el movimiento y reposo de los cuerpos bajo la acción de fuerzas. Como ya señalamos, la biomecánica es la aplicación de los principios de la mecánica a los organismos vivos utilizando los principios y métodos de la física y la ingeniería. Permite la cuantificación de las propiedades funcionales de las estructuras y la evaluación de sus efectos en la biología (facultad y rol biológico) de los organismos.

El interés por la biomecánica es antiguo en la historia del conocimiento. El primer tratado conocido sobre el tema es *De Motu animalium* ("Sobre el movimiento de animales") del polímata griego Aristóteles (384 a. C. – 322 a. C.; Figura II.1), quien no solo vio los cuerpos de los animales como sistemas mecánicos, sino que avanzó en cuestiones como la diferencia fisiológica entre imaginar una acción y realizarla. El tema fue retomado durante el Renacimiento por el napolitano Giovanni Alfonso Borelli (1608-1679; Figura II.2) quien aunó sus conocimientos de fisiología, física y matemáticas con la biomecánica. Inspirado en Aristóteles, publicó *De Motu animalium I* y *De Motu animalium II*, comparando los animales con máquinas y utilizando las matemáticas para probar sus hipótesis (Figura II.3). Borelli fue el primero en sugerir que los músculos solo producen movimiento por contracción de sus fibras. También reconoció que el movimiento hacia adelante implica primero el desplazamiento del centro de gravedad del cuerpo hacia adelante, seguido por el balanceo de sus extremidades con el fin de mantener el equilibrio. También estudió la mecánica del corazón y las arterias y utilizó la microscopía para investigar el movimiento estomático de las plantas. Borelli contribuyó al principio moderno de la investigación científica adhiriendo al principio de Galileo Galilei (1564-1642; Figura II.4) de probar las hipótesis mediante la observación. Por sus descubrimientos, Borelli ha sido reconocido como el "padre de la biomecánica moderna" por la Sociedad Americana de Biomecánica, la cual entrega el Premio Borelli como su más alto honor para la investigación en el área.



Figura II.1. Aristóteles de Estagira (384 a. C. - 322 a. C.), filósofo, lógico y científico macedonio nacido en la ciudad de Estagira en la antigua Grecia. Discípulo de Platón y maestro de Alejandro Magno, transformó cada área del conocimiento que trató, influyendo en el pensamiento intelectual del mundo Occidental. Grabado de busto en toga y birrete con la inscripción...“el gran Aristóteles indagó la causa de las cosas”... Biblioteca Nacional de Medicina, Maryland, Estados Unidos.

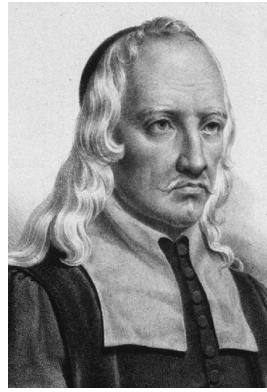


Figura II.2. Giovanni Alfonso Borelli (1608-1679), físico y matemático Italiano nacido en Nápoles. Por consejo del fundador de la histología Marcello Malpighi, se inclinó a la medicina, donde aplicó las leyes físicas y matemáticas a los procesos biológicos. Litografía de Godefroy Engelmann sobre dibujo de Vignerón. Biblioteca Nacional de Medicina, Maryland, Estados Unidos.

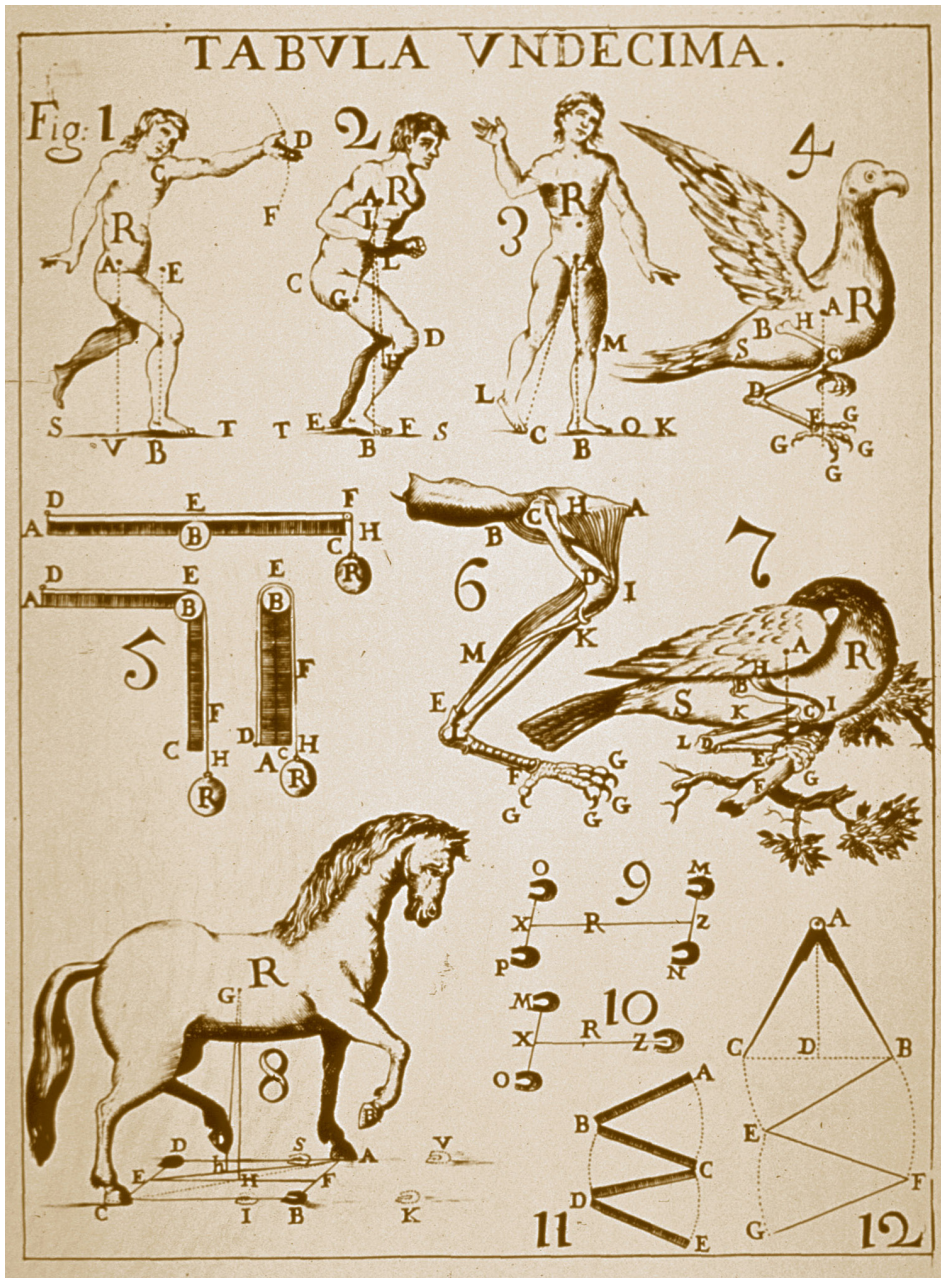


Figura II.3. Reproducción de una lámina de *De Motu animalium* de Borelli de 1680 que trata organismos comparados con máquinas. Incluye al hombre, aves, el caballo y sus diferentes tipos de pasos, palancas y poleas.

La biomecánica recién se estableció como una disciplina reconocida y como área de investigación autónoma en la segunda mitad del siglo XX en gran parte gracias a los trabajos de Y.C. Fung, (Figura II.5) a quien se le adjudica el mismo calificativo que a Borelli, por sus investigaciones particularmente en humanos. La biomecánica aplicada a humanos está presente en diversos ámbitos, especialmente la biomecánica médica (busca minimizar los efectos físicos de las patologías), la biomecánica deportiva (busca mejorar el rendimiento deportivo) y la biomecánica ocupacional (estudia la interacción del cuerpo humano con los elementos con que se relaciona en diversos ámbitos laborales).

Paralelamente, la biomecánica encontró su espacio definitivo en el vasto campo de la biología animal en 1968 con la publicación del libro *Animal Mechanics* del destacado zoólogo británico Robert McNeill Alexander (1934-2016; Figura II.6). Alexander también contribuyó a la inserción de la biomecánica como herramienta para interpretar la paleobiología de vertebrados fósiles con su libro *Dynamics of Dinosaurs and other Extinct Giants* publicado en 1989. Con respecto a la botánica, múltiples facetas de la biomecánica vegetal se describen en el libro *Plant Biomechanics: An Engineering Approach to Plant Form and Function*, de Karl Niklas (1992).

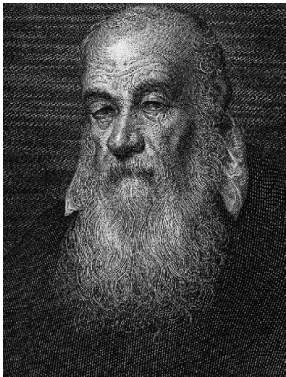


Figura II.4. Galileo Galilei (1564-1642), astrónomo, filósofo, ingeniero, matemático y físico italiano nacido en Pisa, cuando esta pertenecía al Gran Ducado de Toscana. Grabado por Doménico Cunego en 1769, titulado “*Effigies incognita*”, representando a Galileo en su ancianidad.

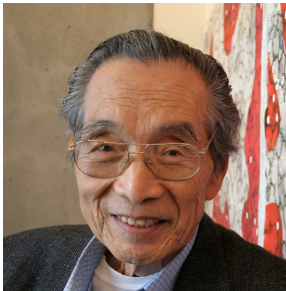


Figura II.5. Yuan-Cheng “Bert” Fung, nacionalizado Estadounidense, nació en la ciudad de Changzhou, China, el 5 de septiembre de 1919. Bio-ingenero, fue pionero en la aplicación de los principios de la ingeniería analítica y cuantitativa en los estudios del cuerpo humano y sus enfermedades contribuyendo, entre otras cosas, al desarrollo de piel artificial. Foto cortesía de la Jacobs School of Engineering, Universidad de California, San Diego, Estados Unidos.

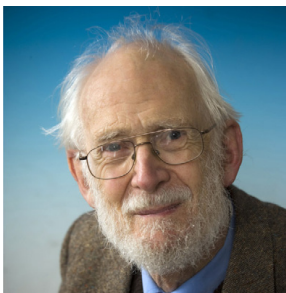


Figura II.6. Robert McNeill Alexander, Zoólogo británico nacido en la ciudad de Lisburn, Irlanda del Norte, el 7 de Julio de 1934. Falleció el 21 de marzo de 2016, unos meses antes que este libro saliera publicado. Se especializó en la mecánica de los organismos, particularmente la locomoción humana y animal, incluyendo el rol de los mecanismos elásticos en la carrera y salto, el escalado de la estructura y el movimiento en animales y el modelado matemático de caminar, correr y saltar. Foto cortesía del Prof. McNeill Alexander.

Muchos de los conocimientos generados por la biomecánica se basan en lo que se conoce como modelos biomecánicos, los que permiten realizar predicciones sobre el comportamiento, resistencia, fatiga y otros aspectos de diferentes partes del cuerpo cuando están sometidas a condiciones determinadas. En paleobiología la biomecánica funciona de modo similar a lo que en diseño ingenieril se conoce como ingeniería reversa o inversa, procedimiento por el cual cada componente de un objeto es analizado separadamente para descubrir cómo funciona, con la finalidad de duplicarlo o mejorarlo. En paleobiología se aplica para inferir qué funciones podía desempeñar determinada estructura.

Algunas herramientas matemáticas de la biomecánica son álgebra lineal, ecuaciones diferenciales, álgebra vectorial, cálculo tensorial y métodos numéricos. Actualmente es posible estudiar fenómenos muy complejos y poner a prueba y refinar modelos teóricos mediante simulaciones computarizadas (biomecánica computacional), con control de gran número de parámetros o con la repetición de su comportamiento.

Algunos ejemplos sencillos de investigación biomecánica incluyen la investigación de las fuerzas que actúan sobre los miembros, la aerodinámica del vuelo de las aves y los insectos, la hidrodinámica de la natación de los peces y la locomoción en general en todas las formas de vida, desde células individuales a organismos enteros. En estos casos, algunas aplicaciones simples de la **mecánica newtoniana** suministran aproximaciones correctas en cada nivel y son particularmente útiles en la reconstrucción paleobiológica. En cambio, hay otros enfoques más sofisticados como la mecánica de **medios continuos** (Figura II.7). Esta propone un modelo unificado para sólidos rígidos, sólidos deformables y fluidos en el que no hay discontinuidades entre las partículas; la descripción matemática de este medio y de sus propiedades se puede realizar mediante funciones continuas como el método de los elementos finitos. Antes de presentar algunos ejemplos de la aplicación de los dos tipos de mecánica debemos definir términos y explicar conceptos.

Definiciones y conceptos

Mecánica y términos relacionados

Mecánica: es la rama de la física que estudia y analiza el movimiento y reposo de los cuerpos bajo la acción de fuerzas.

Estática: es la parte de la mecánica que trata las fuerzas actuantes sobre un cuerpo cuando están balanceadas, es decir cuando el **momento** es nulo.

Dinámica: es la parte de la mecánica que trata las fuerzas actuantes sobre un cuerpo cuando no están balanceadas y existe un **momento**.

Sistema físico: es un agregado de objetos o entidades materiales entre cuyas partes existe una vinculación o interacción de tipo causal.

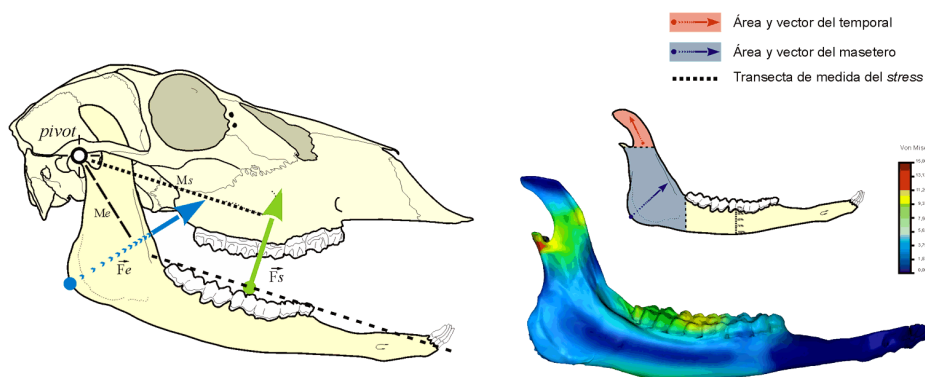


Figura II.7. Sistema de palanca del aparato masticatorio del venado de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus*). A la izquierda esquema clásico de la mecánica Newtoniana; F_e , vector y línea de acción de la fuerza de entrada del masetero; F_s , fuerza de salida; M_e , brazo de entrada; M_s , brazo de salida. A la derecha modelo típico de mecánica de medios continuos; elementos finitos con trama de color marcando la distribución de estrés de Von Mises utilizando las propiedades del material del hueso haversiano bovino, siguiendo a Fletcher *et al.* (2010) (Módulo de Young = 10 GPa; relación de Poisson = 0,4).

Medidas y unidades

Magnitudes escalares y vectoriales: las magnitudes escalares quedan definidas completamente mediante un único número (módulo) que expresa una cantidad en una determinada unidad y carecen de otros atributos (dirección y sentido); por ejemplo tiempo y temperatura. En general las magnitudes escalares son invariantes, es decir que no dependen del sistema de referencia. Los vectores son magnitudes que poseen tres atributos descriptivos: cantidad (o módulo), dirección y sentido (por ejemplo, fuerza y velocidad). Los vectores dependen del sistema de referencia, por lo que es vital definir este con claridad antes de efectuar cualquier cálculo con magnitudes vectoriales. A continuación se definen algunas magnitudes relevantes (Figura II.8).

Longitud: es una magnitud física fundamental. Se define como un concepto de distancia entre puntos (ver tamaño, alometría, etc. en Capítulo IV). En biología engloba medidas lineales escalares como anchos, altos, largos y diámetros. En el Sistema Internacional, la unidad es el metro (**m**).

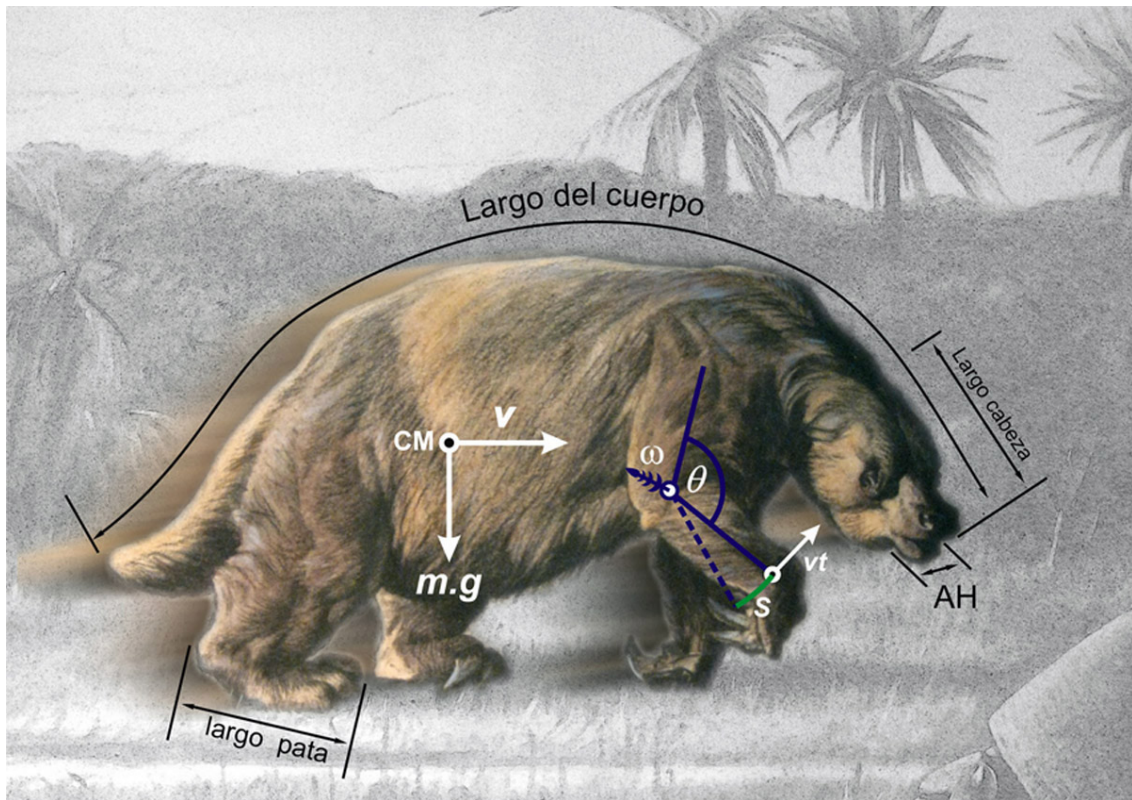


Figura II.8 Magnitudes escalares y vectoriales ejemplificadas en el desplazamiento del perezoso gigante *Megatherium americanum*; AH, ancho del hocico; largos de cabeza y pata como distancias rectas entre puntos; largo del cuerpo medida sobre la curvatura; v , velocidad del desplazamiento medida en metros por segundo; m , masa medida en kilogramos; g , aceleración de la gravedad ($9,8 \text{ m s}^{-2}$); $m.g$, resultante de la fuerza peso actuante sobre el centro de masa CM ; ω , velocidad angular (vector perpendicular y hacia fuera de la hoja/pantalla siguiendo la regla de la mano derecha); vt , velocidad tangencial; θ , desplazamiento angular; S , longitud del arco recorrido. Realizada sobre una antigua ilustración existente en la División Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata. Cortesía del Museo de La Plata.

Tiempo: es el concepto de flujo de los eventos. La unidad es el segundo (s).

Fuerza: es un concepto que describe el efecto de un cuerpo actuando sobre otro. La unidad es el Newton (**N**; siendo $1 \text{ N} = 1 \text{ kg m s}^{-2}$).

Velocidad: es la tasa de cambio de posición de un objeto (m s^{-1}).

Aceleración: es la tasa de cambio de la velocidad (m s^{-2}).

Masa: es otra magnitud física fundamental. Define la cantidad de materia de un cuerpo y es una propiedad intrínseca de la materia. La unidad es el kilogramo (kg) y al igual que la longitud es una magnitud escalar.

Centro de masa: es un punto virtual en donde toda la masa podría estar concentrada. En reposo se ubica donde el cuerpo está balanceado y se desplaza con los cambios de forma del animal a medida que se mueve.

Peso: es una medida de fuerza y por lo tanto una magnitud vectorial. Representa la acción persistente de la gravedad acelerando un cuerpo hacia el centro de la Tierra (N o kg m s^{-2}).

Conceptos asociados al de centro de masa son los de **centroide** y **centro de gravedad**. El primero es puramente geométrico y su posición depende de la forma del objeto. El centro de gravedad se define como el punto donde se aplica la resultante de todas las fuerzas de gravedad que actúan sobre el cuerpo (vector peso) y su posición depende del campo gravitatorio. En un campo gravitatorio relativamente uniforme, como el terrestre, el centro de gravedad coincide con el centro de masa. Un objeto bajo gravedad cero, no posee centro de gravedad, pero sí centro de masa.

Leyes de Newton

Las Leyes del movimiento de Newton son tres principios que explican la mayor parte de los problemas relativos al movimiento de los cuerpos (Figura II.9). Dentro de la mecánica newtoniana la fuerza se define matemáticamente como el producto de la masa del objeto por su aceleración ($F=ma$). Nótese que las unidades de fuerza derivan de la interacción entre las unidades de masa (kg) y las unidades de aceleración (m s^{-2}).

Ley de inercia. Todo cuerpo tiende a mantenerse en el mismo estado hasta que una nueva fuerza actúa para ponerlo en movimiento, detenerlo o cambiar su dirección. Inercia es la tendencia del cuerpo a resistir este cambio en el estado de movimiento.

Ley de movimiento. El cambio en el movimiento de un objeto es proporcional a la fuerza que actúa sobre él.

Ley de acción y reacción. Por cada acción entre dos objetos en contacto existe una reacción de igual módulo y dirección pero de sentido contrario.



Figura II.9. Leyes de Newton (véase texto)

Las limitaciones impuestas a estas leyes por la teoría de la relatividad son matemáticamente significativas solo cuando la velocidad del objeto se acerca a la de la luz. Puesto que hasta el momento no tenemos evidencias de que algún vertebrado extinto haya alcanzado esa velocidad, podemos aplicar estas leyes a nuestras interpretaciones paleobiológicas con relativa tranquilidad.

En mecánica clásica newtoniana se habla también de un **momento lineal**, también llamado “cantidad de movimiento”, una magnitud física fundamental que describe el estado de un objeto en movimiento y se calcula como el producto de la masa del objeto por su velocidad en un instante determinado. También existe un **momento angular** en mecánica rotacional.

Diagramas de cuerpo libre

Las fuerzas que actúan sobre un cuerpo pueden ser estudiadas indicando todas las fuerzas externas que actúan sobre el mismo mediante el uso de **diagramas de cuerpo libre** (Figura II.10). En estos diagramas, se escoge un objeto o cuerpo y se lo aísla, reemplazando las cuerdas, superficies u otros elementos por fuerzas representadas por flechas que indican sus respectivas direcciones. Es fundamental que el diagrama de cuerpo libre sea correcto antes de aplicar la **Segunda ley de Newton** y la sumatoria de todas las fuerzas aplicadas (extrínsecas) sobre el objeto debe ser igual a su masa multiplicada por su aceleración:

$$F_{ext} = ma$$

Por supuesto, también deben representarse la fuerza de gravedad y las fuerzas de fricción. Si intervienen varios cuerpos se hace un diagrama de cada uno de ellos, por separado.

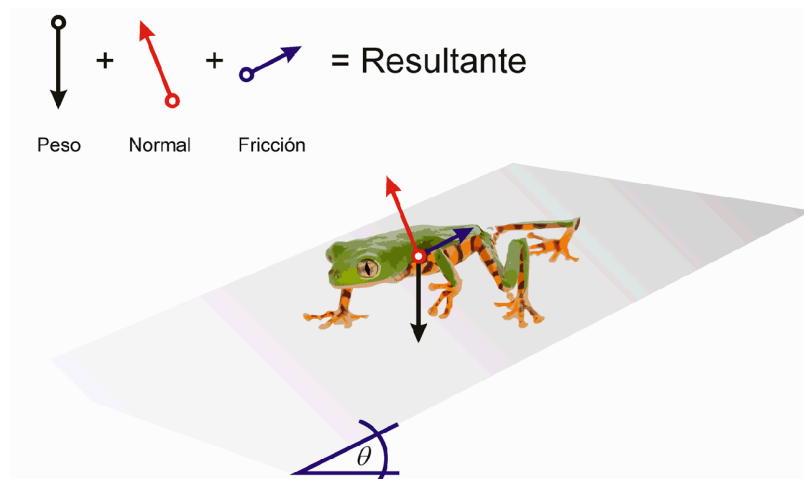


Figura II.10. Diagrama de cuerpo libre. Ejemplo de una rana tigre bajando por un plano inclinado con un ángulo θ . Las fuerzas actuantes en el sistema se resumen en el centro de masa. Para que la rana baje la fuerza de fricción generada por los discos adhesivos debe ser inferior a la componente de la normal al peso.

Sistemas físicos

Un sistema físico consiste en una porción del Universo elegida para ser analizada. Se trata de una colección de objetos que interactúan entre sí de forma causal (Figura II.11).

Cadena cinemática: representación de una serie de piezas o partes que se mueven.

Mecanismo: cadena cinemática con movimientos restringidos, de tal manera que el movimiento de un eslabón produce un movimiento definido y predecible sobre los otros elementos de la cadena.

Máquina: mecanismo para aplicar o transferir fuerzas.

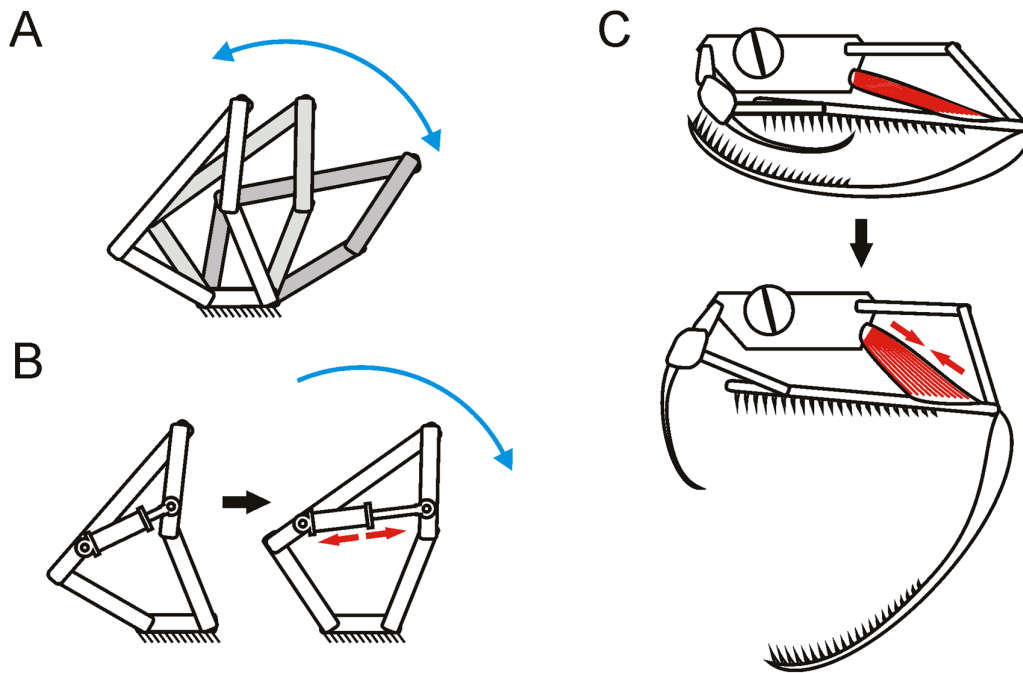


Figura II.11. Sistemas físicos. A. Mecanismo: estando una parte fija, los componentes se mueven en un sentido determinado desde la posición inicial (en blanco) a la final (en gris oscuro). B. Máquina: el mecanismo transfiere la fuerza introducida, en este caso por un pistón. C. Diagrama idealizado del mecanismo formado por el conjunto de piezas móviles del sistema cráneo-mandibular de los ofidios; la contracción de los músculos protractores y elevadores del pterigoideas resulta en la aplicación de una fuerza que se transfiere provocando la erección de los colmillos inoculadores. Basado en Liem *et al.* (2001) y Diogo y Abdala (2010).

Palancas

Las palancas son máquinas constituidas por una barra rígida, un punto de apoyo (**fulcro** o **pivote**) y dos fuerzas (como mínimo) presentes: una que hay que vencer o **resistencia** (normalmente es un peso a sostener, levantar o mover en general) y una que se ejerce para realizar la acción deseada o **potencia**. La distancia que hay entre el punto de apoyo y el lugar donde está aplicada cada fuerza, en la barra rígida, se denomina **brazo**. Así, a cada fuerza le corresponde un determinado brazo. La distancia perpendicular desde la fuerza aplicada a la palanca hasta el pivote se llama **brazo de palanca** o **brazo de momento**. Existe un brazo de momento de entrada y uno de salida (Figura II.12). Cada una de estas fuerzas aplicadas a la palanca produce un componente de rotación conocido como **torque** o **momento de la fuerza**. Este se define matemáticamente como el producto vectorial de la fuerza por el brazo de palanca (N m). Como la velocidad siempre es distancia recorrida sobre tiempo y el arco recorrido por la barra depende de la longitud del brazo, entonces los brazos de momento de salida largos y de entrada cortos favorecen la velocidad, mientras que los brazos de momento cortos y de salida largos favorecen la fuerza.

Ventaja mecánica: es la relación entre las fuerzas de salida y de entrada al sistema F_o/F_i . Cuando una palanca está optimizada para proveer una fuerza de salida mayor, posee una ventaja mecánica mayor a 1.

Cociente de velocidad: es la relación entre los brazos de momento de entrada y salida l_o/l_i . Cuando una palanca está optimizada para proveer mayor velocidad el cociente de velocidad es mayor a 1.

Cuando el sistema está en equilibrio los torques de ambas fuerzas son opuestos pero equivalentes, de modo que la palanca no rota en ninguna dirección. Matemáticamente corresponde a la expresión $F_o l_o = F_i l_i$, o su equivalente $F_o/F_i = l_i/l_o$. De lo cual se deduce que la ventaja mecánica es equivalente a la inversa del cociente de velocidad. Esta última expresión es conocida como la **ley de palanca**, la cual fue demostrada geoméricamente por Arquímedes y más tarde matemáticamente por Galileo.

Existen diferentes tipos de palancas (Figura II.12):

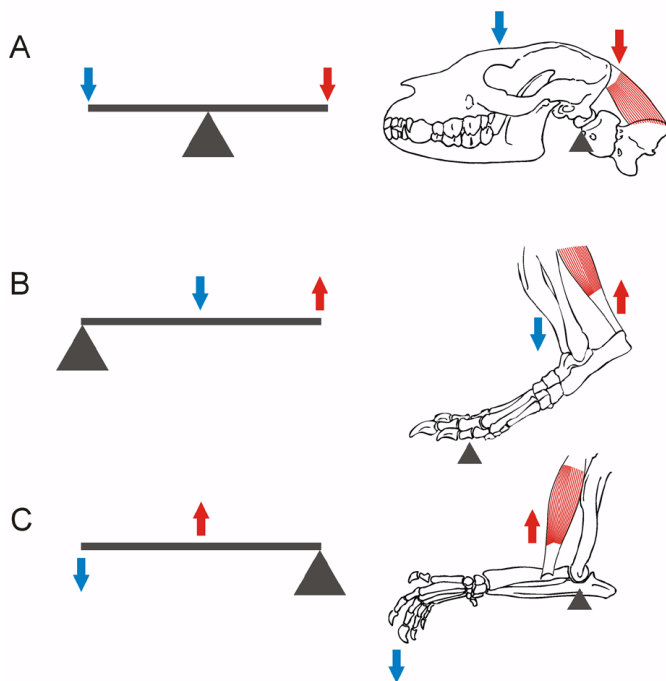


Figura II.12. A. Palanca de primera clase, con el pivote situado entre la potencia y la resistencia; ejemplo: sistema formado por la cabeza con las primeras vértebras cervicales como pivote, el peso del cráneo como resistencia y la fuerza producida por la contracción de los músculos nucales como potencia. B. Palanca de segunda clase, con la resistencia ubicada entre la potencia y el pivote; ejemplo: sistema formado por el apoyo de los dedos en el suelo como pivote, la fuerza peso como resistencia y la fuerza aplicada por el músculo gastrocnemio como potencia. C. Palanca de tercera clase, la potencia se encuentra entre el pivote y la resistencia; ejemplo: sistema formado por el codo como pivote, la fuerza peso del antebrazo como resistencia y la fuerza aplicada por el músculo bíceps como potencia.

Palanca de primera clase: el pivote se encuentra situado entre la fuerza de entrada o potencia y la resistencia. La ventaja mecánica puede ser cualquier valor por encima de 0 (cero). Este tipo de palancas se pueden optimizar tanto como se desee, simplemente alargando el brazo de momento de la fuerza de entrada con respecto al de la fuerza de salida (a costa de un decrecimiento en la velocidad angular del sistema). Ejemplos: sistemas formados por la cabeza y los músculos nucales, con las primeras vértebras cervicales como pivote, y por el antebrazo y el tríceps, con el codo como pivote.

Palanca de segunda clase: la resistencia se encuentra entre la fuerza de entrada y el pivote. Este tipo de palancas presentan una ventaja mecánica siempre mayor que 1, por lo cual son muy eficaces en la optimización de la fuerza, aunque no tanto de la velocidad. Ejemplo: sistema formado por el pie y el músculo gastrocnemio, con el tobillo como pivote.

Palanca de tercera clase: la fuerza de entrada se encuentra entre la resistencia y el pivote. La ventaja mecánica es siempre menor que 1 y el cociente de velocidad mayor a 1. Este tipo de palancas optimiza la velocidad y es menos eficaz para la fuerza. Ejemplos: sistemas formados por el antebrazo y el músculo bíceps, con el codo como pivote, y por la mandíbula y el conjunto de los músculos masetero, pterigoides y temporal, con el cóndilo articular como pivote.

Fuerzas actuando sobre materiales

Las características de los materiales que dan cuerpo a los objetos permiten que estos puedan deformarse o incluso romperse cuando se le aplican fuerzas. Los tipos de esfuerzos (Figura II. 13) que deben soportar los diferentes elementos de las estructuras son:

Compresión: se da cuando sobre el objeto actúan dos fuerzas de sentido contrario hacia el centro del objeto. Las partículas se acercan tendiendo a generar la compactación del material.

Tracción: ocurre cuando actúan dos fuerzas de sentido contrario desde el centro del objeto. Las partículas se alejan produciendo un estiramiento del material.

Flexión: se da cuando las fuerzas actuantes sobre el objeto tienden a hacer que se combe. Esto produce una combinación de tracción de un lado del objeto y compresión del otro: mientras que un lado el material se compacta, el otro se estira. Una viga que se dobla sufre compresión y tracción en lados opuestos.

Cizalla o corte: se produce cuando fuerzas de sentido opuesto aplicadas en diferentes planos del objeto producen que las partículas del material tiendan a desplazarse unas sobre las otras produciéndose un corte.

Torsión: se da cuando fuerzas rotacionales de sentido opuesto en cada extremo del objeto hacen que este tienda a retorcerse sobre su eje central.

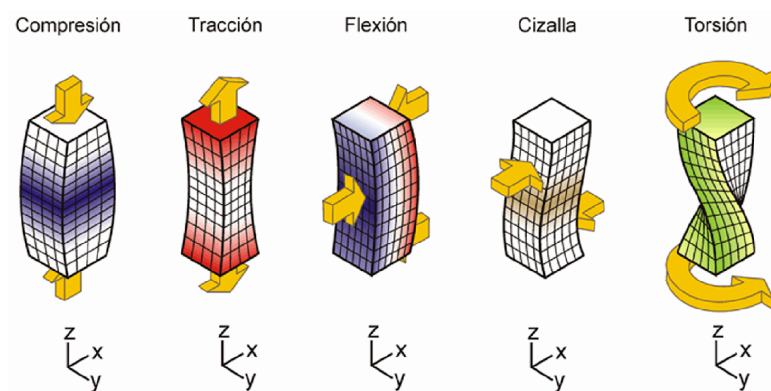


Figura II.13. Fuerzas actuando sobre materiales. Las áreas sombreadas en azul indican donde las partículas se acercan y se concentran las fuerzas de compresión; en rojo, donde se separan y se concentra la tracción; en amarillo, desplazamientos de partículas unas sobre otras; el gradiente amarillo-verde en torsión indica zonas con desplazamientos y mezclas de fuerzas.

Las **fuerzas de compresión, tracción, flexión, cizalla y torsión** son las fuerzas máximas que un material puede soportar en cada una de esas circunstancias, antes de su ruptura. Esto se calcula experimentalmente para cada tipo de material. La mayoría de los materiales soportan mejor la compresión que la tracción y la cizalla. El uso exhaustivo y prolongado de un material puede producir **fractura por fatiga**, es decir, una ruptura espontánea por efecto de la aparición y propagación de microfracturas.

Teoría de las trayectorias

Cuando un objeto recibe una carga, el material dentro del mismo transporta el estrés interno resultante a lo largo de trayectorias o sendas de estrés, de molécula en molécula. Una viga sujeta por su base a una pared se dobla bajo su propio peso; mientras que la superficie inferior de la viga soporta fuerzas de compresión, la parte superior soporta fuerzas de tracción. Las fuerzas de compresión y tracción resultantes son transportadas a través de trayectorias que se cruzan en ángulo recto y se agrupan bajo la superficie de la viga (Figura II.14).

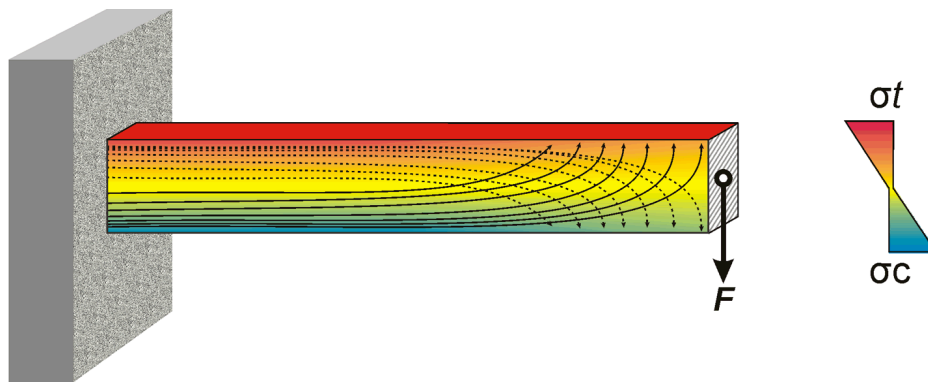


Figura II.14. Teoría de las trayectorias. La fuerza F aplicada en el extremo de la viga es la carga debido a su propio peso, que somete a la viga a esfuerzos de flexión. Las líneas muestran la distribución de la componente de esfuerzos simétricos; las continuas, arcos de esfuerzos de compresión (σ_c ; color azul); las de puntos, arcos de esfuerzos de tensión (σ_t , color rojo). Las trayectorias de las fuerzas de compresión y tracción resultantes se cruzan en el extremo de la viga. El eje de la viga (color amarillo), donde el material no está sometido a esfuerzos, se denomina eje neutro. La intensidad del esfuerzo que debe soportar el material se incrementa linealmente conforme se aleja del eje neutro.

Ejemplos de aplicación de mecánicas newtoniana y de medios continuos en paleobiología

Ventaja mecánica

En paleobiología de tetrápodos suele ser bastante sencillo aplicar mecánica newtoniana sobre aquellas partes del esqueleto que funcionan como sistemas de palancas cuando la reconstrucción muscular es confiable. Por ejemplo, entre los mamíferos, los armadillos (Orden Xenarthra) se caracterizan por ser buenos cavadores, actividad que desarrollan rascando el suelo con sus fuertes garras, mediante una poderosa extensión del antebrazo. Así el miembro anterior actúa como una máquina que sirve para transferir la fuerza generada por su musculatura, aplicándola sobre el sustrato. Aunque el movimiento completo involucra los diferentes segmentos del miembro, es factible generar un diagrama de cuerpo libre considerando a la ulna (el hueso mayor del antebrazo) como una palanca con fulcro en la articulación con el húmero. El brazo de entrada está representado por la longitud del olécranon en el que se inserta el músculo tríceps, el cual jala (fuerza de entrada) produciendo un torque (momento) y, consecuentemente, la extensión del antebrazo. El brazo de salida está representado por la longitud de la diáfisis de la ulna, que transmite la fuerza de salida a la mano que accionará sobre el sustrato. Dentro de la diversidad de los armadillos actuales, la proporción entre el olécranon y la diáfisis es mayor en las especies que excavan más frecuente y/o intensamente; es decir, tienen mayor ventaja mecánica. Se deriva así un Índice de Habilidad Fosorial (IFA, por su nombre en inglés *Index of Fossorial Ability*; Vizcaíno *et al.*, 1999 y Vizcaíno y Milne, 2002), como una medida de la ventaja mecánica del músculo tríceps en la extensión del antebrazo, expresado como la longitud del olécranon (*OL*) dividida por la diferencia entre la longitud de la ulna (*UL*) y la longitud del olécranon ($[OL / (UL - OL)] \times 100$; Figura II.15). Este índice ha sido aplicado a armadillos extinguidos del Mioceno y Pleistoceno (Vizcaíno *et al.*, 2003; 2006a; 2012a).

Es importante señalar aquí dos aspectos que ya indicamos deben considerarse en la formulación de hipótesis paleobiológicas. Uno es que los estudios realizados en armadillos permitieron descartar la influencia del tamaño sobre el índice (Vizcaíno y Milne, 2002). El otro es el legado filogenético. Ciertamente, este índice es eficaz en la identificación de buenos excavadores también en otros grupos de mamíferos. Sin embargo, aunque dentro de cada orden los más especializados para la excavación muestran los valores más altos, los más especializados en otros órdenes (Carnivora, Rodentia) tienen valores más bajos que en los armadillos menos cavadores. La ancestralidad de este hábito en los armadillos impone severas restricciones que condicionan modificaciones posteriores (Vizcaíno *et al.*, 1999).

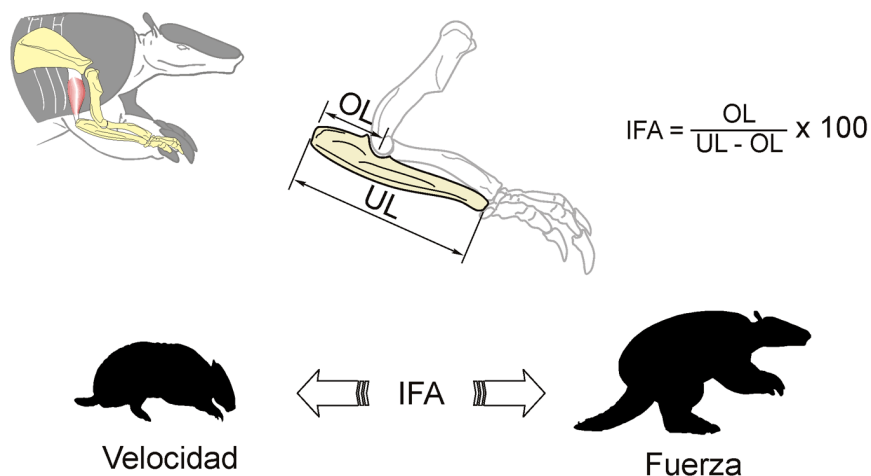


Figura II.15. Ventaja mecánica del antebrazo en armadillos, tomando la ulna como una palanca con pivote en la articulación con el húmero. El músculo tríceps provee la potencia que extiende el antebrazo. El Índice de Habilidad Fosorial (IFA) indica la ventaja mecánica del tríceps; *OL*, longitud del olécranon, *UL*, longitud de ulna. En la ilustración inferior, valores bajos de IFA (hacia la izquierda) se corresponden con armadillos ambulatorios, poco cavadores (las especies de quirquincho bola, *Tolypeutes*), valores altos (hacia la derecha) mejoran la fuerza de salida en los cavadores más poderosos (en este caso representado por el tatu carreta, *Priodontes maximus*).

Elementos finitos

El análisis de elementos finitos se basa en el método de subdividir un sólido digitalizado (obtenido, por ejemplo, por modelado o mediante tomografías) en unidades cúbicas de valor unitario. Los cálculos de las variables físicas de interés se realizan por separado para cada uno de estos “bloques”. Luego este conjunto de variables se unifica en una descripción cuantitativa del comportamiento físico del sólido entero. El conjunto de parámetros a los cuales se somete el modelo (fuerza, tensión, aceleración, etc.) es determinado *a priori* por el investigador basado en criterios explicitados claramente. Un enfoque de elementos finitos en modelos tridimensionales de cráneos permite evaluar la distribución de las zonas que soportan mayor *estrés* y formular hipótesis explicativas de esta distribución. Recientemente, Degrange *et al.*, (2010), aplicaron este procedimiento y formularon hipótesis sobre estrategias de captura de presas de un ave extinguida, el fororraco *Andalgalornis* (masa corporal estimada en 40 kg) (Figura II.16).

Con base en el análisis de regresión se estimó la fuerza de mordida en la punta del pico en 133 N. Los resultados obtenidos a partir de análisis de elementos finitos de una chuña o carriama (ave gruiforme, uno de sus parientes vivos más cercanos) y un águila, mostraron que el cráneo de *Andalgalornis* sufría tensiones relativamente altas cuando se lo sometía a cargas laterales y bajas cuando la fuerza era aplicada dorsoventralmente (sagitalmente) y en simulaciones de tironeo hacia atrás.

Por cuanto no es de esperar comportamientos potencialmente peligrosos para la integridad física del animal que los efectúe, Degrange *et al.* (2010) estimaron poco probable que *Andalgalornis* luchara con su pico para someter una presa grande. Por lo tanto propusieron que o bien consumía presas más pequeñas que podrían ser sacrificadas y consumidas de manera más segura (por ejemplo, tragarlas enteras) o que utilizaba el pico realizando múltiples ataques sagitales bien centrados para reducir el tamaño de la presa a porciones ingeribles.

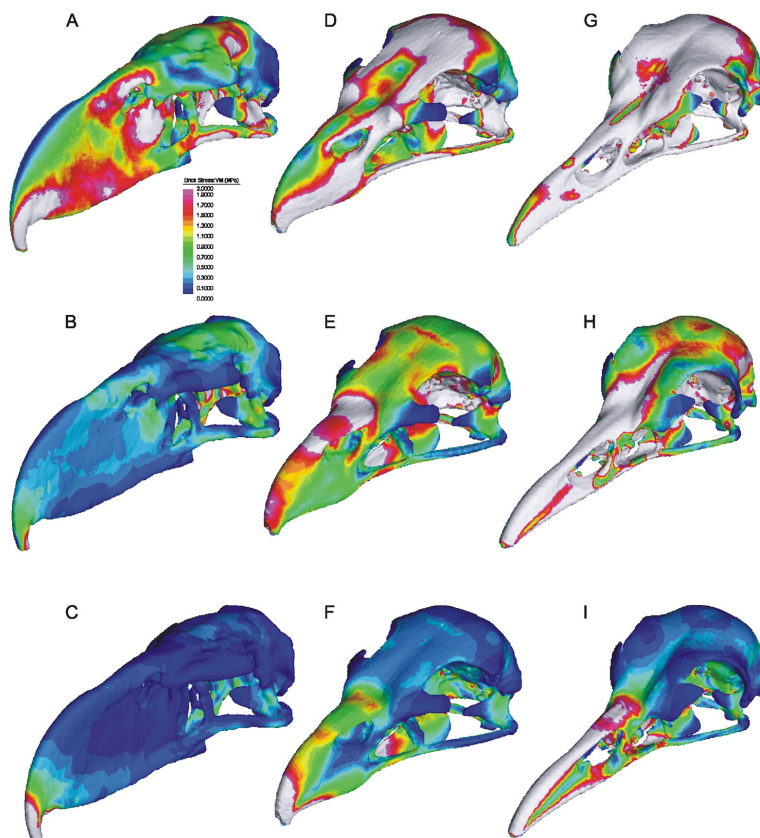


Figura II.16 Elementos finitos. A–C. El fororraco *Andalgalornis steulleti*; D–F. El águila *Haliaetus albicilla*; G–I, la chuña *Cariama cristata*. Distribución del estrés bajo tres condiciones simuladas de carga durante la captura de presas: sacudidas laterales (A, D, G), mordida normal (B, E, H) y tironeo hacia atrás (C, F, I). Los colores indican la tensión de Von Mises (VM), magnitud proporcional a la distorsión de los materiales, en mega pascales (MPa). De acuerdo a la escala de colores provista, los azules indican los valores de deformación más bajos y los rojos los más altos. Las áreas en blanco indican VM que exceden el máximo de 2 MPa. Imagen reproducida de Degrange *et al.* (2010) PLoS ONE 5(8): e11856. doi:10.1371/journal.pone.0011856.g002.

MORFOLOGÍA FUNCIONAL

En este libro definimos a la morfología funcional como una aproximación **causal, comparativa e inferencial**, que se concentra en una interfase entre forma y biología, que es la función. La morfología funcional engloba entonces el estudio de las relaciones entre la forma o diseño anatómico de una estructura biológica y el conjunto de funciones que puede realizar. Ya mencionamos que esto fue conceptualizado por Radinsky (1987) en lo que podemos definir como un “paradigma de relación forma-función”. Es decir que es necesario llegar a algún tipo de hipótesis explicativa de cómo la forma permite y/o restringe la función o funciones que sean de relevancia en la biología del organismo. Reconstruir las relaciones entre la forma y la función forma parte, para muchos autores, de un paso fundamental en el conocimiento de la forma de vida de organismos actuales y extintos (Betz, 2006).

El primatólogo británico Charles E. Oxnard (Figura II. 17) describió en 1984 las ventajas de este tipo de aproximación inferencial a la estructura y la función, de las cuales las más relevantes para nosotros son:

1. Permite analizar diferentes regiones anatómicas y una diversidad de grupos animales mucho más grande que la que puede ser involucrada en un diseño experimental.
2. Es capaz de lidiar con especímenes raros, incompletos y fragmentarios de una manera imposible para un enfoque experimental (especialmente importante en paleontología).
3. Puede requerir solo el estudio de especímenes de museos ya colectados, sin la necesidad de interferir con especies vivas, muchas de las cuales se encuentran hoy día amenazadas.

En paleobiología la función no es verificable mediante observaciones directas y solo se cuenta con la forma como punto de partida de la inferencia morfofuncional. En la mayoría de los casos solo disponemos de la forma de las partes duras preservadas, como huesos y dientes. Sin embargo, es posible obtener información adicional acerca de la forma de las partes blandas por medio del estudio de la morfología de las partes duras (volveremos sobre esto más adelante en este capítulo).

Siendo una disciplina básicamente comparativa, la morfología funcional en paleobiología busca comparar a los taxones extinguidos con modelos con atributos funcionales conocidos. A veces ningún taxón actual es lo suficientemente parecido en su forma como para ser utilizado como modelo y se debe apelar entonces a análogos mecánicos. En este sentido la morfología funcional incorpora elementos y conceptos de la biomecánica y de la ecomorfología, diferenciándose de estas en su enfoque mayormente cualitativo, lo cual no quiere decir que no se utilicen datos cuantitativos en el análisis. No obstante, la inferencia de la función a partir de la forma se realiza en general de forma básicamente cualitativa.

La relación entre la forma y el complejo de funciones que esta puede realizar se da a través de una “situación biomecánica promedio” (*averaged biomechanical situation*), que fue definida por Oxnard (1984) como la integración de esta información funcional en un “perfil mecánico” de cada elemento (por ej., un miembro). Los esfuerzos a los que puede someterse una parte del organismo serán diferentes no solo en magnitud sino también en duración dependiendo de la actividad, su intensidad y frecuencia. Actividades poco frecuentes pero de alta intensidad pueden tener un mayor impacto en el diseño de esta parte que otras de menor intensidad y mayor frecuencia. Este perfil da cuenta de las capacidades funcionales del objeto de estudio, sea este un elemento aislado, un miembro o segmento corporal o incluso un organismo entero (Figura II.18).



Figura II.17. Charles Oxnard, primatólogo británico radicado en Australia, nació en 1933 en Durham, Reino Unido. Sus investigaciones abarcan desde la disección anatómica, pasando por la modelación matemática y la ingeniería de las estructuras anatómicas, hasta transformaciones de Fourier, análisis de Lagrange y elementos finitos aplicados a la arquitectura y la biomecánica del hueso. Foto cortesía de Charles Oxnard.

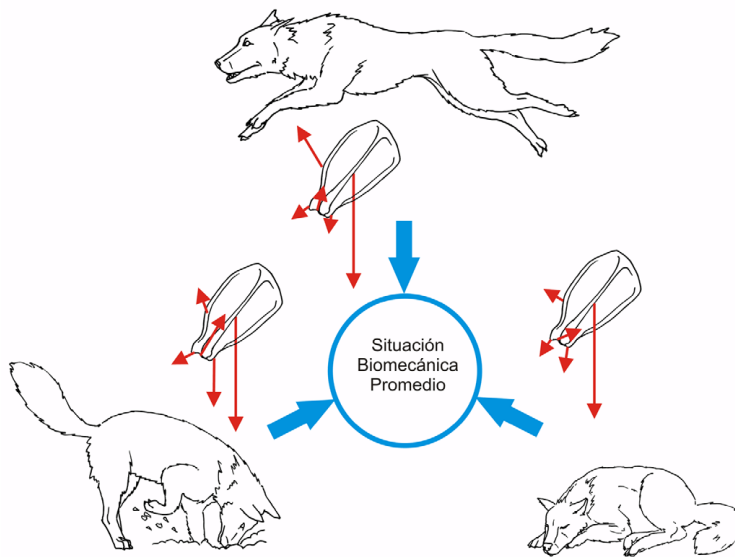


Figura II.18. Situación Biomecánica Promedio. Los vectores reflejan la combinación de esfuerzos a los que la estructura analizada (en este caso la escápula) está sometida durante las diferentes actividades que realiza el organismo.

Aproximaciones prácticas manuales y tecnológicas

La morfología funcional está fuertemente centrada en un conocimiento profundo de la anatomía de las formas en estudio. Es preciso hacer hincapié en el valor del trabajo directo sobre los especímenes, tanto de los fósiles en estudio como de los organismos actuales que se utilicen como muestra comparativa (Figura II.19). Frecuentemente es necesario que el material (siempre que su estado de preservación y fragilidad lo permitan) sea observado cuidadosamente bajo distintos tipos de iluminación, eventualmente utilizando lupa de mano y lupa binocular. A veces la ayuda de luz rasante permite visualizar detalles difíciles de observar de otro modo. El material **debe** ser manipulado: el tacto es capaz de revelar detalles superficiales difíciles de distinguir visualmente. Los dibujos, esquemas y notas personales son herramientas prácticamente irremplazables en la comprensión anatómica de una estructura, así como el manejo de terminología consensuada y clara para simplificar su comprensión por otras personas.

Existen modos alternativos de aproximarse a la forma, especialmente cuando se intenta discernir estructuras y detalles internos o de difícil acceso para la vista, o cuando se trabaja con especímenes cuya fragilidad desaconseja la manipulación. Se pueden confeccionar moldes de silicona, por ejemplo, de cavidades internas como la cavidad encefálica. Bargo *et al.* (2009) reconstruyeron los movimientos masticatorios del perezoso mioceno *Euchloeops* por medio del análisis cualitativo de las facetas de desgaste de los dientes. Utilizaron también moldes de los dientes para reproducir y visualizar más claramente los posibles movimientos masticatorios. Muchas veces, como dijimos antes, es necesario recurrir a la experiencia psicomotriz directa, manipulando (en sentido literal) los elementos (o moldes de ellos) para de este modo comprender mejor los posibles movimientos y sus restricciones. En ese trabajo utilizaron también información morfológica inferida de las partes blandas (músculos) como complemento, así como datos cuantitativos de masa corporal para contextualizar las hipótesis funcionales.

También se utilizan aparatos más sofisticados que las lupas y los calibres de mano para ayudar en la comprensión y descripción de la forma; por ejemplo, radiografías y más recientemente tomografías computadas, especialmente en la reconstrucción del encéfalo y los nervios craneales. La digitalización y edición de las tomografías permite generar "moldes virtuales" del encéfalo y los nervios (Bona *et al.*, 2013) y de otras cavidades internas del cráneo (Fernández y Herrera, 2009) y pueden complementar la información provista por moldes internos naturales (Herrera *et al.*, 2013). También comienza a utilizarse el escáner láser de superficies para generar modelos digitalizados de elementos o partes de ellos.

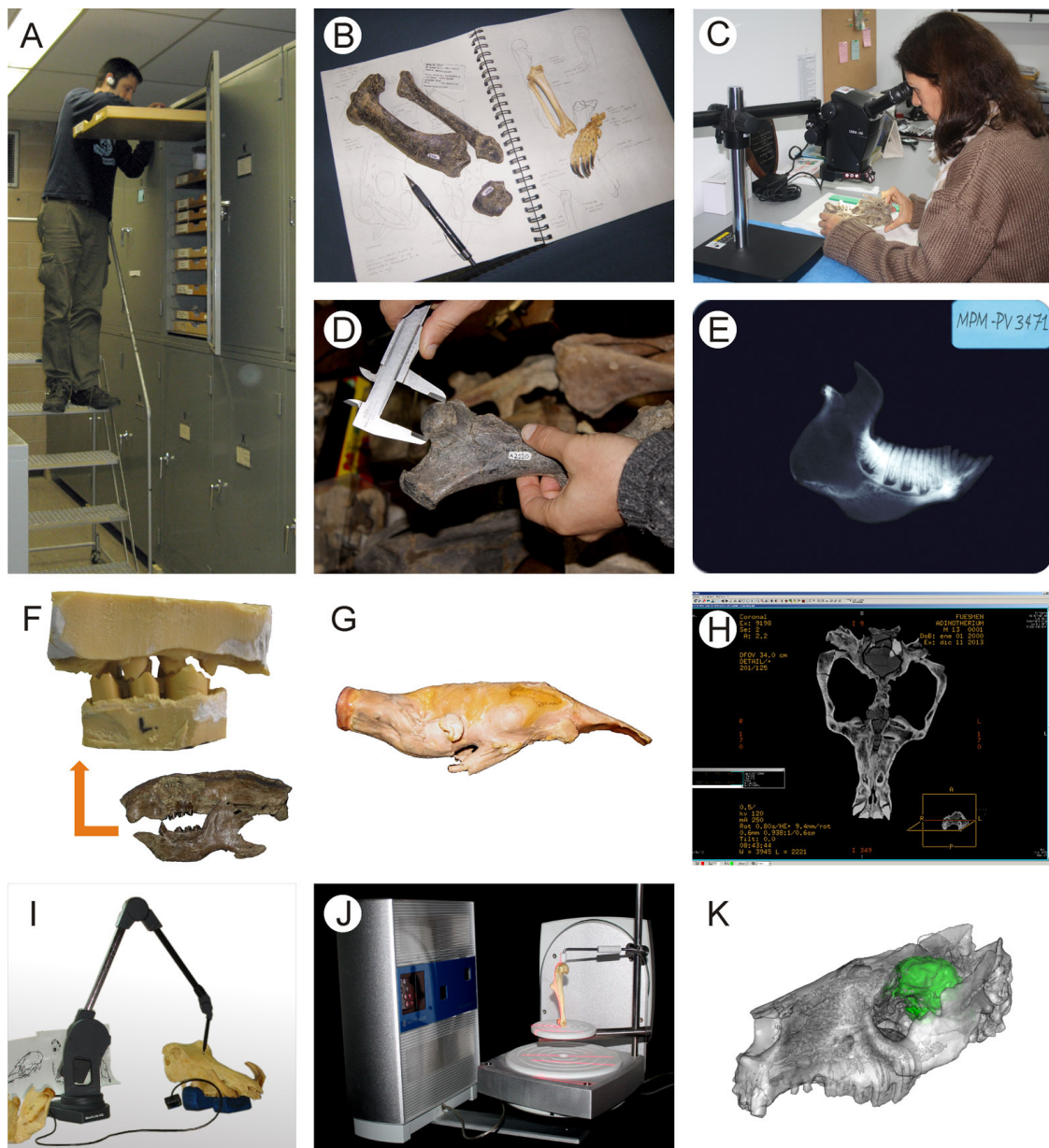


Figura II.18. Aproximaciones prácticas al estudio de la morfología. A. Estudio de especímenes en colecciones. B. Análisis anatómico comparativo tradicional. C. Observación de un espécimen con lupa binocular. D. Toma de medidas mediante calibre sobre un fémur de gliptodonte. E. Uso de radiografía para estudiar caracteres dentarios de *Interatherium*, un notoungulado mioceno. F. Uso de moldes dentarios del perezoso *Eucholoeops* para el estudio de la mecánica masticatoria; G. Molde interno de silicona de la cavidad encefálica del cocodrilo *Gavialis gangeticus* (cortesía de Paula Bona). H. Tomografía axial computada del cráneo del notoungulado mioceno *Nesodon*. I. Brazo digitalizador MicroScribe G2L utilizado para relevar coordenadas en 3D. J. Escáner láser de superficies NextEngine Desktop 3D. K. En verde, molde interno digital de la cavidad encefálica de *Nesodon*.

Inferencia de la función a partir de la forma: modelos comparativos y análogos funcionales

Existen diversas maneras de inferir la función o funciones a partir del análisis de la forma. Una aproximación posible es hacer uso del conocimiento morfofuncional de organismos actuales, analizando qué grado de semejanza morfológica existe entre el taxón extinguido en estudio y taxones actuales de los cuales se conocen las propiedades funcionales. La premisa sería que una semejanza en la forma implica una semejanza en la función. Por ejemplo, en un estudio sobre marsupiales fósiles, Argot (2001) buscó asociaciones causales entre patrones anatómico-funcionales y hábitos en las formas actuales tomadas como modelos, con el fin de entender el significado funcional de los principales rasgos morfológicos de los taxones extinguidos objeto del estudio. Para ello utilizó las mayores diferencias musculares entre especies vivientes con hábitos locomotores distintos para explicar funcionalmente algunos rasgos morfológicos observados en los esqueletos fósiles.

También se puede recurrir a datos cuantitativos (tamaño corporal, índices, proporciones, etc.) para ayudarse en la comparación (Fernández *et al.*, 2000) y aplicar tests estadísticos para distinguir más claramente el grado de diferencia morfológica entre los taxones (Sargis, 2002a y b). Esta aproximación se basa principalmente en la correlación de la función entre estructuras homólogas. En esto la morfología funcional replica el fundamento lógico de la ecomorfología cuantitativa. Estos modelos funcionales deben ser taxones actuales escogidos por el investigador sobre la base de algún criterio que debe establecerse con claridad: parentesco filogenético, tamaño corporal equivalente, similitud morfológica general, etc. Por ejemplo, Candela y Picasso (2008) utilizaron como modelos funcionales a los parientes actuales más cercanos de un roedor extinto en estudio, así como otros taxones no tan estrechamente emparentados pero que representan una diversidad funcional útil para la comparación.

Otras veces la función de un organismo extinto se infiere directamente a partir de sus atributos físico-químicos, al menos en los organismos actuales bien conocidos. Por ejemplo, se puede hipotetizar que el fémur de un rinoceronte extinguido tendrá las mismas propiedades mecánicas que el fémur de un rinoceronte actual y utilizar estos atributos inferidos como base para elucidar las funciones del fémur en el extinguido. Así la morfología funcional adopta un formato más experimental, más cercano a la biomecánica.

Cuando no existen estructuras homólogas que comparar (por ejemplo en el caso de organismos que pertenecen a un taxón mayor sin representantes actuales) o cuando su escasa semejanza morfológica hace dudar de una similitud funcional, es necesario buscar modelos funcionales alternativos. Estos serán entonces **análogos funcionales**, generalmente organismos actuales cuya semejanza estructural con el taxón extinto en estudio permite proponer la hipótesis de una semejanza funcional. Por ejemplo, Rudwick (1964) detalla el camino lógico que se derivaría del análisis de los miembros anteriores de un pterosaurio (Figura II.20): poco podríamos inferir acerca de su función si utilizáramos como modelos funcionales los organismos actuales más estrechamente emparentados ¿qué inferencias funcionales podríamos hacer comparando el brazo de un pterosaurio con el brazo de un cocodrilo? Utilizar como modelos funcionales aves y murciélagos sería más útil, aunque no podríamos basarnos en un criterio de homología para inferir la función, sino en principios físicos generales comunes a todos los animales capaces de volar.

Limitando la comparación por el uso irrestricto de la homología y el actualismo se corre el riesgo de que el organismo extinto reconstruido resulte una suerte de quimera, un animal construido a partir de una aglomeración de características de organismos actuales emparentados, algo que Pagel (1991) denominó "animal promedio".

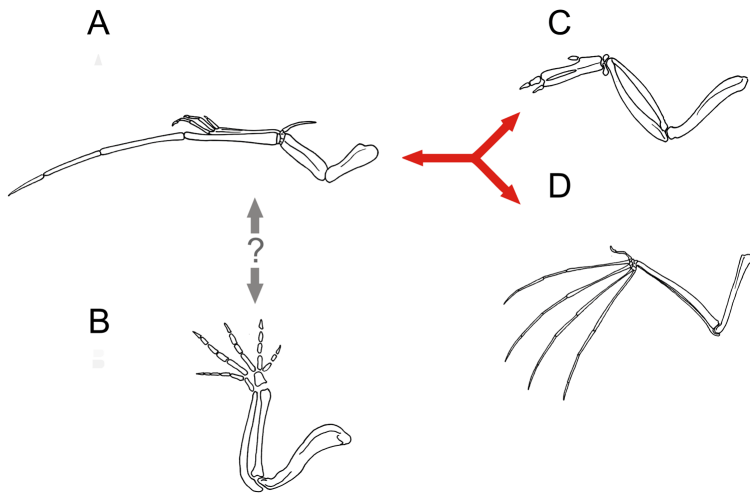


Figura II.20. Limitaciones a la inferencia funcional en un análisis filogenéticamente restringido. A pesar de estar filogenéticamente mucho más distantes de los pterosaurios (A) que los cocodrilos (B), el miembro anterior de aves (C) y murciélagos (D) son más útiles como modelos funcionales. Las semejanzas estructurales entre los tres tipos de ala reflejan requerimientos mecánicos básicos de la problemática del vuelo, más que ancestralidad común (basado en Rudwick, 1964).

Análogos mecánicos. El análisis paradigmático de Rudwick

En casos especiales, cuando la morfología es tan radicalmente diferente a la de cualquier organismo viviente que ninguno puede ser utilizado como modelo plausible, es necesario apelar a análogos mecánicos, como en el **análisis paradigmático** de Rudwick (1964). Este autor desarrolló un protocolo de análisis funcional comparativo en el cual se proponen varias hipótesis funcionales para una estructura particular de un organismo extinguido en estudio. El paso siguiente implica plantear cómo serían las estructuras hipotéticas ideales que podrían cumplir esas funciones. Estas estructuras modelo son llamadas "paradigmas funcionales" y son creadas por el investigador basándose en principios físicos (Figura II.21).

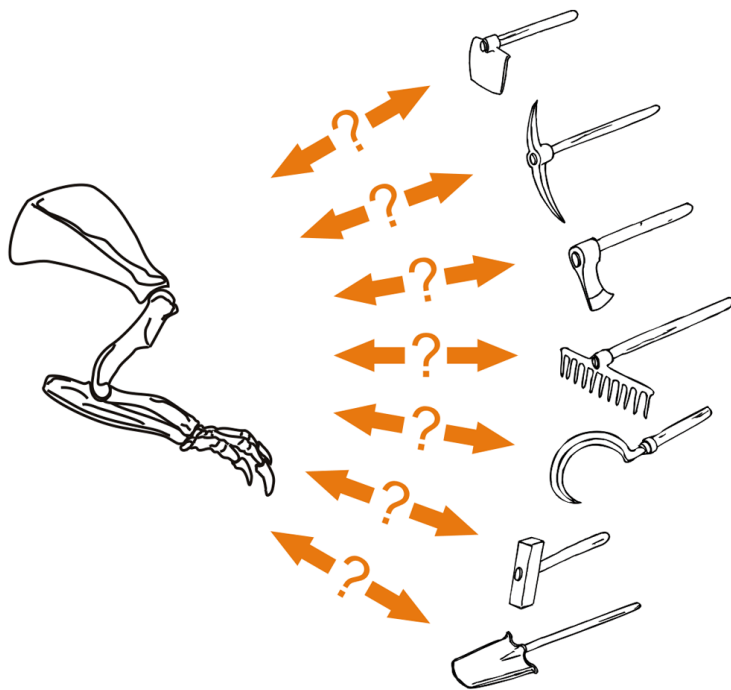


Figura II.21. Representación conceptual simplificada del análisis paradigmático de Rudwick. La estructura en estudio (en este caso el miembro anterior de un armadillo) es comparada con una serie de "paradigmas funcionales" teóricos, cada uno representando un modelo estructural optimizado para una función particular. El grado de semejanza con uno o más "paradigmas" indica una hipótesis plausible acerca de la eficiencia con la que la estructura real podría desempeñar una o más funciones.

Sin embargo no se debe olvidar que los seres vivos pueden también ser descriptos como **máquinas químicas** además de **máquinas mecánicas**. Por ejemplo, Amundson y Lauder (1994) agregan la hipótesis de termorregulación a la lista de hipótesis funcionales para las alas de pterosaurios. El último paso sería la comparación entre estas formas ideales y la estructura real. Obviamente es poco esperable que exista una analogía exacta con uno solo de los “paradigmas”, ya que las estructuras en los seres vivos realizan en general varias funciones y la forma es una solución de compromiso entre las demandas de esas funciones y las restricciones impuestas por la herencia y la historia de vida. Pero es una aproximación interesante y útil: ya el mero hecho de hipotetizar las estructuras ideales para una función dada puede ser un ejercicio fructífero. Sin llegar a utilizar de forma explícita el protocolo propuesto por Rudwick, muchas veces una estructura dada en un fósil es analizada cualitativamente por medio de la aplicación de conceptos biomecánicos, buscando, de forma comparativa, la hipótesis de función que sería mejor desempeñada por la estructura. Vemos esto especialmente en el análisis morfofuncional de articulaciones en mamíferos (Argot, 2001 y 2002; Sargis, 2002a y b; Candela y Picasso, 2008; Toledo *et al.*, 2013).

Volviendo al ejemplo del pterosaurio, ya se mencionó que la comparación con aves y murciélagos podría ser útil, aunque las diferencias anatómicas restarían algo de poder a nuestras inferencias. Se podría apelar a “análogos” mecánicos, simplemente comparando el brazo del pterosaurio con una serie de “paradigmas funcionales”, es decir estructuras ideales para el vuelo batido, el planeo, la natación propulsada, la captura de insectos, etc. Rudwick señaló que la limitación a la cantidad de inferencias funcionales que podemos realizar no está en las potencialidades de los organismos extintos en estudio, sino en la limitación de nuestro entendimiento de los principios operacionales de la física.

Paréntesis filogenéticos para la reconstrucción de tejidos blandos

Carrano y Hutchinson (2002) realizaron una cuidadosa reconstrucción de la musculatura de la cintura pélvica y miembro posterior del dinosaurio terópodo *Tyrannosaurus* utilizando un protocolo propuesto por Witmer (1995), denominado EPB (*Extant Phylogenetic Brackets*; Paréntesis Filogenéticos Actuales; Figura II.22). La reconstrucción de la musculatura les permitió a estos autores realizar una serie de inferencias funcionales, como líneas de acción de músculos y ventajas mecánicas relativas, por medio de la aplicación cualitativa de conceptos biomecánicos. Se destaca otra vez la importancia de la reconstrucción de tejidos blandos como fuente de información necesaria para las inferencias funcionales.

El método de EPB utiliza los taxones actuales filogenéticamente más afines al fósil en estudio para analizar la relación entre el tejido blando y un rasgo óseo asociado, utilizando el criterio de parsimonia. Primero se determinan las relaciones rasgo óseo-rasgo blando (cicatriz muscular-músculo por ejemplo) en los taxones actuales utilizados como “paréntesis filogenéticos”. Se asume que estas relaciones rasgo óseo-rasgo blando se han heredado de un ancestro común, es decir, que son homólogas. Luego se determina la condición para el correlato óseo en el taxón extinto en estudio. A continuación se realiza la optimización (en general, optimizar solo tres taxones es sencillo de realizar sin recurrir a software cladístico) de tejido blando asociado, asignando así tres estados de carácter posibles: presente, ausente o ambiguo. Durante dicha optimización, en la “pasada hacia abajo” se produce la formulación de la hipótesis y en la “pasada hacia arriba” esa hipótesis es testeada.

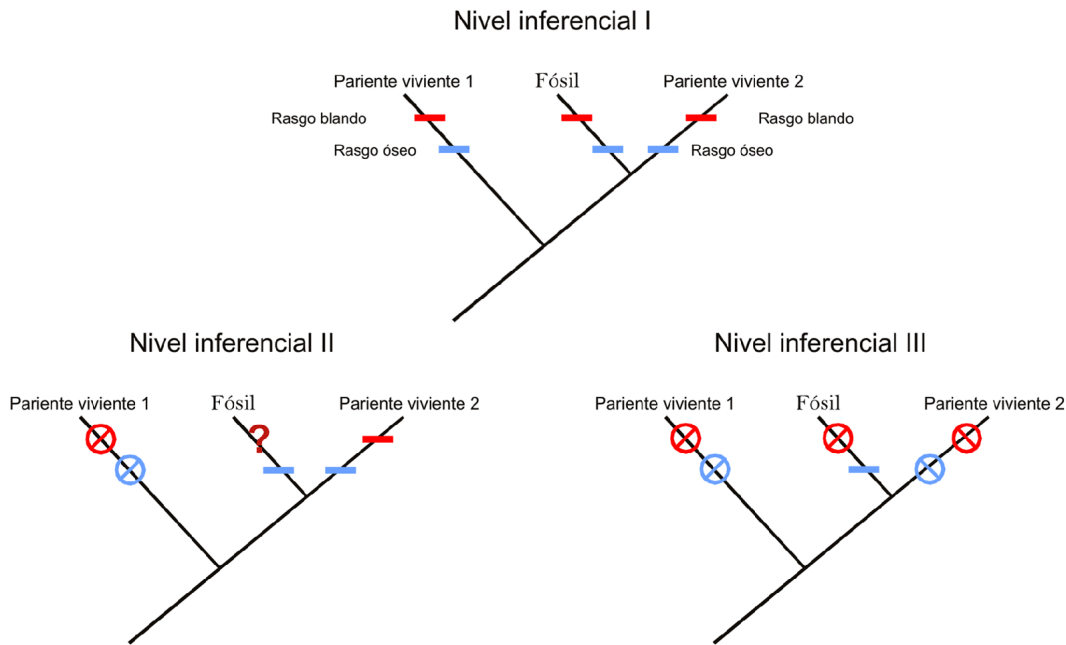


Figura II.22. Paréntesis Filogenéticos Actuales de Witmer (1995). En el Nivel Inferencial I, la presencia del complejo "correlato óseo-tejido blando" en ambos parientes vivos permite una hipótesis de reconstrucción del tejido blando mejor sustentada que en los Niveles II y III, en los que el complejo se encuentra ausente en uno o ambos parientes vivos.

Un aspecto particularmente interesante del método es que permite testear hipótesis de reconstrucción de tejidos blandos con niveles de especulación definidos, que son utilizados para discriminar entre hipótesis con mayor o menor grado de soporte. Seguidamente se detallan los tres casos principales descritos por Witmer en su trabajo original de 1995.

1. **Nivel Inferencial I.** Si en ambos paréntesis actuales está presente el correlato óseo y su rasgo blando asociado, y el correlato óseo está igualmente presente en la forma extinta, se puede inferir la presencia del rasgo blando asociado (homólogo) en el fósil con un elevado grado de certidumbre.
2. **Nivel Inferencial II.** En el caso de que el paréntesis vivo externo no posea el correlato óseo citado ni su rasgo blando asociado, la inferencia de la presencia del tejido blando en cuestión en el organismo extinto no se encontraría sustentada por la evidencia. La asignación sería ambigua o equívoca.
3. **Nivel inferencial III.** Por último, si en ninguno de los paréntesis actuales se verifica la relación rasgo blando asociado-correlato óseo, la asignación en el organismo extinto es negativa según la evidencia. Como sostiene Witmer, esto no significa que no se pueda inferir el rasgo blando en el organismo extinto, sino, simplemente, que tal inferencia es más especulativa. Por otra parte, existen muchos casos en que la evidencia morfológica que señala la presencia de un rasgo blando determinado es tan fuerte que dejar esa hipótesis de lado podría ser poco razonable.

Adicionalmente, existen niveles alternativos de puntuación del grado de inferencia. Estos niveles se denominan **I'**, **II'** y **III'** y el procedimiento de asignación es el mismo. Solamente se utilizan en aquellos casos en los cuales el tejido blando en estudio no tiene un correlato óseo asociado. Aunque resulta obvio que un nivel **I** entraña más certidumbre que un nivel **I'**, las relaciones de prioridad entre todos los grados de inferencia alternativos y los originales no están claras aún (Carrano y Hutchinson, 2002).

Como suele ocurrir con cualquier metodología, el EPB no está exento de problemas. Por ejemplo muchas estructuras blandas trascienden los límites entre piezas esqueléticas, con lo cual se vuelve difícil decir cuál hipótesis de homología se está poniendo a prueba (¿la del tejido blando o la del hueso en el cual tiene un correlato?). En el trabajo original de Witmer (1995) se proponía utilizarlo no solo para testear la robustez de la reconstrucción de tejidos blandos sino también las inferencias de función y rol biológico, aunque utilizar parsimonia para inferir función puede ser discutible, como vimos anteriormente mediante el ejemplo de Rudwick (1964) del brazo del pterosaurio.

En la mayoría de los casos la reconstrucción de partes blandas se realiza analizando los especímenes de forma cualitativa y apelando a un conocimiento anatómico lo más exhaustivo posible de las formas actuales. Una vez más, es vital el conocimiento de la anatomía blanda de las formas actuales emparentadas. Este conocimiento proviene fundamentalmente de disecciones, las cuales es recomendable hacer siempre que sea posible, ya que en muchos grupos el conocimiento disponible de la anatomía blanda es, como mínimo, desactualizado. Sin embargo, como ya mencionamos, es muy usual que las formas más estrechamente emparentadas presenten una morfología radicalmente distinta al organismo extinto en estudio, o que directamente no existan formas actuales estrechamente emparentadas. Esto obliga a apelar a formas más lejanas como modelos de anatomía blanda. También es probable que el taxón en estudio presente estructuras blandas sin homólogos exactos entre las formas actuales: estas situaciones necesitan de una exhaustiva y cuidadosa explicación de hipótesis anatómicas y funcionales.

ECOMORFOLOGÍA

Van der Klaauw (1948) formalizó el concepto de **ecomorfología** con el nombre de **morfología ecológica**, definiéndola como el estudio de las relaciones entre la morfología del organismo y su ambiente. El término se usó originalmente para explicar la variación en diseño (morfología y fisiología). A partir de una serie de trabajos de la década de 1950 en los que este autor desarrolló la Teoría Craneana Funcional, se consiguió vincular de una forma más precisa la relación entre forma, función y presiones ambientales (Dresino y Lamas, 2003). Asimismo, Van der Klaauw se refirió en su teoría, aunque con cierta vaguedad, a los componentes funcionales y a que estos forman parte de un todo integrado. Durante la década de 1960, los ecólogos comenzaron a explorar las relaciones entre la morfología de las especies y el nicho ecológico que ocupan en las comunidades (Wainwright y Reilly, 1994). Si bien en aquel momento se enfatizaba más en la dispersión de morfología (o variación de diseño) y la correlación con características ambientales, hacia fines de los años 70 se comenzaron a buscar las consecuencias causales de las diferencias anatómicas entre especies (o entre individuos en las especies) para explicar la ecología de los organismos. Bock (1977, 1980, 1988, 1990) hizo la distinción que adoptamos en este libro entre función (la acción, cómo funcionan las estructuras) y el rol biológico (refiriéndose a cómo las facultades habilitadas por las funciones de la estructura son usadas en la vida del organismo). Como dice Antonio Machado “se hace camino al andar” y así la ecomorfología fue y sigue construyendo su camino para convertirse en una disciplina científica formalmente reconocida. Esto fue posible gracias a la disponibilidad de grandes bases de datos y el avance tecnológico que permite la aplicación de herramientas estadísticas multivariadas (algunas como el Análisis de Discriminante desarrollado por Fisher (1936) recién pudo ser masivamente utilizado hace unas décadas) y métodos comparativos (Brooks y McLennan, 1991; Harvey y Pagel, 1991; Giannini, 2003; Ollier *et al.*, 2006), que apuntan a la diversidad filética y permiten evaluar si una característica de diseño particular puede ser considerada una adaptación.

Con el tiempo, los estudios ecomorfológicos convergieron en cuantificar la variación de la forma de los organismos y evaluar los patrones de dicha variación. En particular se busca relacionar y/o explicar la proporción de variación que pueda ser atribuida al ambiente (ajuste a una tarea funcional impuesta por el mismo) y a la historia (ontogenia y filogenia). La premisa básica de la ecomorfología estipula que la covariación entre los rasgos morfológicos y ambientales en el presente es el resultado de la selección natural y la evolución adaptativa (Klingenberg y Ekau, 1996). Este postulado coincide, entonces, con el **Principio de Correlación de Cuvier** que anotamos al comienzo del libro. Ambos asumen que la variación de la forma del organismo está correlacionada con la acción de diferentes presiones ambientales y biológicas (Wainwright, 1991), pero la ecomorfología recurre a la selección natural y a la adaptación para explicar el ajuste al

ambiente (Schwenk, 2000). Cuando el ambiente impone restricciones a la morfología y a la ecología de los organismos, se puede predecir la relación causal entre forma y función (Karr y James, 1975). Sin embargo, no debe olvidarse evaluar la proporción de variación debida a la historia (filogenia) puesto que se corre el riesgo de caer fatalmente en un adaptacionismo ingenuo (*sensu* Gould y Lewontin, 1979) que descubre que los organismos están adaptados a su ambiente. La ecomorfología abarca gran parte de la visión de Liem de una nueva síntesis en morfología, cuya "misión es explicar la diversidad y adaptación, tanto en términos históricos y funcionales, y descubrir las causas de la riqueza de fenómenos únicos que caracteriza a la biología" (Liem, 1991a). Resumiendo, la ecomorfología se ocupa de hacer las conexiones entre cómo están contruidos los organismos y las consecuencias ecológicas y evolutivas de ese diseño.

Gould y Vrba (1982) diferenciaron los **rasgos adaptativos** (modelados por la selección natural en tiempos evolutivos que mejoran la aptitud del organismo) de las **exaptaciones** (que mejoran la aptitud del organismo pero que no necesariamente evolucionaron para cumplir con dicha función).

Niveles de análisis

Arnold (1983) propuso que para testear las hipótesis de adaptación debe seguirse un análisis en niveles (Figura II.23) que permita evaluar la variación en forma (resultante a su vez de variación genética heredable) que resulte en variación de la eficiencia biológica (en inglés, *fitness*).

Al principio del libro se definieron algunos de estos términos que involucran este análisis en niveles; aquí se intenta contextualizarlos a medida que se trata cada nivel.

Nivel 1: Morfología. Es el nivel más basal y representa la descripción de cualquier aspecto de la estructura o de las características fenotípicas que pudieran relacionarse con las interacciones entre los organismos y de estos con el medio. Puede ser cualquier nivel del diseño orgánico, desde estructuras moleculares y celulares hasta los distintos componentes de los sistemas morfológicos complejos o mecanismos comportamentales.

Nivel 2: Función. En este nivel el análisis riguroso de la función y sus bases morfológicas es el paso siguiente para una comprensión bien fundamentada de las consecuencias ecológicas y evolutivas posteriores de la forma. Sin embargo, el análisis de la función no necesita ser hecho en el contexto del rol biológico.

Nivel 3: Nicho fundamental. En este nivel de análisis se evalúa el desempeño (*performance*, en inglés), como una medida de cuán bien se ejerce un comportamiento particular o función. Es el nexo entre el diseño del organismo y sus consecuencias en sus relaciones con otros organismos, el medio y la evolución. La capacidad de desempeño, sea la medida real o la predicha a partir de la morfología, generalmente refleja el rango máximo de habilidades de un sistema morfológico en funcionamiento. Por ejemplo, el rango potencial de las presas de un pez que come moluscos estará limitado a aquellos con valvas que el pez sea capaz de triturar. Por lo tanto, la capacidad de desempeño de una muestra de peces puede ser utilizada para inferir el nicho fundamental o las presas potenciales que podrían ser explotadas. En última instancia, es la relación entre morfología y función la que determina la capacidad de desempeño del individuo y, así, su potencial uso de recursos.

Nivel 4: Nicho real. Es la medida del desempeño o uso del recurso real bajo condiciones naturales. El espacio del nicho real determinado por la morfología y función/es particulares bajo estudio involucra la cuantificación en el campo de los rangos de comportamiento (desempeño) o patrones de uso del recurso. En el caso del pez que tritura valvas, el nicho real es el rango de los tipos de presa consumidas por individuos en la naturaleza. La comparación entre el nicho fundamental y el nicho real identifica qué porción de la capacidad de desempeño es usada por el organismo en la naturaleza y cuán bien la capacidad de desempeño iguala el uso del recurso. Cuando el uso de los recursos predicho se acerca al usado en las poblaciones naturales se establece una relación en la que se puede pensar que la capacidad de desempeño representa el máximo rango de los recursos que el individuo usará. Esta relación debe ser considerada de antemano para que la capacidad de desempeño pueda ser relacionada con el siguiente nivel: éxito reproductivo (*fitness* en inglés).

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

mostración de si los rasgos en consideración son heredables y la naturaleza de la selección sobre su desempeño a través del análisis de genética cuantitativa, supervivencia y número de crías sobrevivientes. En definitiva, implica estudios de selección natural en poblaciones naturales.

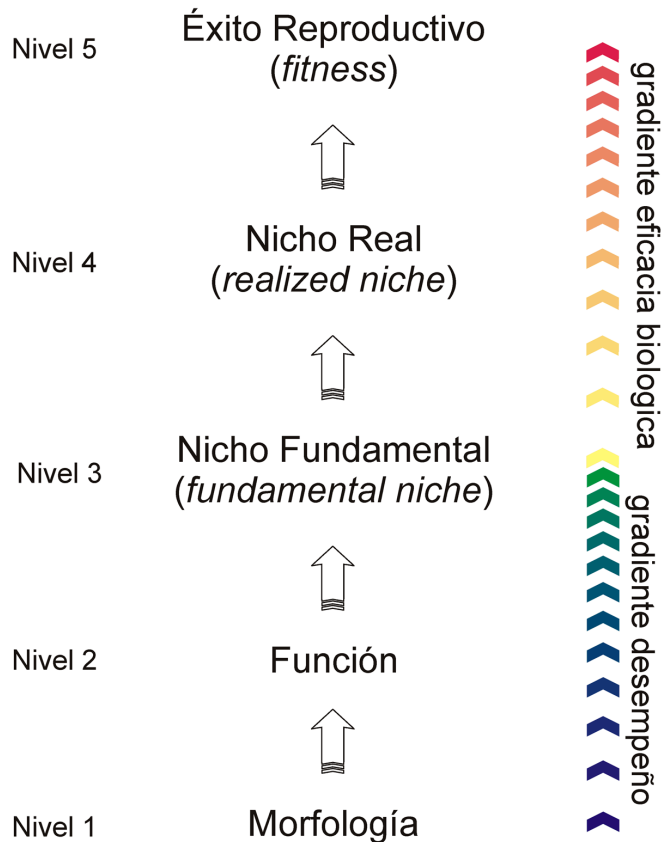


Figura II.23. Relaciones jerárquicas de los niveles de análisis interconectados en estudios ecomorfológicos. La función y el desempeño (performance) proveen los eslabones claves para relacionar los patrones de variación morfológica y ecológica. La integración de la ecología (el nicho real, el uso de los recursos y el éxito reproductivo), la capacidad de desempeño (y el nicho fundamental inferido) y la morfología funcional es necesaria para interpretar el rol ecológico (modificado de Reilly y Wainwright, 1994).

Integración de los estudios ecomorfológicos

Prácticamente no existen trabajos que traten todos los niveles mencionados; la mayoría integran solo dos o tres. Las inferencias acerca de los efectos de un nivel sobre el otro dependen de que los rasgos bajo estudio sean causalmente relevantes para el siguiente nivel de análisis.

Uno de los problemas en las inferencias ecomorfológicas es que se comprende poco la función de muchos rasgos morfológicos para poder inferir su rol biológico, tanto en el nicho fundamental como en el real, por lo que se requiere comenzar con estudios funcionales. Además, el significado adaptativo de muchos rasgos ecológicos importantes suele no estar claramente demostrado, por lo que es necesario una mayor integración entre los datos aportados por ecólogos, biólogos funcionales y morfólogos.

Por lo tanto, los resultados de los estudios paleoecológicos basados en la ecomorfología deben ser considerados como hipótesis a validar. Para ello se recurre a la morfología funcional y, especialmente, a la biomecánica, para evaluar la relación entre la variación de forma y el desempeño (*performance*) con el fin de diferenciar aquellas "funciones ecológicamente relevantes" de los conflictos de diseño (Huey y Kingsolver, 1989).

De lo antes dicho se desprende que las aproximaciones ecomorfológicas se basan principalmente en evaluar, en un conjunto de especies vivientes cuya información ecológica es conocida, los patrones morfológicos asociados a ella, contemplando la historia evolutiva del grupo.

El primer paso en los estudios ecomorfológicos es la elección de las especies bajo estudio y la cuantificación de la morfología. Si bien existen algunas excepciones (por ejemplo, roedores caviomorfos, en los que se evalúa la excavación), en general los aspectos craneanos son evaluados en relación a la dieta y los poscraneanos al tipo o modo de locomoción y otros usos del sustrato. La cuantificación de la forma puede enmarcarse en la **morfometría clásica**, utilizando un conjunto de longitudes -medidas entre puntos anatómicos homólogos- o la **morfometría geométrica**, en la que se utilizan las coordenadas en el espacio bi- o tridimensional de un conjunto de hitos anatómicos o *landmarks*. Las variables ecológicas de las especies elegidas deben ser bien conocidas y pueden ser de categorías discretas o continuas. En el primer conjunto se puede citar algunos ejemplos como el tipo de dieta: Samuels (2009) caracterizó los roedores en carnívoros, insectívoros, omnívoros, herbívoros especialistas y herbívoros generalistas; Spencer (1995) clasificó a los bóvidos africanos en *grass feeder* (que se alimentan de pastos), *mixed feeder preferring grass* (con alimentación mixta con preferencia de pastos), *mixed feeder preferring dicots* (con alimentación mixta con preferencia de dicotiledóneas), *dicot feeders* (que se alimentan de dicotiledóneas) y *frugivores* (que se alimentan de frutos), de acuerdo con la proporción del tipo de alimento incluido en la dieta. También hay categorías de uso del sustrato: Ellissamburu y Vizcaíno (2004) categorizaron a los roedores caviomorfos en una serie que va desde cavadores a saltadores pasando por cavadores ocasionales, generalizados, cursoriales y cursoriales nadadores. Además pueden usarse variables de tipo continuo, como por ejemplo fuerza máxima de mordida (Herrel *et al.*, 2000), dureza del ítem alimentario (Herrel *et al.*, 2008) o para el caso de variables asociadas a locomoción, velocidad máxima (Garland y Janis, 1993).

La relación entre las variables ecológicas y morfológicas se evalúa mediante una diversidad de análisis estadísticos multivariados. Por lo general, en primera instancia se realizan análisis de componentes principales, (PCA, del inglés *Principal Component Analysis*) los que permiten inspeccionar los morfoespacios (*i.e.*, espacios que describen y relacionan los fenotipos de los organismos; Mitteroecker y Huttegger, 2009) definidos por los componentes de mayor variación. Esta técnica permite definir nuevos ejes que son combinaciones lineales de las variables originales, orientados según el eje de mayor varianza. Tienen la ventaja de reflejar la variación intrínseca de la muestra (*i.e.*, sin criterios definidos *a priori*) en la cual el investigador busca patrones que le permitan asociar los morfoespacios con las características ecológicas. Puesto que no realizan pruebas de hipótesis, estos análisis han sido considerados como métodos de reducción de variables de tipo exploratorio. En cambio, métodos como los Mínimos Cuadrados Parciales o PLS (por su sigla en inglés, *Partial Least Squares*; Bookstein *et al.*, 1990) permiten evaluar la asociación entre dos o más conjuntos de variables (*i.e.*, morfológicas y ecológicas) que a diferencia de las regresiones (bi o multivariadas) no asumen que uno de los conjuntos predice o determina el/los otros.

Los análisis de MANOVA y MANCOVA permiten realizar pruebas de hipótesis acerca de la asociación entre los rasgos morfológicos y ecológicos en un ámbito multivariado (y los respectivos ANOVA y ANCOVA en ámbitos bivariados y sus alternativas no-paramétricas U de Man Whitney, etc). Los PCA suelen ser muy útiles para inferir rasgos ecológicos en aquellas especies de hábitos desconocidos que comparten el mismo morfoespacio, pero a diferencia del PLS no indican nada acerca de la fuerza de la correlación.

En los estudios paleobiológicos cuyo objetivo es predecir con cierto grado de confianza la pertenencia a una determinada categoría, suelen usarse los análisis de discriminantes. En estos casos, se utiliza una muestra de especímenes actuales como marco de referencia para construir funciones de clasificación, las que luego deberán ser probadas idealmente con una muestra testigo (es decir, de hábitos ecológicos conocidos que no fueran incluidos en la construcción de las funciones) o mediante pruebas de validación cruzada. De obtenerse buenas funciones de clasificación, estas se emplean para predecir la pertenencia a uno u otro grupo con cierto grado de confianza. Estos métodos siempre resultan en una clasificación, la que estará determinada por la variedad de categorías en la muestra de referencia.

Muchos estudios paleobiológicos se realizan en dos pasos. En el primero, se efectúan análisis de la correlación entre los rasgos morfológicos (por ejemplo, variables cráneo-dentales) y ecológicos (por ejemplo, composición de la dieta y prefe-

rencia de hábitat), mensurables a nivel de comunidades actuales. En el segundo paso, se utilizan los patrones detectados para inferir los aspectos ecológicos de las especies extintas.

Como se mencionó anteriormente, en las aproximaciones ecomorfológicas es de suma importancia evaluar la proporción de variación debida a la historia de los organismos (ontogenia y filogenia). Pueden aplicarse dos grandes enfoques, la ecomorfolología de **linajes** o la de **comunidades**. En la primera pueden mapearse e interpretarse aspectos de la distribución cronológica y la filogenia en el morfoespacio generado por los integrantes de un clado o **linaje**. Este enfoque suele ser particularmente útil en el caso de linajes extinguidos sin representantes actuales, pudiendo detectarse patrones consistentes de reemplazo sucesivo de taxones (por ejemplo, en los ungulados endémicos de América del Sur del Orden Notoungulata; Giannini y García-López, 2014). Sin embargo, estos enfoques requieren un segundo nivel de análisis para proponer, o poner a prueba, hipótesis paleobiológicas. En la segunda, se pretende caracterizar las **comunidades** identificando patrones que vinculen rasgos morfológicos y rasgos ecológicos y sus interacciones, de manera independiente de la composición taxonómica (*taxon-free*) y del período estudiado (Mendoza *et al.*, 2005). Este enfoque ha sido aplicado en ungulados artiodáctilos y perisodáctilos con el fin de caracterizar las comunidades del pasado desde una perspectiva morfométrica clásica (Mendoza, 2005; Mendoza *et al.*, 2006; Mendoza y Palmqvist, 2006, 2008; De Esteban-Trivigno *et al.*, 2008).

En los estudios ecomorfológicos en los que se discriminan las variaciones de forma debida a la historia filogenética del grupo, se debe tomar en cuenta qué proporción de la variación puede explicarse por ancestralidad común. En los últimos tiempos se ha propuesto un gran número de aproximaciones metodológicas del campo de la biología comparativa para alcanzar dicho objetivo (Felsenstein, 1985; Garland *et al.*, 1993, 2005; Grafen, 1995; Ackerly, 2000; Giannini, 2003). Con estos métodos se espera suplir a los análisis estadísticos paramétricos cuyos supuestos no se cumplen por falta de independencia de la muestra, debido a que las especies biológicas comparten una historia evolutiva y no son sucesos independientes. Sin embargo, otros autores señalan que la necesidad de incorporar la información filogenética para lograr un análisis comparativo exitoso depende de la naturaleza de las inferencias que se pretenden realizar (Sanford *et al.*, 2002, Quader *et al.*, 2004). De acuerdo con Sanford *et al.* (2002), las aproximaciones que buscan identificar y explicar las variaciones relacionadas con las relaciones filogenéticas deberían formar parte de un marco separado de la biología comparativa, ya que en esta última se utiliza el conocimiento de un organismo para guiar el estudio del otro.

Uno de los problemas de los métodos comparativos es que no permiten contemplar la variación intraespecífica de diseño, dado que esta se reduce a un promedio. Sin embargo, se han propuesto análisis canónicos con los que se pueden probar las covariaciones entre las matrices de rasgos morfológicos, ecológicos y una tercera matriz que reconstruye las relaciones filogenéticas.

Bibliografía de referencia

- Alexander, R.McN. (1983). *Animal Mechanics* (p. 301). Oxford: Blackwell. 2da Ed.
- Hildebrand, M. y Goslow, G. E. (2001). *Analysis of vertebrate structure* (p. 635). Wiley and Sons. 5ta Ed.
- Kardong, K. (2007). *Vertebrados: Anatomía Comparada, Función y Evolución* (p. 800). McGraw-Hill- Interamericana de España. 4ta Ed.
- Liem, K. F., Bemis, W. E., Walker, Jr, W. F. y Grande, L. (2001). *Functional anatomy of the vertebrates: an evolutionary perspective* (p. 766). Harcourt College Publisher.
- Oxnard, C. (1984). *The Order of Man* (p. 366). Hong Kong: Hong Kong University Press.
- Radinsky, L. B. (1987). *The evolution of vertebrate design* (p. 197). Chicago: University of Chicago Press.
- Thomason, J. J. (1995). *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology* (p. 277). Cambridge: Cambridge University Press.

Hasta el momento no hemos tratado las propiedades mecánicas de los materiales que afectan su desempeño. A lo largo de la historia, el ladrillo de barro cocido ha sido la quintaesencia de la edificación por sus características de solidez con relativamente poca masa, producto de la pérdida de agua que sufre el material arcilloso durante la fase de endurecimiento en la cocción. Sin embargo, mientras que el ladrillo soporta grandes cargas (fuerzas que se transmiten hacia arriba y hacia abajo desde la parte superior de la columna o de la pared hasta el suelo), no es muy resistente al movimiento horizontal, como el que comúnmente ocurre en los terremotos. En cambio, las casas tradicionales japonesas están diseñadas para ser flexibles, lo que aumenta su supervivencia, tanto frente a terremotos como a tifones. Casi todos los materiales de construcción tradicionales japoneses son orgánicos: madera suave de árboles de hoja perenne para la estructura, papel de morera para las paredes y bambú para las piezas que aseguran la integridad estructural. Al seleccionar un material adecuado para un producto determinado el diseñador busca una combinación específica de propiedades tales como densidad, módulo elástico, módulo de rotura, tenacidad a la fractura (resistencia del material a la propagación de la fisura), coeficiente de expansión térmica (deformación térmica por grado), etc., apropiada para la función que se espera que cumpla el producto.

Entonces, en los estudios de correlación forma-función en biología (especialmente en biomecánica) es fundamental conocer las características básicas de los **biomateriales**. Los diversos tejidos dentro de los órganos del cuerpo, tales como piel, hueso, arterias, poseen propiedades materiales únicas. La respuesta mecánica pasiva de un tejido particular se puede atribuir a las características de las sustancias básicas (proteoglicanos, por ej.) de las diversas proteínas (como elastina y colágeno) de las células vivas y a las orientaciones de las fibras dentro del tejido. Por ejemplo, si la piel humana se compusiera mayormente de una proteína distinta del colágeno, muchas de sus propiedades mecánicas, tales como su módulo elástico, serían diferentes.

Para determinar el alcance de la aplicación de la biomecánica a la paleobiología de vertebrados es importante entender las propiedades de diferentes elementos esqueléticos del tejido conectivo o conjuntivo (especialmente huesos, pero también cartílagos, tendones y ligamentos), los músculos que los mueven y los dientes. En el apéndice que se encuentra al final del libro aportamos abundante información sobre los tejidos y sistemas de órganos más relevantes para los estudios de correlación forma-función en los vertebrados extintos. En este capítulo tratamos algunos aspectos funcionales y mecánicos aplicados a estos biomateriales.

RESPUESTA DE LOS TEJIDOS A TENSIONES MECÁNICAS

Como ocurre en cualquier tipo de material, las cargas aplicadas y las deformaciones pueden afectar las propiedades del tejido vivo, modificando su crecimiento y remodelación. Así, en general, las fuerzas que actúan sobre un material biológico y que pueden generar cambios en la estructura, fundamentalmente en la distribución de sus componentes y la forma, son las fuerzas de compresión, tensión y torsión. Los análisis de comportamiento directo tensión-deformación se ocupan de determinar la "resistencia" de un material biológico ante la ejecución de una fuerza conocida que actúa sobre él. Tensión mecánica es el esfuerzo interno por unidad de área que experimenta el material frente a la aplicación de la fuerza. De acuerdo con la Tercera Ley de Newton (Ley de acción y reacción), la aplicación de un nivel determinado de deformación generará una tensión menor sobre materiales flexibles que sobre los más rígidos. Inversamente, la magnitud de la fuerza necesaria para producir deformación es mayor en materiales rígidos que en elásticos. Los materiales viscoelásticos, como el cartílago articular, presentan un comportamiento diferente en el tiempo aunque las condiciones de carga o deformación a las que se les somete permanezcan constantes. Así, si el material es sometido a una carga constante, al principio la deformación del material ocurrirá a una cierta velocidad pero con el paso del tiempo experimentará variaciones.

En general, los tejidos retienen cierta habilidad fisiológica para adaptarse a nuevas demandas durante la vida de un organismo (véase **sinmorfosis**, Capítulo I). Estas respuestas se clasifican comúnmente de la siguiente manera:

Atrofia: disminución del volumen o tamaño de un tejido debido a que no estuvo expuesto a esfuerzos o tensiones.

Hipertrofia: aumento del volumen debido a que estuvo expuesto a esfuerzo sostenido (por ejemplo en los atletas).

Hiperplasia: división y proliferación celular bajo estrés.

Metaplasia: un determinado tipo de tejido cambia a otro tipo de tejido (generalmente son patológicas).

Uno de los ejemplos más evidentes de la mencionada habilidad de adaptación a nuevas demandas lo encontramos en el hueso (Figura III.1). Para desempeñar su rol de soporte y protección los huesos no deben deformarse o cambiar de forma significativamente. Sin embargo, el hueso es dinámico y cambia gradualmente durante la vida de un individuo, como respuesta a factores ambientales. Cuatro tipos de factores ambientales pueden alterar la forma básica del hueso: enfermedades infecciosas, nutrición, hormonas y tensiones mecánicas. Nos vamos a ocupar de estas últimas.

Las fuerzas producidas por la gravedad y las contracciones musculares determinan la forma final del hueso pero, a su vez, a lo largo de la vida de un individuo estas tensiones sobre el hueso también cambian. Asimismo, la respuesta del hueso al estrés mecánico depende de la duración de la fuerza. Un animal joven es muy activo (*i.e.* corre, salta), pero en la adultez cambia sus actividades: migra, pelea por territorio o se sobrealimenta para mantener la descendencia. A su vez, a medida que el animal aumenta de tamaño, el cambio en las proporciones se transforma en un factor determinante. El aumento geométrico de la masa corporal implica mayores demandas mecánicas sobre los elementos que sostienen el cuerpo. Inversamente, individuos cada vez más adultos tienden a declinar su actividad, lo que reduce el estrés. Es decir que, por variadas razones, las fuerzas a las que están sometidos los huesos cambian a lo largo de la historia de vida del individuo.

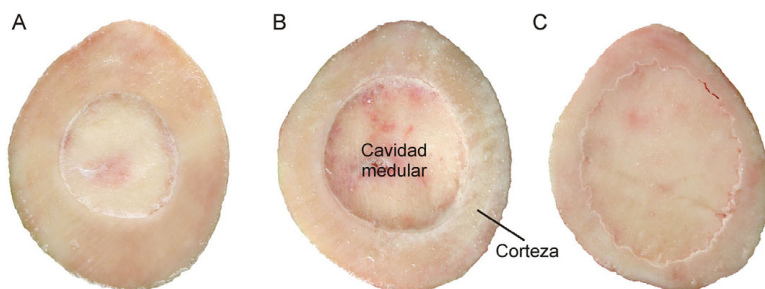


Figura III.1. Respuestas fisiológicas del tejido óseo. Sección transversal del mismo hueso del miembro posterior (fémur) de tres individuos diferentes de ganado vacuno. A, engrosamiento del tejido óseo cortical (hipertrofia); B, hueso normal; C, hueso con pérdida de masa cortical (atrofia).

Las fibras de colágeno y las sales de calcio ayudan a fortalecer el hueso. De hecho, las fibras de colágeno son muy resistentes a las fuerzas de tensión, mientras que las sales minerales (fosfato de calcio) lo son para las fuerzas de compresión. Esta combinación de propiedades hace que la estructura del hueso sea extremadamente resistente a las fuerzas de tensión y compresión.

Diseño interno del hueso

Los huesos están formados por tejido óseo compacto y esponjoso (Figura III.2; ver Apéndice) y la distribución de ambos tipos de tejido se relaciona directamente con su respuesta a los factores mecánicos.

Tanto los huesos individuales como regiones específicas de ellos pueden ser cargados en compresión, tracción, flexión, cizalla o torsión, o una combinación de ellos (Figura III.3). La acción muscular durante el movimiento (incluidos los movimientos fetales) también produce cargas mecánicas que se aplican en el hueso, provocando la reacción dinámica del tejido óseo: el hueso se engrosa o reorganiza su entramado trabecular (ver más abajo).

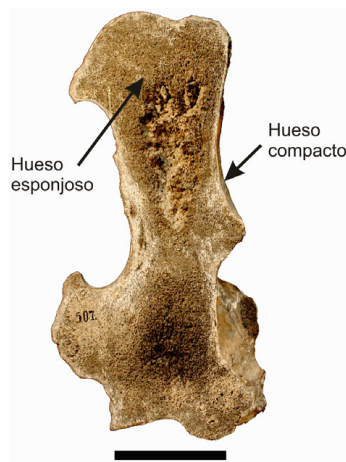


Figura III.2. Sección frontal del húmero izquierdo de un perezoso scelidoterino del Pleistoceno depositado en el Museo de La Plata (MLP 507). Puede observarse la distribución cortical del tejido óseo compacto e internamente el gran desarrollo del tejido óseo esponjoso. Cortesía del Museo de La Plata. Escala = 10 cm.

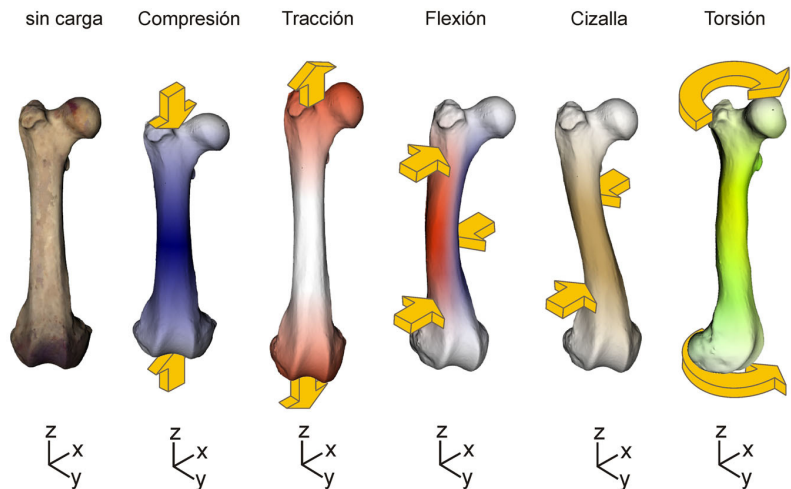


Figura III.3. Fuerzas actuando sobre huesos. El código de colores se corresponde con el de la Figura II. 13: las áreas sombreadas en azul indican regiones donde las partículas se acercan y se concentran las fuerzas de compresión; en rojo, donde se separan y se concentra la tracción; en amarillo, desplazamientos de partículas unas sobre otras; el gradiente amarillo verde en torsión indica zonas con desplazamientos y mezclas de fuerzas.

Los huesos son **anisotrópicos** (*i.e.*, sus propiedades cambian en las distintas direcciones del espacio tridimensional), pero en sentido transversal son aproximadamente **isotrópicos** (*i.e.*, sus propiedades son invariantes). En otras palabras, los huesos son más fuertes a lo largo de un eje que a través de ese eje. En animales terrestres muy grandes (elefantes, dinosaurios saurópodos) los miembros se disponen como columnas simples que soportan las fuerzas de compresión que genera el peso (véase Capítulo V). En estos animales los huesos son macizos en lugar de huecos (Figura III.4), optimizando el rol de los miembros en el soporte del peso. Muchos otros vertebrados terrestres, en cambio, están especializados para la carrera. En ellos la parte superior de los miembros (húmero y fémur) se dispone en ángulo en vista lateral (en vista anterior o posterior son verticales). Estos huesos soportan cargas como vigas inclinadas y están sujetos a fuerzas de flexión que tienden a cargar la superficie dorsal en compresión y la ventral en tensión. Son tubulares, con las paredes de las diáfisis formadas por hueso compacto delgado, es decir, preparados para funcionar como una viga que recibe cargas en todas direcciones (Figura III. 5).

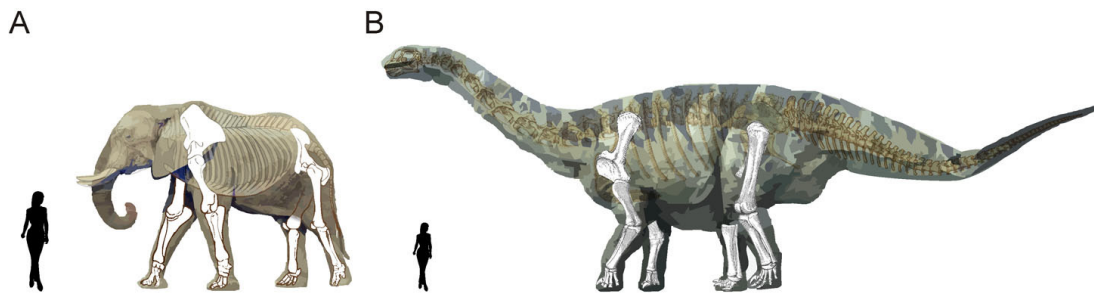


Figura III.4. Vertebrados actuales y extintos con miembros columnares (disposición graviportal; véase Capítulo V). En blanco se resaltan los huesos del esqueleto apendicular con disposición columnar. En el elefante africano (A) tanto la escápula como la pelvis se encolumnan con los miembros, mientras que en el dinosaurio saurópodo (B) solo lo hace la cintura escapular.

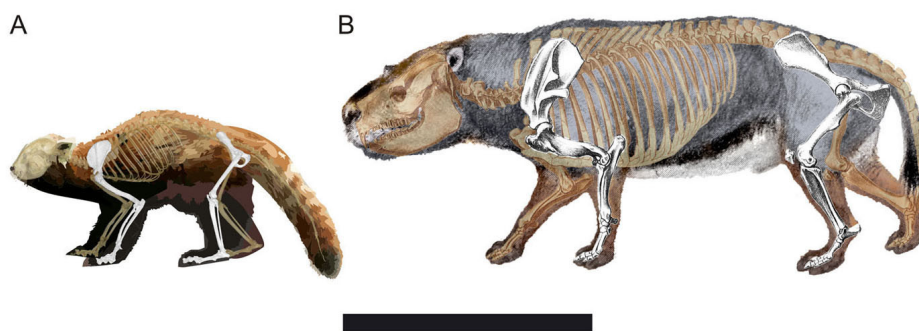


Figura III. 5. Vertebrados actuales y extintos con miembros no columnares. Los huesos del esqueleto apendicular, resaltados en blanco, se disponen en ángulo. A, panda rojo (*Ailurus*); B, notoungulado del Mioceno, *Adinotherium* (modificada de la ilustración de Robert Bruce Horsfall publicada en Scott, 1913). Escala= 50 cm

El sistema de carga en las epífisis (los extremos de los huesos) es diferente del de la diáfisis (la parte media de los huesos), porque aquellas deben transmitir las tensiones desde sus superficies articulares a la diáfisis. De esto se ocupa el hueso esponjoso. En una sección transversal de la diáfisis de un húmero o fémur de un animal que corre, se observan finas estructuras de hueso esponjoso que corren de un borde al otro formando un enrejado, las **trabéculas** (o “pequeñas vigas”). En el extremo articular del hueso las trabéculas tienen el aspecto de finas láminas que se disponen irradiando desde la delgada capa de hueso compacto que forma la superficie articular y convergen a los lados de la diáfisis. La disposición organizada de las trabéculas ha sido comparada con la distribución de las trayectorias de estrés en vigas cargadas.

Las reglas físicas de la **Teoría de las trayectorias** que se trató en el Capítulo II también aplican para el hueso, con la diferencia de que este es un tejido vivo que reacciona de forma dinámica a las cargas mecánicas. Esta norma, también conocida como **Ley de Wolff de la transformación del hueso** (Wolff, 1869; 1892; 1986), establece que la remodelación del hueso ocurre en proporción a las demandas mecánicas que se generan sobre él. De acuerdo con la teoría de las trayectorias, las trabéculas del hueso esponjoso corren a lo largo de las trayectorias de disipación de cargas y la densidad del hueso refleja la intensidad del estrés. Esto explica por qué la diáfisis de un hueso largo, donde las trayectorias están poco espaciadas, está formada por hueso compacto. Si los patrones de estrés cambian, la orientación de las trabéculas también cambia optimizando la resistencia a la carga. Esta idea surgió en Alemania promediando el siglo XIX, cuando el ingeniero Kart Culmann le sugirió al anatomista von Meyer que las trayectorias del hueso trabecular del fémur, metatarso y calcáneo del humano estaban alineadas con las principales direcciones de estrés (von Meyer, 1867; Rüttimann, 1992). Sin embargo, las trayectorias en la ilustración de von Meyer (1867) no eran ortogonales como debía esperarse. Julius Wolff (1869) fue quien trazó las trayectorias correctamente siguiendo una regla matemática (Skedros y Baucom, 2007). A pesar de ser diferentes, las ilustraciones de von Meyer (1867) y Wolff (1869) (Figura III.6) suelen ser confundidas en gran parte de la literatura.

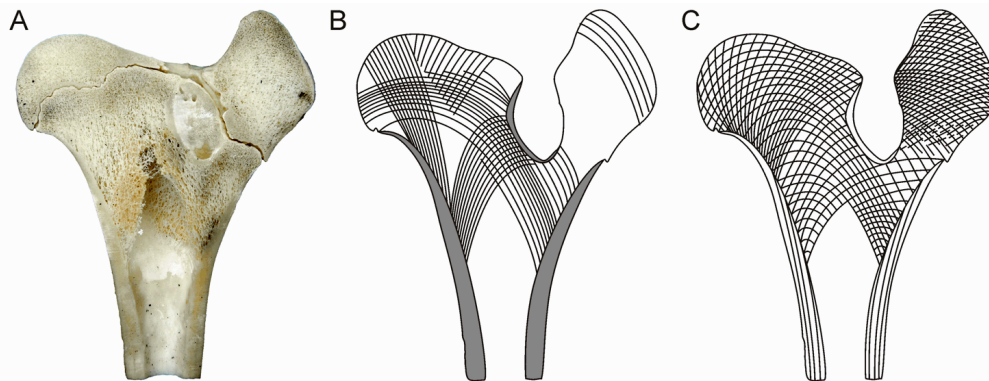


Figura III.6. Ley de Wolff de la transformación del hueso ejemplificado en el fémur bovino, donde las trabéculas del hueso esponjoso corren a lo largo de las trayectorias de disipación de cargas y la densidad del hueso refleja la intensidad del estrés. A, corte (en el plano frontal) de la epífisis proximal mostrando hueso cortical y trabecular; B, representación de los patrones de arcos que seguirían las trayectorias del hueso trabecular imitando la grúa de Culmann (de acuerdo a von Meyer, 1867); C, representación de las trayectorias sobre las que actuarían las cargas en el hueso trabecular de acuerdo con la aproximación de Wolff (1870) en la que a diferencia de (B) las intersecciones de los arcos son ortogonales.

Tendones, ligamentos y cartílago

Tejidos blandos, como tendones, ligamentos (tejido conectivo fibroso) y cartílago (tejido conectivo especial), son combinaciones de proteínas de matriz y fluido (véase Apéndice). En cada uno de estos tejidos el principal elemento que soporta esfuerzos es el colágeno, aunque su cantidad y tipo varía de acuerdo con la función que cada tejido debe realizar. La función de los tendones es conectar el músculo con el hueso, por lo que son sometidos a esfuerzos de tracción. Los tendones deben ser fuertes para facilitar el movimiento del cuerpo y al mismo tiempo prevenir daños a los tejidos musculares. Los ligamentos conectan los huesos y por lo tanto son más rígidos que los tendones pero son semejantes a éstos en su resistencia a los esfuerzos de tracción. El cartílago sufre principalmente fuerzas de compresión y actúa como un amortiguador en las articulaciones para distribuir las cargas entre los huesos. La resistencia a los esfuerzos de compresión del cartílago, como en los tendones y ligamentos, deriva principalmente del colágeno. Sin embargo, las fibras están sostenidas por enlaces cruzados de glicosaminoglicanos, que también atraen agua y crean un tejido casi incompresible, capaz de soportar la compresión.

FUNCIÓN DE LOS MÚSCULOS

Los músculos son esenciales para los movimientos del cuerpo, tanto del esqueleto como sus órganos. Se clasifican en dos grandes grupos (estriados y lisos) de acuerdo a las características de sus células. El músculo esquelético (un tipo de músculo estriado, asociado a huesos y cartílagos -véase Apéndice), puede contraerse manteniendo una fuerza variable o constante a través del tiempo. Los músculos solo realizan trabajo en contracción, nunca en extensión. Esto implica que siempre que un músculo se contrae para realizar una función, otro músculo debe realizar la función opuesta para desplazar el sistema de nuevo al origen. Por esto se dice que los músculos forman **pares antagónicos**, por ejemplo, el músculo bíceps flexiona el antebrazo y el tríceps lo extiende: son antagonistas (Figura III.7). Pero puede ocurrir que músculos antagonistas se pongan en actividad durante la misma etapa del movimiento. Uno de ellos es el **protagonista** del movimiento y el **antagonista** actúa de modo limitado para ayudar a controlar el movimiento. Por ejemplo, si se flexiona el antebrazo el principal músculo en acción es el bíceps, pero el antagonista (músculo tríceps) también entra en acción como “regulador” del movimiento.

Asimismo, varios músculos pueden colaborar realizando una función: por ejemplo, para levantar un peso, los músculos bíceps y braquiorradial colaboran en la flexión del antebrazo (Figura III.8). Se dice entonces que estos músculos son **sinergistas**.

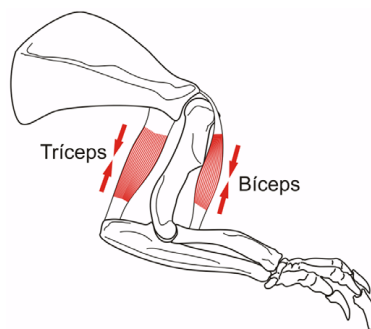


Figura III.7. Músculos antagónicos. Algunos músculos se contraen para realizar una función y otros luego efectúan la función opuesta desplazando el sistema a la posición de origen o actúan al mismo tiempo controlando el movimiento. En el ejemplo el bíceps flexiona el antebrazo de un armadillo, el tríceps lo extiende y viceversa.

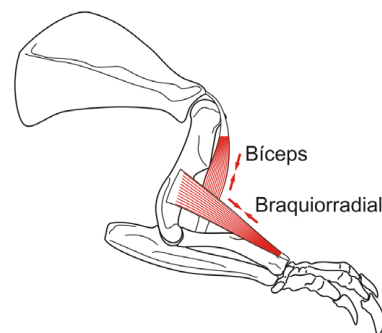


Figura III.8. Músculos sinergistas. Varios músculos pueden colaborar realizando una función. En el ejemplo, los músculos bíceps y braquiorradial colaboran en la flexión del antebrazo de un armadillo.

Otra función de los músculos es actuar como “estabilizadores”. Muchos músculos de pequeño tamaño o de recorrido corto colaboran en el movimiento cuidando que las articulaciones no se disloquen o que no sean forzadas en ángulos dañinos por el movimiento de los músculos principales.

En suma, las fuerzas ejercidas por los músculos producen diferentes efectos de acuerdo con el tipo de actividad que el organismo lleva a cabo. Algunos términos que describen las acciones de los músculos (Figura III.9), son:

Flexores: reducen el ángulo entre piezas esqueléticas articuladas.

Extensores: aumentan el ángulo.

Aductores: mueven elementos hacia adentro, acercándolos al plano sagital en la parte ventral del cuerpo o hacia el eje de un miembro (o su parte más medial; por ejemplo cerrar las manos).

Abductores: mueven un elemento hacia afuera, alejándolo del plano sagital del cuerpo en la parte ventral o del eje del miembro (por ejemplo abrir las manos).

Elevadores: elevan un elemento en sentido dorso-ventral; en general el marco de referencia es el animal en posición horizontal.

Depresores: lo bajan (por ejemplo la mandíbula).

Protractores: alejan un elemento de su base.

Retractores: lo acercan (por ejemplo la lengua).

Rotadores: rotan un elemento a lo largo de su eje más largo.

Supinadores: rotan la palma de la mano o la planta del pie hacia arriba.

Pronadores: lo rotan hacia abajo.

Algunos de estas acciones no son excluyentes: por ejemplo, el músculo mandibular masetero es un elevador de la mandíbula, pero también es un aductor e, inclusive, podría denominarse como flexor de la articulación cráneo-mandibular.

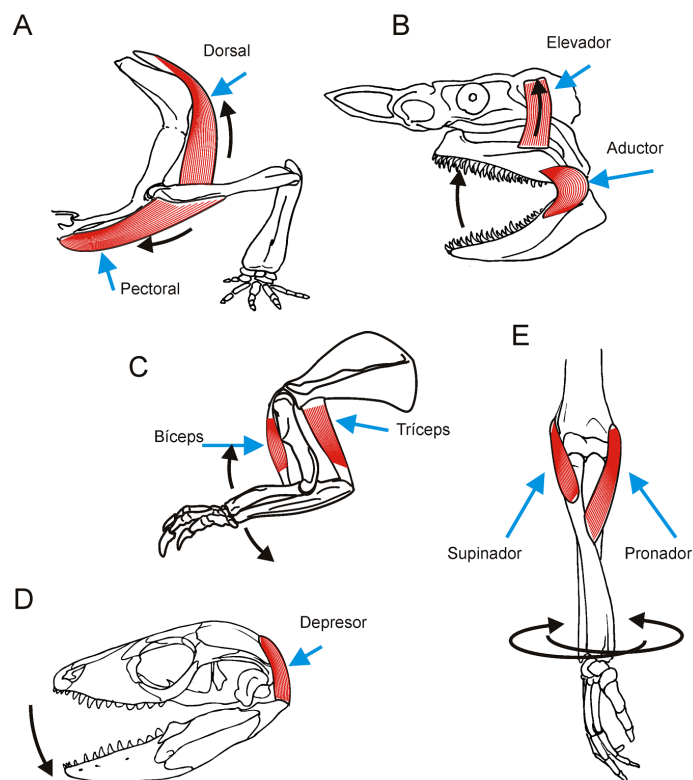


Figura III.9. Algunas acciones de los músculos. A, aductores y abductores del brazo de un anuro; B, aductores y elevadores de la mandíbula de un tiburón; C, extensores y flexores del antebrazo de un armadillo; D, depresor mandibular de un lagarto; E, pronadores y supinadores del antebrazo del humano.

Potencia muscular

La fuerza máxima producida por un músculo es proporcional al área de la sección transversal del músculo. Es decir, es igual a la fuerza de contracción de una de sus fibras multiplicada por el número total de fibras (Figura III.10). Esto es una aproximación y asume que todas las fibras son paralelas entre sí y al eje de inserción del tendón y que todas las fibras son del mismo tamaño. Este es el caso de un músculo cilíndrico (*straplike* en inglés), por ejemplo el músculo tirohioideo. Otros músculos se afinan en un extremo para insertarse en el hueso (por ejemplo el musculo deltoides) o en ambos extremos, formando un músculo fusiforme (por ejemplo el músculo bíceps). Así, la fuerza se concentra en un área más pequeña.

A su vez, la fuerza generada por el músculo varía con la orientación de las fibras dentro de él: existe un tipo de músculo especial denominado músculo pinnado, en el que las fibras son cortas, ordenadas en forma diagonal y se insertan en un tendón a un lado del músculo (unipinnado) o en uno o más tendones ubicados en el centro del músculo (bipinnado o multipinnado). Los músculos pinnados aumentan la fuerza de contracción al incrementar la cantidad de fibras por unidad de área, pero reducen la distancia recorrida en la contracción. Ejemplos: los músculos teres mayor (cilíndrico), bíceps (fusiforme) y subescapular (multipinnado).

Estas variables en la arquitectura del músculo afectan el grado, velocidad y fuerza de contracción. Cada una tiene ventajas y desventajas mecánicas. El grado de contracción de un músculo depende de la longitud de las fibras. Los músculos cilíndricos y fusiformes tienen fibras más largas que los pinnados de masa equivalente, por lo tanto pueden contraerse en forma extensiva y rápida (son los mejores para mover cargas livianas a través de distancias largas). Por el contrario, los pinnados desarrollan mayor fuerza que los fusiformes o paralelos aunque su recorrido de contracción es menor (son los mejores para mover cargas pesadas en distancias cortas). Como poseen muchas fibras cortas, pueden generar mayor fuerza por unidad de músculo. La fuerza útil desarrollada en un músculo pinnado, no es la fuerza desarrollada a lo largo de la línea de acción de las fibras musculares, sino la resultante de esta fuerza a lo largo del eje del tendón. La fuerza de la otra resultante se pierde bajo la forma de calor, pero la fuerza útil final excede por mucho la desarrollada por músculos de fibras paralelas.

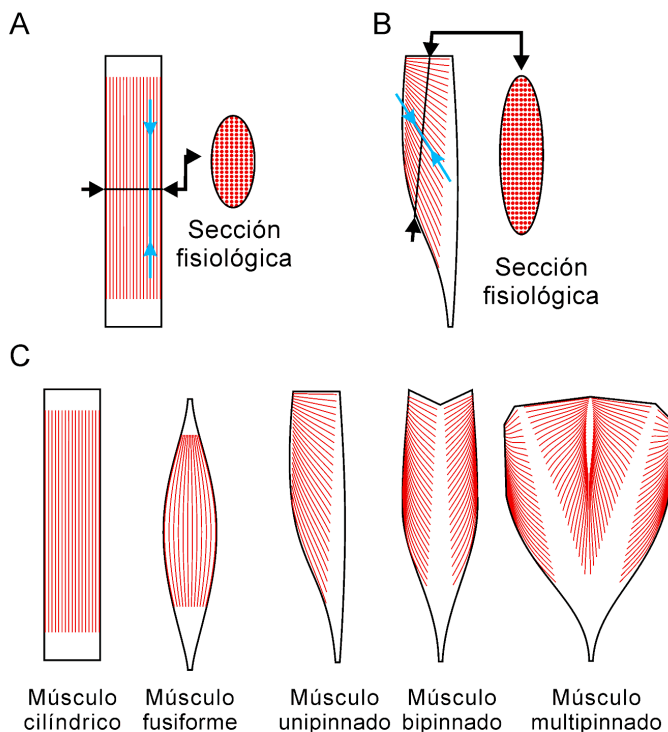


Figura III.10. Potencia muscular. La fuerza máxima producida por un músculo depende del número de fibras involucradas en la sección fisiológica del mismo. A, en los músculos cilíndricos o fusiformes (C) las fibras son paralelas entre sí y al eje de inserción del tendón y perpendiculares a la sección fisiológica, que se corresponde con la transversal del músculo. B, en los pinnados (C) las fibras se insertan en uno o más tendones que se ubican a un lado o internamente en el músculo, por lo que la sección fisiológica es mayor que la transversal. Las flechas celestes representan el sentido de acortamiento de las fibras. En A es paralelo a la orientación del músculo y en B es diagonal, por lo que la contracción de los músculos pinnados tiene menor recorrido.

Bibliografía de referencia

- De Iuliis, G. y Pulera, D. (2011). *The Dissection of Vertebrates: A Laboratory Manual* (p. 352). Elsevier Academic Press. 2da Ed.
- Baumel, J., King, A. S., Breazile, J. E., Evans, H. E. y Vanden Berge, J. C. (1993). *Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium* (p. 132). Cambridge: Publications of the Nuttall Ornithological Club 2.
- Hildebrand, M. y Goslow, G. E. (2001). *Analysis of vertebrate structure* (p. 635). Wiley and Sons. 5ta Ed.
- Kardong, K. (2007). *Vertebrados: Anatomía Comparada, Función y Evolución* (p. 800). McGraw-Hill- Interamericana de España. 4ta Ed.
- Liem, K. F., Bemis, W. E., Walker, Jr, W. F. y Grande, L. (2001). *Functional anatomy of the vertebrates: an evolutionary perspective* (p. 766). Harcourt College Publisher.
- Scanlon, V.C. y Sanders, T. (2007). *Essentials of Anatomy and Physiology* (p. 603). Filadelfia: F.A. Davis Company. 5ta Ed.
- Schaller, O. (Ed.) (1992). *Illustrated veterinary anatomical nomenclature* (p. 614). Stuttgart: Enke Verlag.

TAMAÑO CORPORAL

El tamaño de los organismos afecta prácticamente todos los aspectos de la vida, imponiendo limitaciones en la forma, fisiología, comportamiento y ecología. En las últimas cuatro décadas del Siglo XX hubo una notable producción de literatura científica que registra su correlación con una gran diversidad de rasgos de la vida de un animal (Peters, 1983; Schmidt-Nielsen, 1984; Damuth y MacFadden, 1990), tales como el metabolismo (Kleiber, 1932), los hábitos locomotores (Alexander, 1985, 1989; Alexander *et al.*, 1979; Fariña *et al.*, 1997), la dieta, la densidad poblacional, el área de acción (Damuth, 1981a y b, 1987, 1991, 1993; Lindstedt *et al.*, 1986; Nee *et al.*, 1991; Reiss, 1988; Swihart *et al.*, 1988) y los procesos de extinción (Flessa *et al.*, 1986; Lessa y Fariña, 1996; Lessa *et al.*, 1997). Pero sólo recientemente el papel del tamaño corporal en la estructuración de las redes tróficas y otras redes ecológicas ha comenzado a ser explorado sistemáticamente (por ejemplo, Woodward *et al.*, 2005).

Los animales grandes o pequeños disfrutan de diferentes ventajas: los más grandes tienen menos depredadores y tienen ventaja en la competencia entre machos como parte del comportamiento reproductivo; los animales pequeños pueden sobrevivir con menos comida en tiempos difíciles, mientras que los grandes son más sensibles a los cambios ambientales.

En lo que hace al tamaño corporal y los patrones en la estructura de la red trófica de las comunidades, los depredadores son por lo general entre uno y tres órdenes de magnitud mayores que sus presas en términos de masa corporal, aunque hay algunas excepciones notables (por ejemplo, sistemas huésped-parásito y algunos huésped-parasitoide, packs de cazadores y ballenas de barbas). Este fenómeno biológico general ilustra los vínculos entre la estructura trófica de comunidades enteras y el tamaño corporal.

El tamaño corporal también afecta la escala temporal y espacial de las redes tróficas. Los cambios estacionales ontogénicos en la dieta, impulsados por los cambios en los tamaños relativos de las especies, parecen dar cuenta de muchos de los "bucles de alimentación intragremio" vistos en las redes alimentarias (por ejemplo, entre insectos con larvas acuáticas, las larvas grandes de estadios tardíos de tricópteros cazan larvas de megalópteros, las que a su vez se comen las larvas pequeñas de estadios tempranos de tricópteros). Efectivamente, el principal determinante de la posición trófica de un depredador dentro de una red alimentaria es a menudo su tamaño (variable), en lugar de su identidad taxonómica (fijo). Asimismo, las redes alimentarias son a menudo vistas como entidades separadas dentro de fronteras espaciales

claramente delimitadas. En realidad, estos límites pueden ser borrosos debido al tamaño corporal. Por ejemplo, un depredador de gran tamaño puede tener un área de forrajeo que incluya varias redes tróficas.

Si el espectro de tamaños de especies dentro de una comunidad se ve alterado por alguna perturbación (por ejemplo, la pesca excesiva, la extinción de especies, la invasión de nuevas especies), esto podría tener efectos potencialmente profundos en la estabilidad de la comunidad y el funcionamiento de los ecosistemas, produciendo incluso extinciones en cascada. Por ejemplo, los descensos bruscos de las poblaciones de la foca común *Phoca vitulina*, el león marino del norte *Callorhinus ursinus*, el león marino de Steller *Eumetopias jubatus* y la nutria *Enhydra lutris* en el norte del Océano Pacífico parecen haber sido el resultado del aumento en la depredación por parte de las orcas *Orcinus orca*, que depredaban sobre las grandes ballenas antes que la caza industrial de ballenas redujera drásticamente su número. La invasión de un gran depredador en estas redes alimentarias costeras parece haber provocado un colapso en las poblaciones de pinnípedos y nutrias en la costa. Las caídas abruptas en las poblaciones de estos depredadores más pequeños redundaron en una explosión en el número de erizos de mar, lo que llevó a una mayor presión de pastoreo sobre algas marinas.

Los animales grandes sufren limitaciones físicas que influyen en la figura y, recíprocamente, la figura impone restricciones al tamaño. Cuanto más grande es un animal, más tiene que modificarse su diseño para contrarrestar la fuerza de gravedad, es decir, acarrear su propio peso. Para las formas terrestres el límite superior de tamaño puede estar dado cuando los miembros que soportan el peso tienen que hacerse tan masivos que la locomoción se torna impracticable. Las partes involucradas en la defensa o los despliegues también pueden crecer en proporciones diferentes al resto del cuerpo (es decir, alométricamente; ver más abajo) como en el caso de las cornamentas de los carneros, demostrando que el tamaño y la figura pueden estar ligados a la función biológica.

La consideración del tamaño corporal en estudios paleobiológicos ha aumentado en las últimas décadas. Los estudios de morfología funcional y biomecánica frecuentemente emplean medidas que deben ser correlacionadas con el tamaño antes de hacer interpretaciones funcionales sobre los organismos del pasado. Pero el tamaño corporal de las especies extintas no se puede conocer directamente, sino que se debe estimar a partir de restos esqueléticos que muchas veces son muy fragmentarios o incompletos. Algunos taxones están representados por ejemplares mejor preservados que otros y algunos no poseen representantes análogos vivientes.

PROPORCIONES: RELACIONES GEOMÉTRICAS ENTRE LONGITUD, ÁREA Y VOLUMEN

Hacia el año 300 a.C., el matemático griego Euclides (325 a. C. - 265 a. C.; Figura IV.1) escribió *Elementos*, obra en la que presenta de manera formal el estudio de las propiedades del punto, la recta, las figuras y cuerpos geométricos regulares (polígonos, círculos y esferas, triángulos y conos, etc.). En la mayoría de los estudios morfométricos se recurre a medidas lineales (por ejemplo, ancho, largo y alto) o a distancias entre puntos anatómicos; todas ellas son longitudes. La longitud es una magnitud física fundamental, es decir, no puede ser definida en términos de otras magnitudes y, por lo tanto, tiene dimensión uno. El área es una medida de la extensión de una superficie. En formas reducidas al plano, el área se obtiene al multiplicar las longitudes. El área es una magnitud de dimensión dos. El volumen es una medida de la extensión del espacio ocupado por un objeto. Resulta de la multiplicación de las longitudes en sus tres dimensiones y, por lo tanto, es una magnitud de dimensión tres.



Figura IV.1. Euclides de Alejandría (325 a. C. - 265 a. C.), matemático y geómetra que desarrolló sus estudios en la Escuela de Alejandría en Egipto, conocido en occidente como "Padre de la Geometría". Su obra más influyente, "Los elementos", es un tratado en 13 volúmenes donde se describen de manera simple y lógica definiciones, postulados (axiomas), proposiciones y su demostración matemática (teoremas). Pintura del siglo XVII de Antonio Cifrondi, Galería Virtual de la Fondazione Cariplo.

Consideremos un cubo cuyas aristas tienen un centímetro de longitud (Figura IV.2). Cada una de las caras tendrá una superficie de 1 cm^2 , el área total será de 6 cm^2 y el volumen de 1 cm^3 . Al juntar 27 de estos cubos, se logra uno más grande, con aristas de 3 cm de longitud, una superficie de 54 cm^2 de área y un volumen de 27 cm^3 . Es decir, el aumento en longitud en tres veces aumenta su superficie en nueve veces, mientras que el volumen aumenta 27 veces (la masa seguirá el mismo comportamiento). En el caso del cubo pequeño, estará rodeado por una superficie de 6 cm^2 de área y tendrá una relación de volumen a superficie de 1:6. En el caso del cubo grande, estará rodeado por una superficie de 54 cm^2 de área y tendrá una relación de volumen a superficie de 1:2 (resultante de la relación 27:54). Es decir, los cubos más pequeños tienen una mayor superficie relativa. Lo mismo es cierto para cualquier forma que guarde entre sí una similitud geométrica; es decir, aquellas formas que difieren en tamaño pero mantienen las proporciones de su figura (*shape*). Por ejemplo, en un gigante cuya altura es tres veces superior a la del humano, el área de sección de los huesos de sus piernas será nueve veces la nuestra, pero su masa será 27 veces mayor que la nuestra. Este tipo de relaciones pueden formalizarse matemáticamente mediante las funciones de potencia del tipo

$$Y = a x^b$$

donde el coeficiente b indica la relación dimensional entre las variables X e Y . Por ejemplo, cuando la variable independiente X es una masa o volumen, e Y es una medida lineal, b será múltiplo de $1/3$, mientras que si Y es una superficie, b será múltiplo de $2/3$.

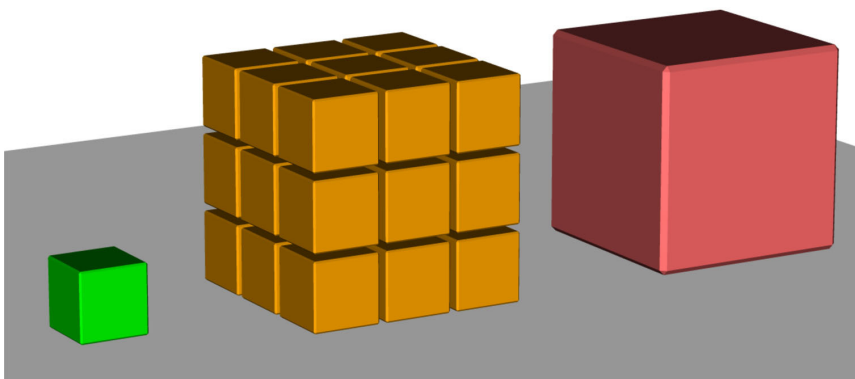


Figura IV.2. Relaciones geométricas entre longitud, área y volumen. En un cubo cuyas aristas tienen un centímetro de longitud (cubo verde) cada cara tendrá una superficie de 1 cm^2 , la superficie total será de 6 cm^2 y ocupará un volumen de 1 cm^3 . Triplicar la longitud de cada arista equivale a reunir 27 de cubos de iguales medidas (cubos dorados), que constituyen uno más grande (cubo rojo), con aristas de 3 cm de longitud, una superficie total de 54 cm^2 y un volumen de 27 cm^3 . O sea, triplicar la longitud, incrementará la superficie 9 veces y el volumen 27.

La masa es una magnitud escalar que hace referencia a la cantidad de materia que constituye el cuerpo bajo estudio y se expresa en kilogramos (kg). El concepto de masa está estrechamente relacionado con el de capacidad y el de volumen. Esta relación viene dada por las equivalencias entre estas tres magnitudes y el agua. Un decímetro cúbico de agua (volumen) es contenido en un litro (capacidad) y está constituido por un kilogramo de materia (masa). Es por eso que decimos que la masa es una magnitud escalar de dimensión tres. En biología del tamaño, se suele tratar más con la masa corporal de un individuo que con su volumen, superficie o medidas lineales. Como vimos, el concepto es complejo y atañe a las proporciones, o extensión de la forma en cada una de las dimensiones del espacio euclideo.

ALOMETRÍA

El término **alometría** fue acuñado por Julian Huxley (1887-1925; nieto del “Bulldog de Darwin” Thomas Henry Huxley, hermano del famoso escritor Aldous Huxley y del premio Nobel de Medicina Andrew Huxley) y Georges Teissier en 1936 (Huxley y Tessier, 1936; Gayon, 2000; Shingleton, 2010) para referirse a los cambios de proporciones relativas de partes corporales correlacionados con cambios en el tamaño total (Figura IV.3). Así, el objetivo de los estudios alométricos es evaluar la variación de las variables morfométricas u otros rasgos de los organismos asociados con la variación de tamaño (Huxley, 1932; Cock, 1966; Gould, 1966; Alexander, 1985). Estas relaciones también se formalizan matemáticamente mediante las funciones de potencia del tipo $y=axb$.

Al aplicar la transformación logarítmica, la función de potencia se convierte en una relación lineal

$$\log (y) = \log (a) + b \log (x)$$

donde y es un atributo biológico (morfométrico, fisiológico, ecológico, etc.), a es la ordenada al origen o constante de normalización, b es la pendiente o coeficiente alométrico y x es el tamaño corporal.

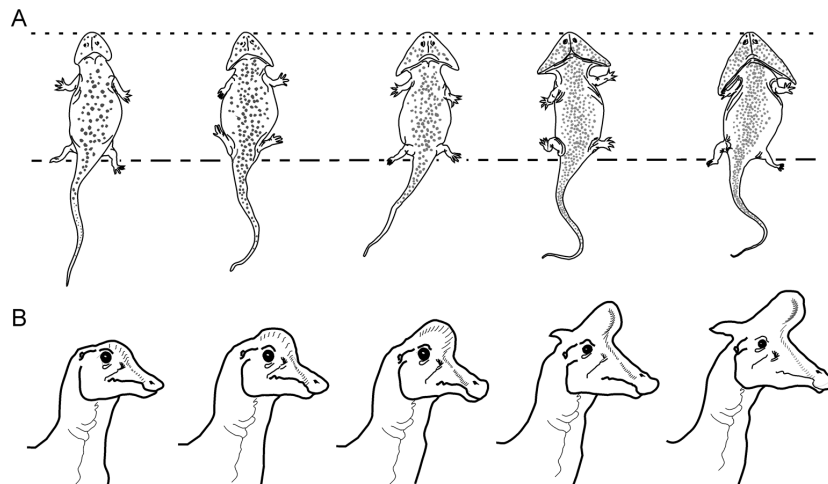


Figura IV.3 Alometría. Cambios de proporciones relativas de partes corporales en relación con el incremento en el tamaño total en dos secuencias ontogenéticas. A, el tetrápodo primitivo *Diplocaulus* (Lepospondyli), escalado por el largo del tronco; redibujado de Rinehart y Lucas (2001); B, el dinosaurio ornitisquio *Lambeosaurus lambei* (Hadrosauridae), desde un estadio juvenil con longitud del cráneo 40% de la del adulto (extremo izquierdo) hasta el 100 % (80 cm; extremo derecho); redibujado de Evans (2010).

Cuando el cambio en un atributo biológico sigue una **similitud geométrica** con respecto al tamaño, o sea se mantienen las proporciones y el coeficiente alométrico b es múltiplo de $1/3$, se dice que sigue una relación **isométrica**. Las desviaciones de esta relación, con un coeficiente alométrico b mayor o menor al esperado teóricamente, indican que las variables involucradas siguen una relación **alométrica**. O sea, la alometría es el cambio en el atributo (por ejemplo, figura) que acompaña al cambio en tamaño. La alometría puede ser **positiva** o **negativa** si la variable dependiente crece más rápido (positiva) o más lento (negativa) que la parte de referencia, por cuanto los organismos más grandes poseen para dicho rasgo un valor mayor o menor (según el caso) que el esperado para su tamaño corporal (Figura IV.4). Cuando una variable decrece con el incremento de otra se habla de **enantiometría**.

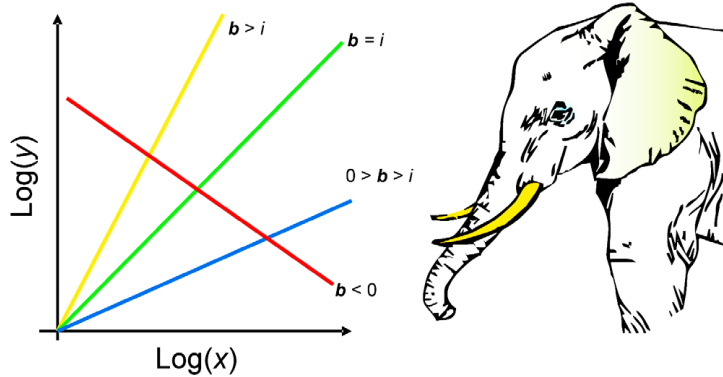


Figura IV.4 Relaciones entre variables. La recta roja, con pendiente negativa ($b < 0$), corresponde a una relación enantiométrica, es decir un decremento en la variable y (dependiente) con el incremento de la variable x (independiente). La recta verde representa una relación isométrica, con pendiente positiva ($b = i$), en la que un incremento en x es acompañado por el mismo incremento en y , es decir guardan una proporción geométrica; de acuerdo con la dimensionalidad de las variables, $i = 1$ (dos longitudes), $i = 2/3$ (volumen en x , superficie en y), $i = 2$ (longitud en x , superficie en y), $i = 3$ (longitud x , volumen en y), etc. Las líneas amarilla y celeste representan relaciones alométricas positiva y negativa respectivamente. Ejemplo en la ontogenia de los elefantes. Las orejas mantienen una proporción geométrica con el tamaño, en cambio el ojo guarda una relación alométrica negativa y los colmillos una alométrica positiva; o sea, proporcionalmente, los elefantes adultos poseen orejas de igual tamaño, ojos más chicos y colmillos más grandes que los juveniles.

De manera recíproca, las ecuaciones alométricas han sido utilizadas para estimar tamaño corporal (expresado como masa) a partir de medidas lineales. Esta aplicación es muy útil y su uso es frecuente en paleobiología.

En la figura IV.5 (tomada de Calder, 1996) se reflejan cambios alométricos de algunas variables de mamíferos euterios en relación con el tamaño corporal expresado como masa corporal, sobre ejes en escala logarítmica. Así, la superficie es proporcional a la masa^{2/3} (ver equivalencias con el volumen arriba) y la masa esquelética^{1.0}, como ocurre en las figuras geométricas. Algunos valores como la velocidad y el área de acción aumentan, aunque con menor pendiente, con el aumento del tamaño corporal, mientras que otros como la densidad poblacional y las tasas metabólicas declinan y la pendiente es negativa.

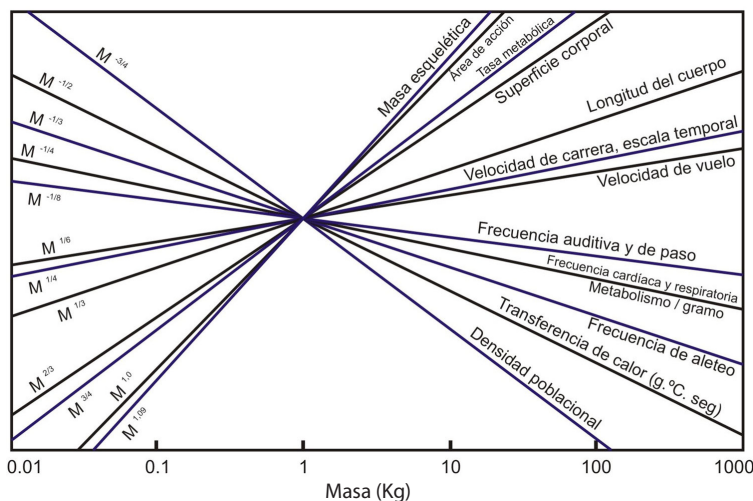


Figura IV.5. Generalizaciones de los cambios alométricos para diversas variables en relación al tamaño corporal, principalmente en mamíferos euterios. Al utilizar una escala doble logarítmica, las curvas de potencia quedan representadas como rectas en las que los exponentes a los que se elevan las masas (lado izquierdo) se corresponden con la pendiente de las mismas. Por ejemplo, la superficie corporal de los animales, al igual que el área de las figuras geométricas, son proporcionales a la masa y al volumen elevado a la potencia de $2/3$. En un gráfico de escala doble logarítmica el exponente $2/3$ es la pendiente de la recta, es decir cuando la masa crece 10^3 unidades la superficie lo hace en 10^2 , o sea mientras la masa crece al cubo la superficie lo hace al cuadrado. Modificado de Calder (1996).

TAMAÑO Y METABOLISMO

La relación alométrica entre la tasa metabólica basal y la masa corporal ha sido uno de los fenómenos biológicos más estudiados. En un principio se pensaba que el efecto del tamaño sobre el metabolismo basal debía estar determinado por el ritmo de pérdida de calor a través del área de superficie del cuerpo, el cual debería ser proporcional a la masa elevada a la potencia de $2/3$. De acuerdo con Brody (1945), los primeros en señalar que el efecto del tamaño sobre el metabolismo podría reflejar procesos geométricos y físicos simples fueron Sarrus y Ramaeux en 1838. Los estudios de Max Rubner en 1883 en perros demostraban que la tasa metabólica en reposo era independiente de la masa cuando se la dividía por el área de superficie. Esta relación era conocida como la ley de superficie del metabolismo de Rubner. Sin embargo, desde la formalización de la relación alométrica realizada por el fisiólogo Max Kleiber (1932) y varios estudios subsecuentes se encontró que la variación interespecífica de la tasa metabólica animal en reposo es proporcional a los $3/4$ de la masa corporal (un poco mayor a los $2/3$). Por cada cuadruplicación de la masa se produce sólo un incremento de casi tres veces el consumo de oxígeno. Luego se observó también que el coeficiente b en lugar de ser múltiplo de $1/3$ lo era en realidad de $1/4$, por ejemplo el ritmo cardíaco, respiratorio, etc. (Peters, 1983; Calder, 1996; Brown y West, 2000).

West *et al.* (1997; 1999a y b) propusieron que los exponentes múltiplos de $1/4$ encontrados en muchos de los rasgos biológicos evaluados respecto a la masa corporal tienen su origen en los diseños fractales de estructuras y función de los sistemas (por ejemplo, las superficies de intercambio del sistema respiratorio), de modo que las leyes de potencias obtenidas empíricamente describen matemáticamente la organización jerárquica y el diseño fractal (dinámica y auto-similitud) a lo largo de un amplio rango de escalas (Brown *et al.*, 2002).

Independientemente del origen mecanístico de los coeficientes alométricos, la relación del ritmo metabólico con el tamaño corporal a la potencia de $3/4$, no está muy lejana de la relación de $2/3$ de la superficie. Si el ritmo de funcionamiento metabólico es más que $3/4$, los animales más grandes que sobrepasaran el óptimo de masa ciertamente se sobrecalentarían, mientras que los mamíferos pequeños serían más susceptibles al frío de lo que son en realidad. Si el ritmo de funcionamiento metabólico fuera más bajo que $2/3$, sucedería lo opuesto.

Tamaño, metabolismo y ecología

En la figura IV.6 (tomada de Woodward *et al.*, 2005) se ilustran algunos ejemplos conocidos sobre el papel del tamaño del cuerpo y el metabolismo en la estructuración de las redes tróficas y otras redes ecológicas. Las tasas de ingestión de los consumidores (gramos de presas ingeridas/tiempo) y producción secundaria (gramos de biomasa producida/tiempo) varían alométricamente con un exponente cercano a $3/4$, de tal manera que la cantidad de alimento requerido por consumidor individual es proporcional a su tasa metabólica y que una fracción constante del metabolismo tiende a ser asignada a la producción. El área de acción de especies animales se prevé que escale a M^1 , lo que ha sido apoyado por observaciones de campo. La abundancia numérica de especies a través de los niveles tróficos se predice que escale como M^{-1} , mientras que escala como $M^{-3/4}$ dentro de los niveles tróficos individuales utilizando una fuente de energía común. La tasa media de recambio de elementos comunes (por ejemplo, carbono u oxígeno) y de algunos nutrientes importantes (por ejemplo, fósforo) escalan como $M^{-1/4}$.

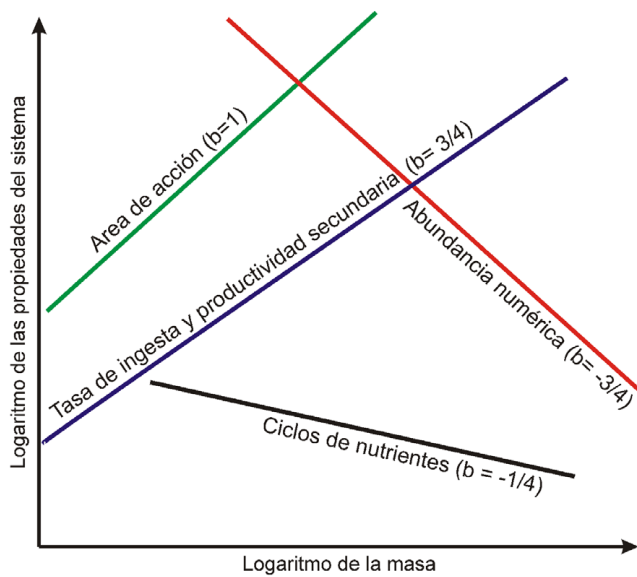


Figura IV.6. Ejemplos de las relaciones alométricas más comunes observadas entre la masa corporal y variables de propiedades de los ecosistemas. Los ejes representan los logaritmos de las variables y b denota el valor de las pendientes. Redibujado de Woodward *et al.* (2005).

En la última década, se ha revalorado la tasa metabólica de los organismos como la tasa biológica fundamental que gobierna la mayoría de los patrones observables en ecología. A esta extensión de la **Ley de Kleiber** se la llama **Teoría Metabólica de la Ecología** (MTE, por su abreviatura del inglés *Metabolic Theory of Ecology*; Brown *et al.*, 2004; Savage *et al.*, 2004) y se basa en una interpretación de las relaciones entre el tamaño del cuerpo, la temperatura corporal y la tasa metabólica para todos los organismos. La principal implicación de la MTE es que la tasa metabólica y la influencia del tamaño corporal y la temperatura en la tasa metabólica, definen las limitaciones fundamentales a los procesos ecológicos. Si esto es cierto desde el nivel individual hasta el nivel de los procesos de los ecosistemas, entonces los atributos de historia de vida, dinámica poblacional y los procesos de los ecosistemas podrían ser explicados por la relación entre la tasa metabólica, el tamaño corporal y la temperatura corporal. De acuerdo con la MTE, a nivel orgánico el metabolismo restringe los patrones de crecimiento, reproducción y muerte: los organismos pequeños, con metabolismos rápidos tienen altas tasas de alimentación, lo que produce crecimiento rápido, acelera la senescencia y promueve una muerte temprana, por lo que la selección natural promueve la reproducción temprana. Esto, a su vez, explica la diversidad de estrategias reproductivas (r y k) como consecuencia de las restricciones metabólicas de los organismos al nivel de poblaciones y comunidades. Al nivel de ecosistemas, la MTE explica la relación entre temperatura y biomasa: la tasa de producción de biomasa promedio es mayor en organismos pequeños que en grandes, lo que a su vez es afectado por la temperatura dada la variación que produce sobre la tasa metabólica.

ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL

El primer paso para la estimación del tamaño corporal es la cuantificación de la forma. Para ello se la debe transformar en variables mensurables y obtener así una matriz de atributos numéricos. Para tal fin pueden ser utilizados diferentes dispositivos: calibres, brazo digitalizador 3D, fotografías digitales, programas como el *ImageJ* (United States National Institutes of Health, public domain), de acuerdo con las necesidades de cada enfoque de estudio y objetivos planteados. La cuantificación de la forma puede entonces enmarcarse en dos grandes áreas: la morfometría clásica y la morfometría geométrica. Históricamente es más común el empleo de la primera en la mayoría de los estudios y la estimación de la masa corporal no es una excepción. Por el contrario, como veremos más adelante, la utilización de herramientas y datos provenientes de la morfometría geométrica es mucho más reciente.

Ya hemos señalado la importancia e influencia del tamaño en casi todos los rasgos de la biología. Los estudios de morfología funcional y biomecánica frecuentemente emplean medidas que deben ser correlacionadas con el tamaño antes

de que las interpretaciones funcionales sean aplicadas a los organismos extintos. Por lo tanto, es una de las primeras caracterizaciones que se debe realizar para comprender los aspectos biológicos de las especies del pasado.

Como vimos anteriormente la masa corporal es una magnitud escalar y se expresa en kg. En cambio el peso es una magnitud vectorial que representa la fuerza con la que es atraído el cuerpo por la gravedad y se expresa en N/m² o su equivalente en kilogramo fuerza. Si bien conceptualmente no lo son, suelen utilizarse indistintamente como sinónimos y, en la práctica, dado que el valor 9,8 N/m² es muy cercano a 10, resulta que peso y masa son virtualmente idénticos. Por lo tanto, a lo largo del texto se hará referencia al valor de masa (magnitud escalar).

El enfoque más usado para la predicción de la masa corporal está basado en regresiones lineales simples o múltiples de distintas partes del cuerpo (Scott, 1983; Anderson *et al.*, 1985; Damuth, 1990; Gingerich, 1990; Janis, 1990; Van Valkenburgh, 1990; Myers, 2001; Egi *et al.*, 2004; Farlow *et al.*, 2005; De Esteban-Trivigno *et al.*, 2008). Utilizando el principio de similitud geométrica, la masa corporal puede ser estimada también mediante modelos físicos a escala en plástico, moldeados por un artista, o generados con programas de computación (por ejemplo, Bargo *et al.*, 2000; Vizcaíno *et al.*, 2011a). Otra forma más reciente proviene de la morfometría geométrica, en la que el indicador de tamaño de una configuración de *landmarks* es el tamaño del centroide, puesto que se ha demostrado que éste sigue el mismo comportamiento que la masa corporal (Hood, 2000).

Modelos físicos a escala

Estos modelos han sido utilizados para estimar la masa corporal en distintos vertebrados extintos como dinosaurios (Alexander, 1985, 1989), gliptodontes (Fariña, 1995; Vizcaíno *et al.*, 2011a) y perezosos terrestres del Pleistoceno (Bargo *et al.*, 2000). Los modelos plásticos se construyen a escalas convenientes a partir de esqueletos originales montados y se deben realizar reconstrucciones de la musculatura y forma del animal (Figura IV.7).

El volumen de los modelos se obtiene luego utilizando el **Principio de Arquímedes**: un objeto sumergido en un fluido experimenta un empuje vertical y hacia arriba igual al peso del fluido desalojado por el objeto (Alexander, 1983; ver Capítulo V, Mecánica de fluidos).

Si consideramos un objeto cuyo peso es W ($masa = W/g$, donde g es la aceleración de la gravedad) y su densidad p (ρ) el cual está inmerso en un fluido de densidad p' , entonces el volumen del objeto será:

$$W/pg$$

Por lo tanto, el volumen del fluido que desplaza es:

$$Wp'/p$$

La fuerza hacia abajo que actúa sobre él es W' y está dada por la ecuación:

$$W' = W - Wp'/p \quad (1)$$

La mayoría de los mamíferos vivientes tienen casi la misma densidad que el agua (1000 kg/m³), por lo que se asume que los mamíferos extinguidos también la poseen y se les asigna este valor de p . Para el cálculo, los modelos a escala se sumergen en agua, por lo tanto p también es igual a 1000 kg/m³. Luego se pesa el volumen de agua desplazado y la masa del modelo obtenida a partir de la ecuación (1) se multiplica por el cubo de las proporciones lineales.

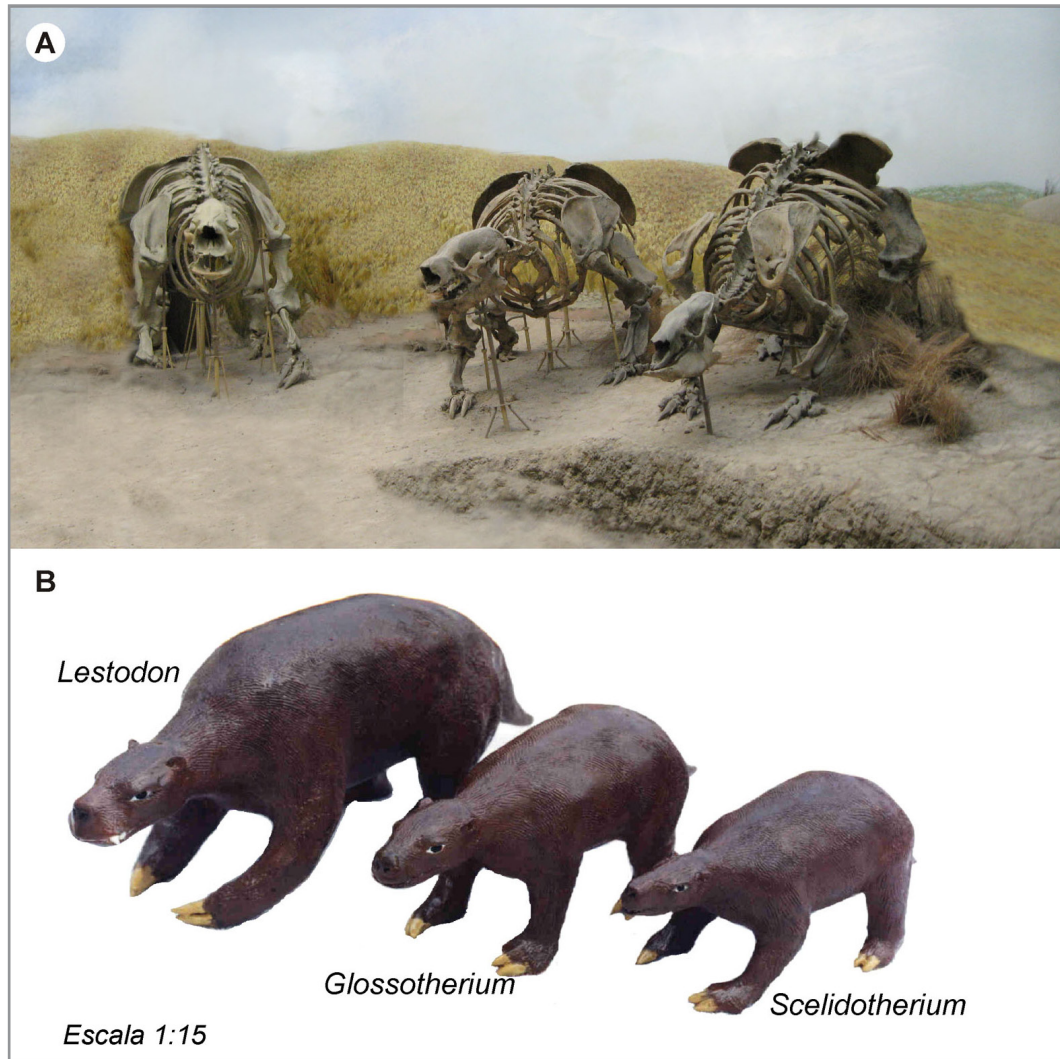


Figura IV.7. Modelos físicos a escala. A, esqueletos de tres perezosos terrestres del Pleistoceno exhibidos en el Museo de La Plata. La masa de *Lestodon* (a la izquierda) sería cercana a las cuatro toneladas, la de *Glossotherium* (centro) de una tonelada y media y la de *Scelidotherium* (derecha) de 850 kg; B, modelos físicos a escala realizados basándose en los esqueletos mencionados en (A) y utilizados por Bargo *et al.* (2000) para estimar la masa corporal.

En el ejemplo de la estimación de masa de los perezosos terrestres, Bargo *et al.*, (2000) utilizaron modelos a escala 1/40, por lo que en ese caso se multiplica por 40^3 . Utilizando una balanza de precisión, el error obtenido en la estimación de la masa fue menor que 0,5 gramos. En consecuencia, el error final al multiplicar por la escala debería ser menor que 32 kg. Debido a que los perezosos terrestres estudiados poseen masas corporales del orden de cientos de kilogramos y hasta toneladas, la fuente de error fue considerada irrelevante.

Modelos matemáticos o geométricos

Las estimaciones de masa corporal pueden realizarse también utilizando modelos matemáticos (geométricos) generados por computadora. Para ello se puede representar la forma de un animal mediante una serie de elementos cilíndricos adosados; la masa de cada segmento es una fracción, independientemente del tamaño, de la masa corporal total (Figura IV.8).

Para la estimación de masa de los perezosos terrestres (Bargo *et al.*, 2000) el procedimiento consistió en estimar los diámetros transversos y dorsoventrales del cuerpo a intervalos regulares (20 cm) a lo largo del esqueleto, desde el hocico hasta la punta de la cola. Cada par de medidas se interpreta como los diámetros mayor y menor de una elipse (por medio de un software específico, PC-MATLAB, 1990). Los márgenes sucesivos de las elipses se unen para lograr el contorno continuo del cuerpo; los miembros se tratan como cilindros y se miden. Sobre la base de este modelo geométrico computarizado se estima la masa, asumiendo una densidad del cuerpo de 1000 kg/m^3 .

Henderson (1999) desarrolló un método matemático computarizado (*3-D mathematical slicing*) para estimar la masa corporal y el centro de masa de animales extintos (método anticipado en una forma más simple por Bramwell y Whitfield, 1974). Mediante un programa de computación (AutoCAD o Canvas) se subdivide un volumen matemático teórico y se desarrollan los cálculos necesarios para sumar los volúmenes de subvolúmenes más pequeños (discos). Con este método numérico se obtiene de manera rápida y sencilla la estimación de la masa y el centro de masa y puede ser aplicado a cualquier organismo con simetría bilateral.

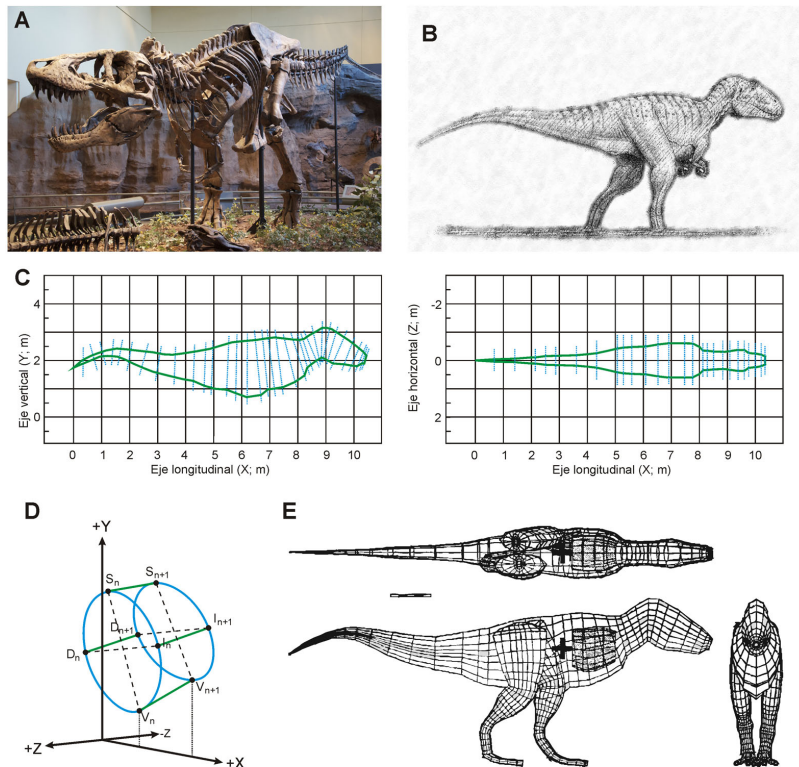


Figura IV.8. Cálculo de la masa y el centro de masa mediante modelos computacionales. A, *Tyrannosaurus rex* (holotipo) exhibido en el Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, EEUU (foto: Scott R. Anselmo bajo licencia Creative Commons 3.0). B, reconstrucción en vida de *Tyrannosaurus rex*; redibujada de Paul (1988). C, perfil lateral y frontal del tiranosaurio basado en la reconstrucción en vida, con cortes transversales (celestes) sobreimpresos en el contorno (verde); combinando los puntos xy con los xz se obtienen elipses en 3D de los cortes transversales (redibujado de Henderson, 1999). D, configuración hipotética de un segmento corporal enésimo (modificado de Henderson, 1999); los extremos están definidos por los cortes transversales n y n+1; S, V, D e I son los puntos superiores, ventrales, derechos e izquierdos (colores como en C). E, vistas dorsal, lateral y anterior de la representación poligonal (malla) del tiranosaurio utilizada para calcular la masa y el centro de masa (modificado de Henderson 1999); se representa también la cavidad pulmonar.

Ecuaciones alométricas

La estimación de la masa corporal a partir de ecuaciones alométricas es el método de uso más común (por ejemplo, Damuth y McFadden, 1990; Fariña *et al.*, 1998; Millien y Bovy, 2010). El principio se basa en utilizar como marco de referencia un conjunto de especies actuales (ya veremos que su elección no resulta un hecho trivial) del cual conocemos la masa corporal y la longitud entre puntos anatómicos homólogos de elementos óseos que estén a su vez disponibles en el fósil. Se utilizan ecuaciones de regresión por mínimos cuadrados ordinarios (bi- o multivariadas) utilizando la masa como variable dependiente y la/las medidas como variables independientes. Los modelos de regresión por mínimos cuadrados son los más adecuados cuando la finalidad es predecir (estimar) el valor que tomaría la variable dependiente dado un determinado valor de la variable independiente (Figura IV.9).

Algunos autores han postulado que a partir de los elementos poscraneanos (por ejemplo, húmero y fémur) se obtienen estimaciones de masa más exactas ya que son los que proveen de soporte al cuerpo del animal (Damuth y MacFadden, 1990), en particular para aquellos casos en los que no se dispone de representantes actuales o si el fósil cae fuera del rango de tamaño de las especies vivientes. Por lo tanto el poscráneo ha sido extensamente utilizado para estimar el tamaño corporal (Alexander *et al.*, 1979; Scott, 1990; Farlow *et al.*, 2005; De Esteban-Trivigno *et al.*, 2008; Toledo *et al.*, 2014). Sin embargo, el registro fósil suele ser fragmentario y/o incompleto; incluso debido a un claro interés sistemático, los restos craneanos y dentarios (particularmente en mamíferos) son recuperados con mayor frecuencia y por lo tanto también son utilizados para realizar estimaciones de masa (por ejemplo Gingerich *et al.*, 1982; Myers, 2001; Mendoza *et al.*, 2006).

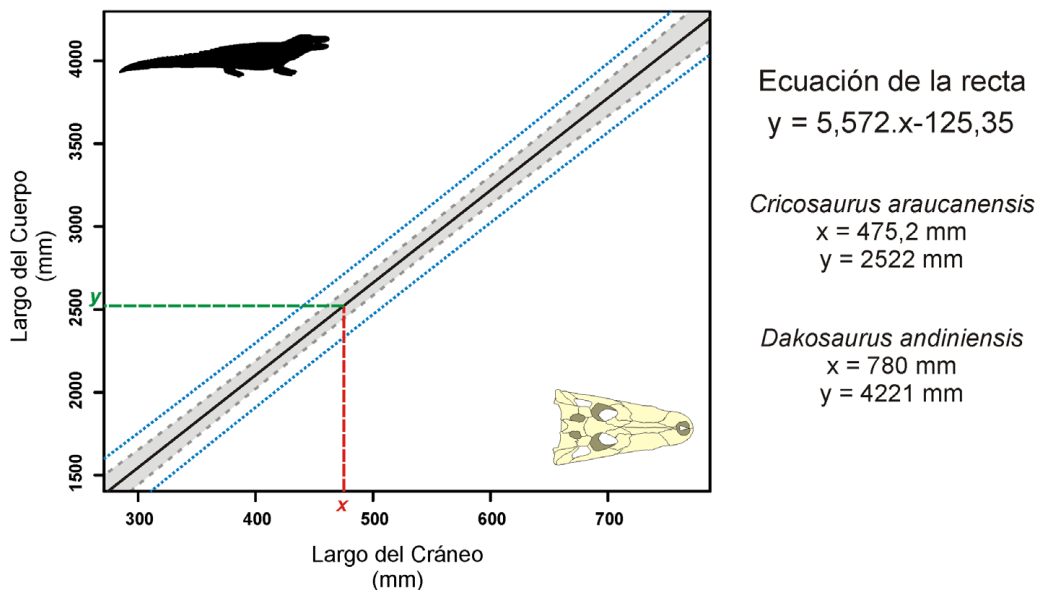


Figura IV.9. Estimaciones del largo corporal de cocodrilos metriorrinquidos de la Cuenca Neuquina a partir de la longitud del cráneo, obtenidas gráficamente a partir de rectas de regresión o analíticamente; modificado de Herrera (2012). Línea negra continua: recta de regresión; línea de puntos y sombreado gris: intervalo de confianza del 95%; línea de puntos azul: intervalo de predicción. Para *Cricosaurus araucanensis* la longitud del cuerpo extrapolado gráficamente a partir de la longitud del cráneo ($x = 475,2 \text{ mm}$, en rojo) sería $y = 2522 \text{ mm}$ (en verde). El mismo valor puede calcularse a partir de la ecuación de la recta. Nota: la autora demostró que la relación entre el logaritmo de ambas variables (longitudes) no difiere de uno (igual dimensionalidad) por lo que construyó la ecuación con las medidas originales y así evitó el sesgo por la retransformación logarítmica (véase texto).

Como se sugirió anteriormente, la cuestión del tamaño ha tenido un auge importante en la década de 1980, lo que llevó a la publicación del volumen editado por Damuth y MacFadden (1990) donde se proveen numerosas ecuaciones bivariadas para estimar la masa corporal, tanto de elementos poscraneanos como de dientes y cráneo, discriminadas por grupo taxonómico. Entre los capítulos del volumen se destacan los de Janis, Scott y los mismos de Damuth y MacFadden para ungulados, los de Van Valkenburgh para carnívoros y los de Jungers y Ruff para primates. De estos trabajos pioneros, se dedujo que no todos los elementos óseos permiten obtener ecuaciones 100% confiables y, por lo tanto, deben seleccionarse aquéllas que no sólo posean un coeficiente de determinación elevado (R^2), sino que también debe considerarse el error predictivo porcentual que nos da una indicación del error medio del valor estimado. También se les ha objetado que las ecuaciones obtenidas de esta forma no contemplan la influencia del legado filogenético en la relación entre las medidas osteológicas y el tamaño corporal. Sin embargo, con el tiempo las ecuaciones alométricas han demostrado ser muy útiles y válidas a pesar de la violación de ciertos supuestos estadísticos.

Independientemente del elemento óseo de partida, el procedimiento para obtener estimaciones de masa mediante ecuaciones alométricas es el mismo. Primero se deben construir las ecuaciones que dan cuenta de la relación empírica existente entre una o más variables con la masa corporal, preferentemente mediante modelos lineales. Para ello hay que disponer de una muy buena muestra de especímenes actuales de masa conocida, filogenéticamente emparentados o que al menos sean buenos análogos. Como alternativa se pueden utilizar ecuaciones publicadas por otros investigadores. La manera más directa es acudir a colecciones osteológicas de los museos de ciencias naturales y tomar las medidas elegidas. Debido a que en estas colecciones es excepcional que los especímenes posean el dato de la masa corporal, también es necesario remitirse a los valores reportados en fuentes bibliográficas (por ejemplo Janis, 1990; Scott, 1990), una metodología frecuentemente utilizada para este tipo de aproximación (por ejemplo, Mendoza y Palmqvist, 2006, 2008; De Esteban-Trivigno *et al.*, 2008, Toledo *et al.*, 2014; Vizcaíno *et al.*, 2006b; 2012b). Se debe tener presente que en la muestra de referencia podrían haber taxones con dimorfismo sexual de tamaño. En ese caso es necesario utilizar la masa para cada sexo, de acuerdo con la disponibilidad de la información registrada en fuentes bibliográficas, o en su defecto promediar los valores y proceder al análisis al nivel de especies (Janis, 1990).

Hasta ahora no hemos tratado el problema de la falta de independencia filogenética de nuestros datos. Hay varios métodos propuestos que contemplan la influencia del legado filogenético; por ejemplo: análisis de regresiones de autovectores filogenéticos (PVR, por su nombre en inglés, *Phylogenetic Eigenvector Regression*; Diniz Filho *et al.*, 1998). Sin embargo, si el grupo extinto en estudio no ha dejado representantes actuales o la relación filogenética entre ellos no es del todo clara (por ejemplo en el caso de los ungulados nativos sudamericanos), estos métodos no son aplicables.

Otra forma de considerar la composición taxonómica de la muestra de referencia, donde es común que diferentes grupos no tengan la misma representación en cantidad de especies, es obtener regresiones ponderadas evitando el sesgo dado por los grupos mejor representados. Para evitar estos sesgos dados por un grupo taxonómico, es deseable incluir una muestra lo más diversa posible y ponderar la contribución de los taxones sub-representados respecto de aquellos mejor representados. La ponderación consiste en igualar la contribución de cada taxón en la ecuación de regresión. Para ello existen varias aproximaciones propuestas por diferentes autores, de las que ejemplificaremos dos (Figura IV.10).

Mendoza *et al.* (2006) propusieron un método sencillo, en el que el valor (ξ) de la variable de ponderación para cada especie perteneciente a una familia dada debe igualar al número medio de especies por familia (número de especies/número de familias) dividido por el número de especies pertenecientes a esa familia. De esta manera, la contribución final de cada familia en el análisis es la misma.

De Esteban-Trivigno *et al.* (2008) presentaron un método un poco más complejo, en el que en una familia que posee un género con cuatro especies y otro con sólo dos, el número total de especies (por ejemplo 6) dividido por el número de géneros en la familia (por ejemplo 2) da el valor teórico de igual número de especies por cada género (3 en este caso). Finalmente, el número real de especies en cada género dividido por el valor teórico (3 para este ejemplo) da el valor (ξ) para cada especie en la variable utilizada para la ponderación.

A. Ejemplo ponderado Mendoza *et al.* (2006)

$$X_i = \frac{n_{\text{(especies)}}/n_{\text{(familias)}}}{n_{\text{(especies en la i-ésima familia)}}$$

Especie	Familia	Var morfométricas				Variable de ponderación (Xi)
		Var.1	Var.2	Var.n	
<i>Antilocapra americana</i>	Antilocapridae	50,0	5,94	1,45	$x_i = (150/13)/1$; $x_i = 11,538$
<i>Giraffa camelopardalis</i>	Giraffidae	$x_i = (150/13)/2$; $x_i = 5,769$
<i>Okapia Johnstoni</i>	Giraffidae	$x_i = (150/13)/2$; $x_i = 5,769$
.....
<i>Catgonus wagneri</i>	Tayassuidae	$x_i = (150/13)/3$; $x_i = 3,846$
<i>Pecari tajacu</i>	Tayassuidae	$x_i = (150/13)/3$; $x_i = 3,846$
<i>Tayassu pecari</i>	Tayassuidae	31,0	5,20	1,56	$x_i = (150/13)/3$; $x_i = 3,846$
n total sp = 150	n total fam = 13					

B. Ejemplo ponderado De Esteban-Trivigno *et al.* (2008)

Fórmulas para géneros

$$n_{\text{(teórico)}} = \frac{n_{\text{(especies)}}}{n_{\text{(géneros)}}} \quad X_i = \frac{n_{\text{(teórico)}}}{n_{\text{(especies en el género)}}$$

Fórmulas para familias

$$n_{\text{(teórico)}} = \frac{n_{\text{(géneros)}}}{n_{\text{(familias)}}} \quad X_i = \frac{n_{\text{(teórico)}}}{n_{\text{(especies en la familia)}}$$

Orden	Familia	Genero	Especie	Var morfométricas				Xi (genero)	Xi (Fam)	Xi(orden)	Xi(Total)	
				Var.1	Var.2	Var.n					
Artiodactyla	Antilocapridae	<i>Antilocapra</i>	<i>A. americana</i>	50,0	5,94	1,45	$x = (1/1)/1$; $x = 1$	$x = (77/10)/1$; $x = 7,7$	$x = (13/2)/134$; $x = 0,0485$	0,3735	
	Subtotal	gen=1	sp=1	$x = (6/3)/3$; $x = 0,66$	$x = (77/10)/6$; $x = 1,283$	$x = (13/2)/134$; $x = 0,0485$	0,0415	
	Camelidae	<i>Lama</i>	<i>L. guanicoe</i>	$x = (6/3)/3$; $x = 0,66$	$x = (77/10)/6$; $x = 1,283$	0,0415
			<i>L. pacos</i>	$x = (6/3)/3$; $x = 0,66$	$x = (77/10)/6$; $x = 1,283$	0,0415
			<i>L. glama</i>	$x = (6/3)/3$; $x = 0,66$	$x = (77/10)/6$; $x = 1,283$	0,0415
			<i>V. vicugna</i>	$x = (6/3)/1$; $x = 2$	$x = (77/10)/6$; $x = 1,283$	0,1245
	Camelidae	<i>Camelus</i>	<i>C. dromedarius</i>	$x = (6/3)/2$; $x = 1$	$x = (77/10)/6$; $x = 1,283$	0,0622
			<i>C. bactrianus</i>	$x = (6/3)/2$; $x = 1$	$x = (77/10)/6$; $x = 1,283$	0,0622
			Subtotal	gen=3	sp=6	suma = 6 (n sp. en fam)	suma = 7,7 (nteor de gen por fam)
	Tayassuidae	<i>Catagonus</i>	<i>C. wagneri</i>	$x = (3/3)/1$; $x = 1$	$x = (77/10)/3$; $x = 2,56$	$x = (13/2)/134$; $x = 0,0485$	0,1245	
Tayassuidae	<i>Pecari</i>	<i>P. tajacu</i>	$x = (3/3)/1$; $x = 1$	$x = (77/10)/3$; $x = 2,56$		
		<i>Tayassu</i>	<i>T. pecari</i>	31,0	5,20	1,56	$x = (3/3)/1$; $x = 1$	$x = (77/10)/3$; $x = 2,56$	
Subtotal	gen=3	sp=3	suma = 3 (n sp. en fam)		
Subtotal Art.	fam=10	gen=77	sp=134	suma = 6,5 (nteor de fam por orden)		
Perissodactyla	Tapiridae	<i>Tapirus</i>	<i>T. bardii</i>	275	6,77	2,37	$x = (4/1)/4$; $x = 1$	$x = (6/3)/4$; $x = 0,5$	$x = (13/2)/17$; $x = 0,382$	0,1912	
			<i>T. indicus</i>	
			<i>T. pinchaque</i>	
			<i>T. terrestris</i>	
	Subtotal	gen=1	sp=4	suma = 3 (n sp. en fam)	0,1912	
	Rhinocerotidae	<i>Ceratotherium</i>	<i>C. simum</i>	$x = (5/4)/1$; $x = 1,25$	$x = (6/3)/5$; $x = 0,4$	$x = (13/2)/17$; $x = 0,382$	0,1912	
Subtotal	gen=4	sp=5			
Equidae	<i>Equus</i>	<i>E. zebra</i>	281	7,83	2,49	$x = (8/1)/8$; $x = 1$	$x = (6/3)/8$; $x = 0,25$	$x = (13/2)/17$; $x = 0,382$	0,0956		
Subtotal	gen=1	sp=8	suma = 8 (n sp. en fam)	suma = 2 (nteor de gen por fam)		
Subtotal Per.	fam=3	gen=6	sp=17	suma = 6,5 (nteor de fam por orden)		
Global	Ordenes =2	fam=13	gen=83	sp=151		

Figura IV.10. A, fórmula de ponderación y ejemplo de tabla (parcial) de una muestra compuesta por 150 especies de ungulados distribuidas en 13 familias y dos órdenes; tomados de Mendoza *et al.* (2006). El valor Xi se calcula para cada familia y se asigna como una nueva variable (variable de ponderación) a cada especie perteneciente a esa familia. El valor $n_{\text{(especie)}}$ y $n_{\text{(familia)}}$ corresponde al número total de especies y familias representadas en la muestra. Cada familia aporta lo mismo a la regresión (11,538). B, fórmula de ponderación y ejemplo de tabla según De Esteban-Trivigno *et al.* (2008) para una muestra compuesta por 151 especies distribuidas 83 géneros, 13 familias y dos órdenes. Se calcula un subvalor de ponderación Xi a diferentes jerarquías taxonómicas (género, familias, órdenes) para lo cual se calcula un $n_{\text{(especies)}}$ teórico que representa el valor promedio. El valor $n_{\text{(especies)}}$ (verde) y $n_{\text{(géneros)}}$ (celeste) corresponde al número total de especies y géneros representadas en una familia dada en la muestra cuando se calcula el $X_i(\text{género})$. Para el $X_i(\text{familia})$ el valor $n_{\text{(géneros)}}$ (naranja) y $n_{\text{(familias)}}$ (magenta) corresponde al número total de géneros y familias representadas en un orden determinado en la muestra. Luego estos Xi se multiplican entre sí para obtener una variable de ponderación (Xi total, última columna) que se utiliza para contemplar el sesgo producido por la sobrerepresentación de taxones en las jerarquías taxonómicas contempladas.

Puesto que la masa es una magnitud que crece al cubo mientras que las longitudes entre puntos anatómicos lo hacen linealmente, las variables deben ser transformadas a logaritmos (base 10 o naturales) para transformar la relación de una fórmula de potencia,

$$mc = a \text{ var}^b$$

donde mc es la masa corporal y var una longitud cualquiera (medida entre dos puntos anatómicos). En una fórmula lineal,

$$\log(mc) = \log(a) + b \log(var)$$

donde $\log(a)$ es la ordenada al origen y b la pendiente (Figura IV.11). Esta transformación permite también corregir la heterocedasticidad de los datos (*i.e.*, las diferencias en la dispersión de los datos -varianza- entre los datos de diferentes órdenes de magnitud; Figura IV.12A), en oposición a la homocedasticidad (*i.e.*, homogeneidad en la dispersión alrededor de la media en las regresiones lineales; Figura IV.12B). Como puede observarse, para realizar la estimación se debe tomar el valor de la medida del elemento fósil e introducirlo en la fórmula para obtener el logaritmo de la masa. Varios autores (por ejemplo Smith, 1993), han señalado que aplicar el anti-logaritmo para obtener el valor de masa en kg conduce a una distorsión del valor obtenido debido al tipo de distribución de la función logarítmica. Cassini *et al.* (2012a) propusieron la utilización de regresiones no paramétricas por cuantiles, las que adolecen del problema de dimensionalidad causada por la transformación logarítmica y que trataremos más adelante.

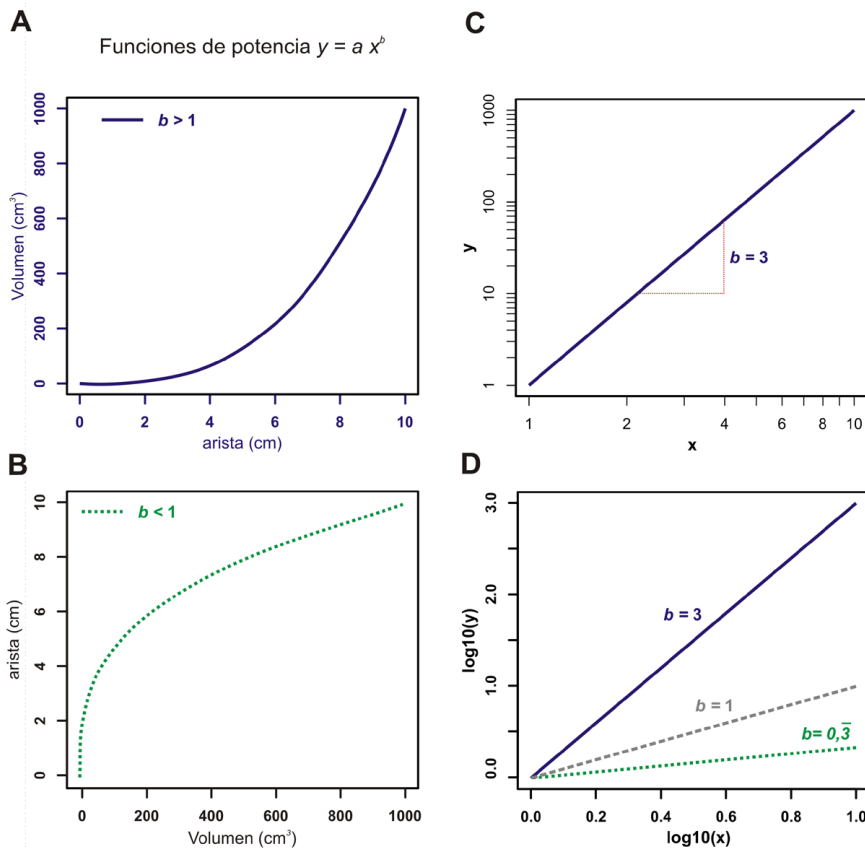


Figura IV.11. Relación de potencia y doble logarítmica. A y B, representación gráfica de una ecuación de potencia del tipo $y=ax^b$. En A (línea continua azul) el exponente b es mayor a 1, resultante de una variable en x que crece de forma lineal (una longitud) y otra en y que lo hace al cubo (un volumen); o sea $b=3/1$ ($b=3$). En B (línea de puntos verde) el exponente b es menor a 1, resultante de una variable en x que crece al cubo (volumen) y otra en y que lo hace de forma lineal (longitud); o sea $b=1/3$ ($b=0,3$). C, representación lineal de la ecuación $y=ax^3$ (línea azul continua) en escala doble logarítmica. En este caso, la tasa de crecimiento de y respecto a x es igual al exponente b ($b = 3$). D, gráfica en escala normal resultante de aplicar el logaritmo a ambas variables. Se representan tres ejemplos de los valores que puede tomar b ; en línea continua azul cuando $b>1$ ($b=3$), en línea discontinua gris cuando $b=1$ y en línea de puntos verde cuando $b>1$ ($b=1/3$). Los tres casos corresponden a las pendientes isométricas esperadas para la relación entre una variable lineal y una cúbica, dos variables lineales y una variable cúbica y otra lineal respectivamente.

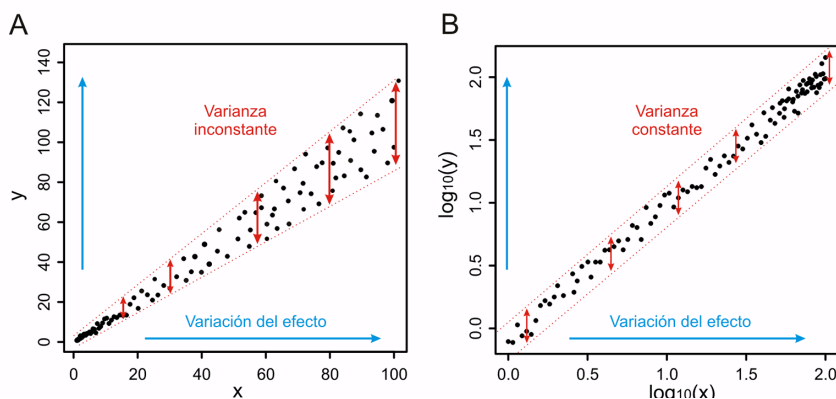


Figura IV.12 Heteroedasticidad y homocedasticidad. A, heteroedasticidad, la dispersión de los datos (varianza) aumenta con el incremento de los valores de las variables (x e y; efecto); B, homocedasticidad, al transformar los datos al logaritmo (decimal en este caso, pero puede utilizarse cualquier base) se obtiene una homogeneización de la dispersión de los datos (varianza constante).

Para el caso de las regresiones paramétricas se han señalado varios índices o factores de corrección que deben obtenerse para cada ecuación y con los cuales multiplicaremos el valor de masa re-transformado. El utilizado con más frecuencia es el de Snowdon (2001), quien propone corregir el valor obtenido con el estimador de proporción o “*Ratio Estimator*” (RE). Para restaurar la dimensión simplemente se procede a multiplicar el valor de la predicción por el RE correspondiente a cada ecuación. Valores como el R^2 , el RE y el EP% nos darán una indicación de la bondad y utilidad de las ecuaciones obtenidas para realizar las estimaciones.

En suma, las ecuaciones alométricas constituyen uno de los métodos más antiguos y a la vez más utilizados en la actualidad para la estimación de masas. La elección del grupo de referencia (o de ecuaciones previamente publicadas) dependerá de las variables que podamos tomar en el fósil de interés, si disponemos de formas actuales filogenéticamente emparentadas, etc., pudiendo partir de modelos tan simples como aquéllos que involucran una sola variable, pasando por modelos multivariados, o resumiendo la información en una única variable (tamaño del centroide) a partir de datos morfogeométricos y refinando los modelos de predicción tanto como sea posible.

EJEMPLOS DE ESTIMACIONES DE TAMAÑO CORPORAL CON DIFERENTES MÉTODOS EN MAMÍFEROS FÓSILES ENDÉMICOS SUDAMERICANOS

Estimación de tamaño corporal en xenartros

Fariña *et al.* (1998) estimaron la masa corporal de trece especies de megamamíferos de Edad Lujanense (Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano) (siete xenartros, un notoungulado, un litopterna, un perisodáctilo, un proboscídeo y dos carnívoros). Estos taxones cuentan con restos muy completos, tanto de cráneo como poscráneo, ofreciendo la posibilidad de evaluar la confiabilidad de las estimaciones obtenidas de los distintos elementos. En el caso de los xenartros, gliptodontes y perezosos terrestres, la diversidad de formas del Lujanense dista mucho de la diversidad actual, por lo que no se dispone de ecuaciones basadas en el mismo grupo filogenético que contemplen tanto el rango de tamaño como la similitud morfológica. Se utilizaron ecuaciones bivariadas tomadas de la literatura y definidas para medidas de cráneo, dientes y poscráneo (Tabla IV.1). Los autores concluyeron que las medidas dentarias no fueron apropiadas para estimar la masa de los xenartros, debido a que las homologías de los dientes no son claras y porque muchos de ellos tienen la dentición reducida y son homodontes, conduciendo a subestimaciones. Algunas medidas de los miembros, en cambio, arrojaron sobreestimaciones ridículas por lo que debieron ser descartadas. Por ejemplo, la estimación obtenida a partir del diámetro transversal del fémur, que es inusualmente ancho, dio un valor cercano a las 98 toneladas para el perezoso terrestre gigante *Megatherium*, cuyo esqueleto sugiere un tamaño similar al de un elefante africano (alrededor de cinco toneladas). En síntesis, los valores de masa corporal obtenidos parecen depender bastante de la medida elegida y las

distancias morfológicas entre los taxones problema y aquellos tomados como marco de referencia. Como conclusión, encontraron que la media aritmética de todas las ecuaciones utilizadas brindaban estimadores confiables.

	Ecuación	<i>Megatherium americanum</i>	<i>Glyptodon reticulatus</i>
Largo del húmero (H1)	$\text{Log mass} = 3.4026 * \log H1 - 2.3707$	6279 kg	658 kg
Largo del fémur (F1)	$\text{Log mass} = 3.4855 * \log F1 - 2.9112$	2169 kg	558 kg
Diámetro transversal del fémur (F6)	$\text{Log mass} = 2.821 * \log F6 + 0.9062$	97417 kg	6982 kg
Largo del 3er molar inferior (TLML)	$\text{Log mass} = \log TLML * 3.183 + 0.801$	1095 kg	-
Largo del 7mo molar inferior (7LML)	$\text{Log mass} = \log 7LML * 3.201 + 1.13$	-	253 kg
Total de ecuaciones calculadas		44	43
Valor máximo		97417 kg	7005 kg
Valor mínimo		524 kg	31 kg
Media aritmética		6073 kg	862.3 kg

Tabla IV.1 Ejemplos de estimaciones de tamaño corporal en algunos xenartros del Pleistoceno, basadas en ecuaciones bivariadas definidas para medidas de cráneo, dientes y poscráneo de mamíferos actuales, excluyendo xenartros, tomados de Fariña *et al.* (1998). Algunas producen sobre- y subestimaciones muy evidentes. Ecuaciones con medidas de húmero (H1) y fémur (F1 y F6) según Scott (1990); ecuaciones con medidas de dientes según Janis (1990).

De Esteban-Trivigno *et al.* (2008) desarrollaron una serie de ecuaciones de estimación de masa corporal multivariadas, con el propósito específico de aplicarlas a xenartros extinguidos. Para ello obtuvieron ecuaciones multivariadas sobre una extensa muestra de mamíferos cuadrúpedos actuales. Para evitar el sesgo taxonómico procuraron utilizar la mayor diversidad posible en la muestra de referencia (xenartros, artiodáctilos, perisodáctilos, roedores, carnívoros, etc.) y realizaron una ponderación para que cada taxón contribuyera igualmente a la ecuación utilizando el procedimiento antes descrito. Estas ecuaciones involucran variables lineales tradicionales fáciles de obtener (largos totales, anchos de las diáfisis, etc.) y cada una combina medidas de diferentes elementos poscraneales. Además de reportar los estadísticos usuales (R^2 , p) también proveen el EP%, permitiendo evaluar cuán robusta y fiable es la ecuación de predicción. De esta manera, encontraron que las ecuaciones con las medidas combinadas de escápula, húmero, ulna y fémur fueron las más confiables (Tabla IV.2) y obtuvieron valores de masa para un gliptodonte del Mioceno de Santa Cruz (*Propalaeophlorus australis* de 81 kg) y de algunos perezosos gigantes del Pleistoceno (*Scelidotherium* 580 kg y *Lestodon* 3600 kg). Sin embargo, estas ecuaciones requieren tener las medidas de todos los elementos involucrados en la ecuación. Como no es usual en paleontología disponer de especímenes tan completos, la aplicación de estas ecuaciones se ve muy limitada.

Función predictiva	R² ajustado	RE	% PE medio (LOOCV)
$0,457U2 + 0,836R2 + 0,969F4 + 1,04H1 - 0,515U1 - 6,259$	0,995	1,0374	13,0
$1,037T3 + 0,688H7 + 1,138F5 - 5,938$	0,990	1,0539	15,5
$1,473F4 + 1,098S1 + 0,250H5 - 6,836$	0,993	1,0354	14,4
$1,320R2 + 0,521F7 + 1,632H1 + 0,634R1 - 7,458$	0,993	1,0298	16,1
$0,988S1 - 0,883R1 + 1,062F1 + 1,232H2 + 0,495H4 - 8,472$	0,993	1,0042	14,7

Tabla IV.2. Ecuaciones seleccionadas y aplicadas por De Esteban-Trivigno *et al.* (2008) para estimar las masas de especies extinguidas de xenartros. RE: factor de corrección (Ratio estimator). Las ecuaciones son de la forma $\ln(\text{masa en kg}) = \sum_i b_i (\ln X_i) + a_i$, donde \ln es el logaritmo en base e (neperiano), \sum es la sumatoria, X_i representa a la i -ésima variable morfológica (en mm), b_i la pendiente y a_i es el término constante (ordenada al origen).

Toledo *et al.* (2014) obtuvieron ecuaciones multivariadas utilizando una muestra taxonómicamente más amplia de mamíferos terrestres con diferentes grados de arborealidad o hábitos cavadores (xenartros, pangolines, carnívoros, primates). El objetivo fue obtener ecuaciones para estimar la masa corporal de perezosos santacrucenses (Mioceno) para los que se hipotetizaron hábitos arborícolas y semiarborícolas (Capítulo VI). Dado que la mayoría de los ejemplares no poseen todos los elementos poscraneos, los autores obtuvieron ecuaciones para cada elemento del poscráneo por separado (escápula, húmero, radio, ulna, pelvis, fémur, tibia, fibula, astrágalo y calcáneo) (Tabla IV.3).

Elemento	R2	R2 ajustado	F(df)	p-F	RE	%PE
Escápula	0,916	0,908	125,048 (2,23)	4,39E-13	1,018	13,963
Húmero	0,970	0,963	130,357 (5,20)	1,49E-14	0,979	9,263
Ulna	0,880	0,875	175,608 (1,24)	1,56E-12	1,213	21,167
Radio	0,862	0,849	71,548 (2,23)	1,34E-10	1,031	41,363
Pelvis	0,836	0,821	58,448 (2,23)	9,62E-10	1,301	18,663
Fémur	0,968	0,955	77,674 (7,18)	3,76E-12	1,055	7,833
Tibia-fibula	0,934	0,917	56,428 (5,20)	4,17E-11	1,126	13,598
Astrágalo	0,862	0,850	72,080 (2,23)	1,24E-10	1,034	18,419
Calcáneo	0,802	0,794	97,417 (1,24)	6,34E-10	1,270	47,838

Tabla IV.3. Estadísticos para cada ecuación predictiva. R2, coeficiente de determinación; R2 ajustado; coeficiente de determinación ajustado por el número de términos explicativos en el modelo; F, valor del Test de Fischer para dependencia nula y grados de libertad asociados (df); p-F, probabilidad del F-test; RE, "Ratio Estimator" es el coeficiente de corrección de la transformación logarítmica; %PE, Porcentaje de Error de Predicción de la estimación.

Los autores realizaron la ponderación propuesta por Mendoza *et al.* (2006). Antes de obtener las ecuaciones probaron la influencia del legado filogenético mediante análisis de transformación ortonormal de la varianza.

Para obtener las ecuaciones realizaron un análisis del modelo paso a paso (*stepwise analysis*) empleando el criterio de Akaike (AIC), con el fin de obtener ecuaciones de regresión cuyos valores globales de redundancia fueran los más bajos posibles. *A posteriori* se pueden utilizar el Índice de Inflación de la Varianza, los estimadores de poder predictivo EP% y los cocientes de retransformación logarítmica. De los elementos utilizados, las ecuaciones para el húmero, fémur y tibia-fibula resultaron tener el menor EP% y arrojaron estimaciones con menor desvío (Tabla IV.3). En la Tabla IV.4 se presentan los resultados promediados de las ecuaciones de estimación de tamaño corporal para los géneros de perezosos de la Formación Santa Cruz.

Familia	Género	Media de la masa corporal (kg)
Megalonychidae	<i>Eucholoeops</i>	59,52
Megatherioidea	<i>Hapalops</i>	43,266
Megatheriidae	<i>Prepotherium</i>	107,793
Megatheriidae	<i>Analcimorphus</i>	64,395
Megatheriidae	<i>Schismotherium</i>	37,992
Mylodontidae	<i>Analcitherium</i>	88,226
Mylodontidae	<i>Nematherium</i>	89,329

Tabla IV.4. Masas corporales promediadas de los perezosos santacruceses estimadas a partir de ecuaciones multivariadas obtenidas para los elementos del poscráneo, según Toledo *et al.*, 2014.

Estimación de tamaño corporal en ungulados nativos

Los restos más comunes en la fauna de ungulados nativos son dientes aislados o mandíbulas parciales. No es llamativo que los paleontólogos acudan a las variables dentarias y las respectivas ecuaciones proporcionadas por Damuth y MacFadden (1990), como por ejemplo en los trabajos de Fariña *et al.* (1998); Croft (2000); Reguero *et al.* (2010); Villafañe *et al.* (2006). Fariña *et al.* (1998) estimaron la masa corporal de *Toxodon* y *Macrauchenia* (Notoungulata y Litopterna respectivamente), los representantes más modernos de linajes de ungulados nativos sudamericanos que no dejaron descendientes actuales. Utilizaron ecuaciones previamente publicadas a partir de medidas del cráneo, dientes y miembros de ungulados artiodáctilos y perisodáctilos (Anderson *et al.*, 1985; Janis, 1990; Scott, 1990). En caso de disponer de restos más completos, autores como Cassini *et al.* (2012b) acudieron a varias ecuaciones bivariadas del trabajo de Janis (1990) y multivariadas de Mendoza *et al.* (2006) (Tabla IV.5). Ellos siguieron la propuesta de Christiansen y Harris (2005) para obtener una media ponderada por el EP% de cada ecuación de modo que los valores obtenidos a partir de ecuaciones con errores predictivos altos contribuyan en menor medida al valor de masa final reportado para el espécimen. Por lo demás la problemática no difiere de lo descrito para los xenartros.

Familia	Especie	Janis (1990)		Mendoza <i>et al.</i> (2006)		Promedio de las masas (kg)
		media	d.e.	media	d.e.	
Astrapotheriidae	<i>Astrapotherium magnum</i>	933,74	357,10	908,90	223,07	921,32
Macraucheniidae	<i>Theosodon gracilis</i>	112,44	60,09	130,66	83,20	121,55
Proterotheriidae	<i>Diadiaphorus majusculus</i>	72,03	14,85	92,08	22,28	82,05
	<i>Tetramerorhinus cingulatum</i>	33,09	4,87	50,34		41,71
	<i>Thoatherium minusculum</i>	20,55	4,75	27,84	1,09	24,20
Homalodotheriidae	<i>Homalodotherium sp</i>	405,08				405,08
Toxodontidae	<i>Adinotherium ovinum</i>	100,29	9,18			100,29
	<i>Nesodon imbricatus</i>	644,85	203,26	630,17	112,09	637,51
Interatheriidae	<i>Interatherium robustum</i>	1,80	0,45	2,96	0,58	2,38
	<i>Protypotherium australe</i>	5,12	0,45	10,35	1,24	7,73
Hegetotheriidae	<i>Hegetotherium mirabile</i>	7,20	2,66	8,21	1,78	7,71
	<i>Pachyrukhos moyani</i>	1,62	0,16	2,64	0,23	2,13

Tabla IV.5. Ejemplos de las masas corporales obtenidas para algunos ungulados nativos santacruceses basados en las ecuaciones de Janis (1990) y Mendoza *et al.* (2006). Modificado de Cassini *et al.* (2012b). *d.e.*, desvío estándar

Estimación de tamaño corporal a partir del tamaño del centroide: ungulados y marsupiales esparasodontes

Esta metodología también se basa en la obtención de ecuaciones alométricas, pero en lugar de utilizar ecuaciones multivariadas partiendo de varias medidas, se utilizan *landmarks* (ya sea en dos o tres dimensiones) y herramientas propias de la morfometría geométrica. En este campo la forma (*form*) del objeto bajo estudio, se descompone en tamaño (*size*) y figura (*shape*) (Figura IV.13).

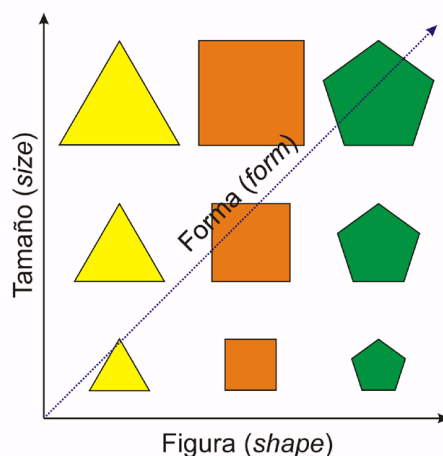


Figura IV.13. Cambios en la forma (*form*) como resultado de cambios en el tamaño (*size*) y en la figura (*shape*).

A diferencia de lo que sucede en la morfometría clásica, en la que el tamaño se define de acuerdo con el tipo de análisis, en morfometría geométrica el indicador de tamaño de una configuración de *landmarks* es el tamaño del centroide (*tc*) (Kendall, 1984; Bookstein, 1986; Goodall, 1991; Dryden y Mardia 1998). El tamaño del centroide es una función del tamaño que cumple con la siguiente propiedad:

$$g(aM) = ag(M)$$

donde *a* es una magnitud escalar positiva y **M** es la matriz de configuración de *landmarks*. El tamaño del centroide de una configuración de *landmarks* se define como la raíz cuadrada de la suma de cuadrados de las distancias de cada *landmark* al centroide de la configuración

$$tc = \sqrt{\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^k (M_{ij} - M_j)^2}$$

donde *M* es la matriz de configuración de *landmarks* para cada espécimen, de *p* filas (número de *landmarks*) y *k* columnas (número de dimensiones).

El *tc* es utilizado en morfología geométrica porque en ausencia de alometría no se correlaciona con ninguna variable de figura (Bookstein, 1986; Cressie, 1986; Kendall, 1986). Hood (2000) evaluó el potencial del uso del tamaño del centroide en estudios de dimorfismo sexual del tamaño en la rata almizclera *Ondatra zibethicus* (Rodentia, Muridae) y de ocho especies de murciélagos (Chiroptera, Pteropodidae). Este autor concluyó que el tamaño del centroide es una medida geométrica del tamaño que sigue el mismo comportamiento que la masa corporal, de modo que es un excelente indicador de masa corporal (Figura IV.14).

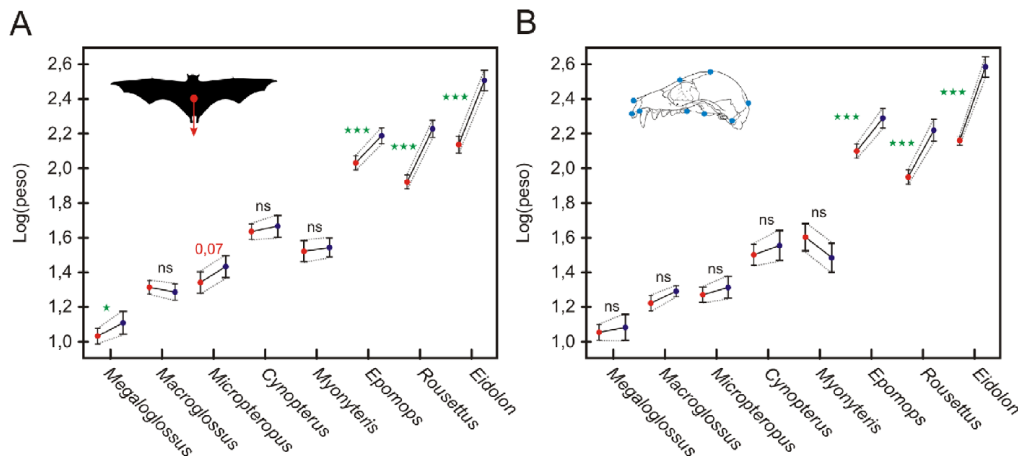


Figura IV.14. Gráficos de masa corporal y tamaño del centroide ilustrando el dimorfismo sexual de tamaño en murciélagos pteropódidos. Para cada especie, los datos de los machos se ubican a la derecha (puntos azules) y los de las hembras a la izquierda (puntos rojos). Las estrellas indican que el dimorfismo sexual fue estadísticamente significativo en las pruebas de ANOVA (valor de $p < 0.0001$). A, masa corporal; B, tamaño del centroide sobre la configuración de *landmarks*. Modificado de Hood (2000).

En el caso de los ungulados santacruceses, de los que no se disponen representantes actuales, Cassini *et al.* (2012a) utilizaron una muestra de referencia constituida por representantes actuales de todas las familias (y subfamilias) de los órdenes Hyracoidea (damanes), Artiodactyla (cerdos, camélidos, antílopes, etc.) y Perissodactyla (caballos, tapires y rinocerontes), con un total de 155 especies con valores de masa publicados. Las regresiones se obtuvieron mediante Mínimos Cuadrados Ordinarios (MCO) y regresión por cuantiles, calculando el cuantil superior (Qsup) e inferior (Qinf) utilizando el logaritmo decimal del tamaño del centroide de una configuración de *landmarks* en 3D (36 para cráneo y 14 para mandíbula) vs el logaritmo decimal de la masa corporal (Figura IV.15). La regresión por cuantiles es un método no paramétrico que no requiere de los supuestos de normalidad y homocedasticidad de la regresión por MCO.

Estos autores compararon el EP% de las ecuaciones obtenidas considerando el dimorfismo sexual, la media por especie y los dos ejemplos de ponderación antes mencionados y obtuvieron ecuaciones con EP% cercanos al 6%, lo cual las ubica cerca de las obtenidas para poscráneo. Concluyeron que la ecuación obtenida por el cuantil superior les brindaba un estimador que podría interpretarse como el máximo teórico para un tamaño de centroide dado, dentro del contexto de la muestra de referencia utilizada.

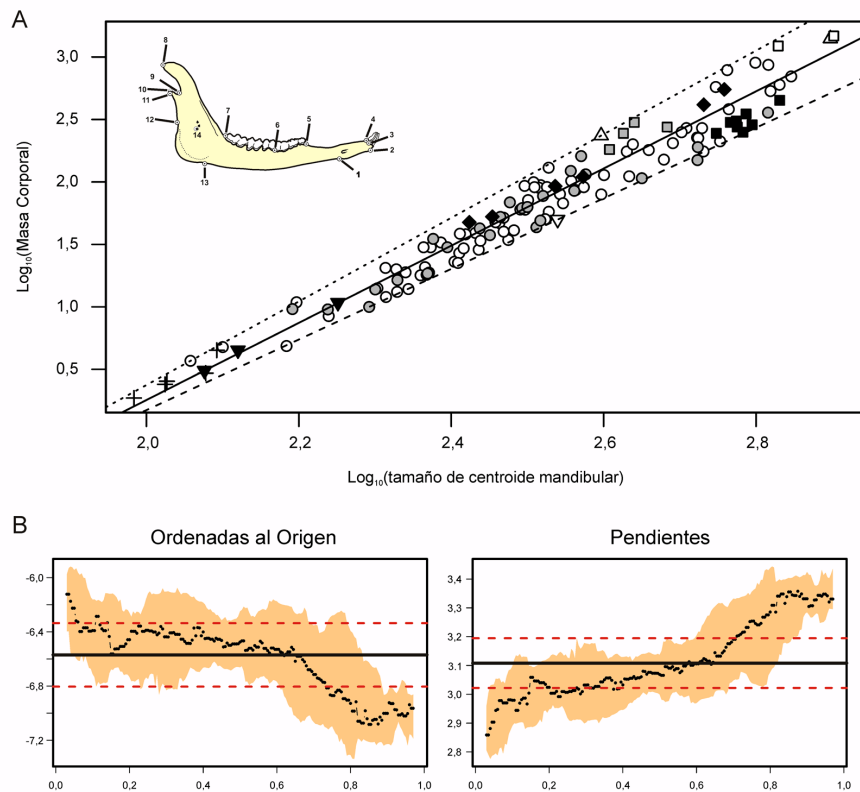


Figura IV.15. Estimación de la masa corporal mediante el tamaño del centroide de una configuración de *landmarks*. Modificado de Cassini *et al.* (2012a). A, regresión del tamaño del centroide mandibular y dispersión de las especies. Símbolos: cruces, Hyracoidea; cuadrados, Perissodactyla (negros Equidae; grises Tapiridae; blancos Rhinocerotidae); triángulos blancos Hippopotamidae; triángulos negros, Suina; triángulos invertidos negros, Tragulidae; triángulos invertidos blancos, Antilocapridae; rombos negros, Camelidae; círculos Bovidae; discos grises, Cervidae; línea continua recta de regresión por mínimos cuadrados ordinarios (MCO); líneas discontinuas - regresión no-paramétrica del cuantil inferior; línea de puntos regresión no-paramétrica del cuantil superior. B, ordenadas al origen y pendientes (valores en eje y) para regresión por MCO representada por la línea negra continua horizontal y las líneas discontinuas rojas indicando el intervalo de confianza del 95%. Sobre el eje x se indica el cuantil, los puntos indican el valor para la ordenada y pendiente de la regresión por cuantiles y la zona sombreada naranja el intervalo de confianza para dichos parámetros.

Ercoli y Prevosti (2011) también utilizaron el tamaño del centroide de las epífisis de los huesos largos (húmero, ulna y tibia), en dos dimensiones, para estimar la masa de marsupiales esparasodontos. En este caso se disponía de información de las relaciones filogenéticas por lo que los autores emplearon análisis de regresiones de autovectores filogenéticos (PVR) corrigiendo por la señal filogenética las ecuaciones predictivas obtenidas. De este modo, lograron mejorar el %PE de las ecuaciones a aproximadamente un 17% (Figura IV.16).

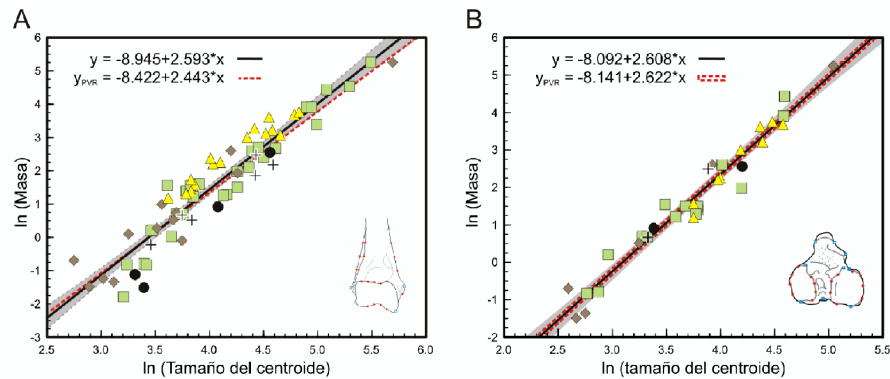


Figura IV.16. Gráficos bivariados y líneas de regresión obtenidas previamente (recta negra) y posteriormente (línea discontinua roja) al ajuste filogenético entre el tamaño del centroide y la masa corporal de 71 especies de marsupiales y placentarios depredadores (una familia de Didelphiomorpha, tres de Dasyuomorpha y nueve de Carnivora), transformadas por el logaritmo natural para las configuraciones de landmarks y las ecuaciones correspondientes. A, húmero y B, tibia. Los símbolos indican los grupos de hábito locomotor: cruz, semifosoriales; triángulos amarillos, cursoriales; rombos marrones, terrestres; cuadrados verdes, trepadores; círculos negros, arborícolas. Para el húmero ambas rectas difieren, mientras que para la tibia son casi iguales. Modificado de Ercoli y Prevosti (2011).

OTROS CONCEPTOS ASOCIADOS A LA BIOLOGÍA DEL TAMAÑO

Estimación del centro de masa

Si pensamos en el movimiento de un organismo en su totalidad, en lugar del movimiento por separado de sus partes, debemos considerar que la masa del animal está concentrada en un único punto, llamado **centro de masa**. El centro de masa es el punto en el cual un animal está balanceado. A medida que un animal en movimiento cambia la configuración de sus partes, la posición del centro de masa cambia de un instante al siguiente. La posición del centro de masa de un animal nos permite saber de qué manera está distribuida la masa, lo que tiene importantes implicancias tanto en situaciones de equilibrio estables (por ejemplo pararse en dos patas) o inestables (caminar, correr o volar).

Para resolver o considerar problemas mecánicos es conveniente primero ubicar el centro de masa de un organismo y para ello se puede utilizar un método sencillo. Cuando un cuerpo está suspendido por una cuerda existen dos fuerzas que actúan sobre él: una fuerza hacia arriba debida a la tensión en la cuerda y una hacia abajo que corresponde al peso del cuerpo. El equilibrio del cuerpo se logra sólo cuando las dos fuerzas actúan en direcciones opuestas a lo largo de la misma línea. La fuerza hacia arriba actúa a lo largo de la línea de la cuerda. El peso actúa a través del centro de masa. En consecuencia el cuerpo suspendido estará en posición de reposo cuando el centro de masa esté en línea con la cuerda.

Para determinar el centro de masa se pueden utilizar modelos a escala de acuerdo con lo descrito por Alexander (1983, 1985). Se suspende el modelo desde un punto en el plano sagital (por ejemplo la cabeza o la cola); el centro de masa pasa por la línea AB (Figura IV.17). Luego se suspende desde la parte media de su dorso y el centro de masa pasará ahora por la línea CD. Si se extienden las dos líneas hasta que se crucen el centro de masa real estará en la intersección de AB y CD.

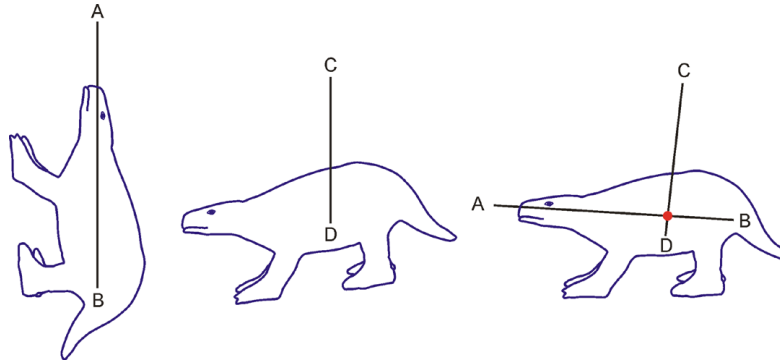


Figura IV.17. Estimación del centro de masa mediante el uso de modelos a escala, según el procedimiento descrito en el texto.

Alexander (1983) consideró el efecto de los pulmones en la ubicación del centro de masa. Los pulmones determinan una zona con densidad más baja que el resto del cuerpo y que tiene un efecto pequeño, pero mensurable, en la ubicación del centro de masa. Hoy en día, el centro de masa puede calcularse a partir de modelos tridimensionales hechos en programas de modelado (Autocad, Rhino3D, 3Dstudio).

En la posición estática representada por los modelos, el centro de masa de los perezosos se ubica a la altura del abdomen, casi por encima de los miembros posteriores. Esto significa que cuando el animal estaba parado en forma cuadrúpeda el 60 a 70 % de su peso estaba soportado por los miembros posteriores y el 30 a 40 % por los anteriores. La misma distribución de la masa fue obtenida para el perezoso gigante *Megatherium* (Casinos, 1996) y en los gliptodontes (Fariña, 1995). Esta distribución de la masa observada en estos xenartros gigantes es justamente la inversa de lo que ocurre en los grandes mamíferos actuales cuadrúpedos (40% posterior y 60 % anterior) (Alexander, 1985; Alexander y Pond, 1992).

Similitud elástica

En un trabajo clásico de la biología del tamaño, McMahon (1973) expresó el concepto de que la deformación elástica de un animal bajo su propio peso debería ser similar para cualquier tamaño corporal. En términos prácticos, esto implica que todos los animales estarían diseñados para tener una probabilidad similar de falla elástica de las estructuras que lo soportan. Es decir que si esta similitud existiese, ratones y elefantes tendrían la misma probabilidad de sufrir fracturas en los huesos de sus miembros. El concepto parece funcionar más o menos adecuadamente dentro de grupos restringidos filogenéticamente, como bóvidos y primates, pero no a escala mayor. La aplicación de este concepto aporta una visión de por qué los elefantes tienen huesos más robustos que los ratones y por qué el metabolismo se incrementa con un exponente de $\frac{3}{4}$ de la masa corporal en animales elásticamente similares, por demostraciones que escapan a nuestros fines.

Bibliografía de referencia

Alexander, R. McN. (1983). *Animal Mechanics*, 2da Ed., Blackwell, Oxford, 301 pp.

Damuth, J. y MacFadden, B. J. (1990). *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press, Cambridge, 397 pp.

Kardong, K. (2007). *Vertebrados: Anatomía Comparada, Función y Evolución*. McGraw-Hill- Interamericana de España, 4ta Ed., 800 pp.

McGowan, C. (1994). *Diatoms to dinosaurs, the size and scale of living things*. Island Press, Washington, D.C., 288 pp.

McMahon, T. A. (1973). Size and shape in biology. *Science* 179: 1201-1204.

Schmidt-Nielsen, K. (1984). *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge University Press, Cambridge, 256 pp.

PREFERENCIA Y USO DEL SUSTRATO. LOCOMOCIÓN EN FLUIDOS

La forma del esqueleto y la musculatura asociada inciden en las relaciones de los vertebrados con el ambiente, condicionando el tipo de sustrato en el que los organismos pueden habitar y/o desempeñar sus actividades, qué uso pueden hacer de ese sustrato y cómo lo hacen. Para estudiar los atributos biológicos que dan cuenta de esta relación entre el organismo y el sustrato, es necesario definirlos claramente.

Una primera aproximación es analizar la **preferencia de sustrato**, es decir, simplemente caracterizar al organismo de acuerdo con el **tipo de sustrato** en el que habita y desempeña sus actividades. Por ejemplo, un organismo puede ser “acuático” si realiza sus actividades en el agua o “terrestre” si las realiza en o sobre el suelo; “arborícola” si lo hace en su mayor parte sobre los árboles. En el medio acuático, el sustrato en el que se ejercen las fuerzas para la natación es el agua misma. De manera análoga, en el medio aéreo, el sustrato sobre el que se ejercen las fuerzas del vuelo es el aire. En otros sustratos del medio acuático, como el fondo, vegetación, arrecifes, etc., ocurren otros tipos de locomoción. En el medio terrestre también existe una gran diversidad sustratos, tan obvios como suelo, rocas, arboles y más especiales como el aire y la interfase agua-aire. Es usual que los organismos alternen entre diferentes sustratos cuando realizan actividades tales como alimentarse, reproducirse y buscar refugio o descansar. El oso melero *Tamandua*, por ejemplo, se alimenta tanto en el suelo como en los árboles, aunque descansa preferiblemente en los árboles; los lobos marinos se alimentan en el agua y descansan y se reproducen en tierra. Muchas aves del grupo de los Anseriformes (patos, gansos y cisnes) se alimentan y aparean en el agua, descansan y cuidan de sus crías en tierra firme y se desplazan por el aire volando para cubrir grandes distancias o migrar (Figura V.1). En algunos casos se suelen utilizar categorías mixtas del tipo “semiarborícola” o “semiacuático”. Alternativamente, Miljutin (2009) propone, para los mamíferos, una categorización doble, independiente de los modos de locomoción, basada en el tipo de sustrato utilizado para el forrajeo y el utilizado para el descanso (por ejemplo subterráneo-terrestre en el caso de la marmota *Marmota*, que descansa en hoyos en el sustrato y forrajea sobre el suelo). Esta clasificación puede hacerse mucho más compleja al agregar otras variables, hasta convertirse en una clasificación ecológica en sentido amplio.

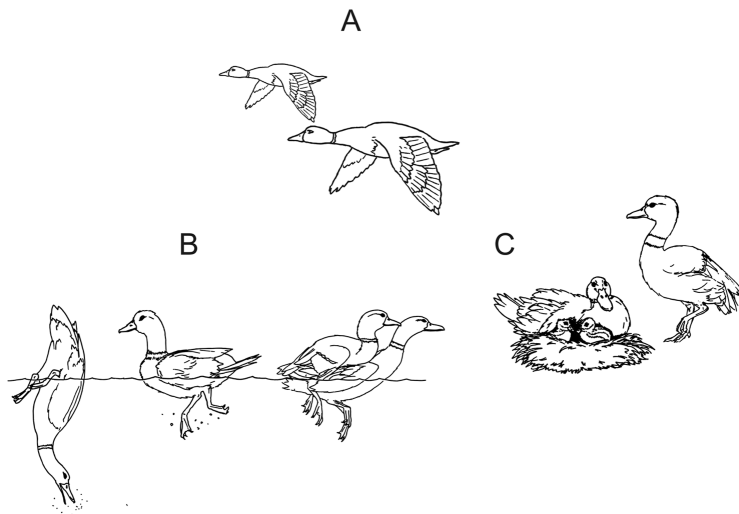


Figura V.1. Organismos alternando entre diferentes sustratos: patos realizando distintas actividades en el aire (A), el agua (B) y el suelo (C).

La siguiente caracterización posible es el **uso del sustrato**, es decir, las diferentes maneras en que un organismo se relaciona con uno o más tipos de sustrato, en algunos casos modificándolo activamente. Por ejemplo, muchos animales cavan para buscar alimento o construir refugios temporales o permanentes donde protegerse a sí mismos y a sus crías de los factores ambientales (Hildebrand y Goslow, 2001). Esta caracterización es, a su vez, independiente del tipo de sustrato: entre los tetrápodos algunos animales cavan en el suelo, otros cavan sobre troncos de árboles.

Los principales usos del sustrato son:

1. **Locomoción:** el animal utiliza el sustrato para el desplazamiento, aprovechando en general las fuerzas de fricción estática y dinámica que se generan entre su cuerpo y el sustrato. Este desplazamiento espacial puede cumplir numerosos roles biológicos (búsqueda de alimento y refugio, huida, interacción con conespecíficos, etc.).
2. **Refugio:** el animal utiliza el sustrato para guarecerse de los factores ambientales, incluyendo tanto el clima como otros organismos (depredadores, parásitos, competidores, conespecíficos, etc.).
3. **Obtención del alimento:** el organismo utiliza el sustrato como medio para alimentarse o incluso como alimento. Muchos animales se desplazan sobre el sustrato que contiene el alimento, esto incluye tanto el pastoreo (animales herbívoros, aves buceadoras) como la ingestión del sustrato (por ejemplo animales acuáticos filtradores que se alimentan de plancton u otra materia orgánica en suspensión, como las ballenas, o contenida en el barro, como el sábalo *Prochilodus* sp.).

Estos usos no son mutuamente excluyentes y muchas especies combinan algunas de estas actividades. Por ejemplo, son comunes los invertebrados que se desplazan (locomoción) por medio de la ingestión del sustrato (alimentación), creando galerías en las que viven (refugio). Sin embargo, en la mayoría de los vertebrados, estas actividades se solapan en menor medida, como el caso del tiburón ballena (*Rhincodon typus*) que ingiere fitoplancton (alimentación) mientras se desplaza (locomoción) en los mares.

Estos solapamientos dificultan la categorización de la locomoción en los estudios morfofuncionales y ecomorfológicos. Más aún, es frecuente que en estos estudios la utilización de categorías de locomoción se mezcle con los conceptos más abarcadores de **preferencia** y de **uso** del sustrato aquí descriptos. Así, es común encontrar los términos “arborícola” y “trepador” utilizados como sinónimos y “cavador” como una categoría de locomoción. Otra dificultad que enfrentan estos enfoques es la diversidad de roles en la que participan los miembros, principales órganos locomotores en la mayoría de los tetrápodos. Estas incluyen desde la obtención del alimento (búsqueda, selección, fragmentación), el escape de depredadores, la construcción de sitios de habitación (cuevas, nidos, etc.), la interacción con conespecíficos (cópula, agresión,

acicalamiento, transporte de crías, etc.) o las acciones realizadas sobre el propio individuo (*idiomotions* en inglés), como el autoacicalamiento (Figura V.2). Por ejemplo, en las mulitas (*Dasypus hybridus*) los dos primeros roles se solapan con el tercero: al cavar construyen su madriguera y buscan alimento al mismo tiempo y las mismas galerías sirven como refugio para descansar y para escapar de los depredadores.

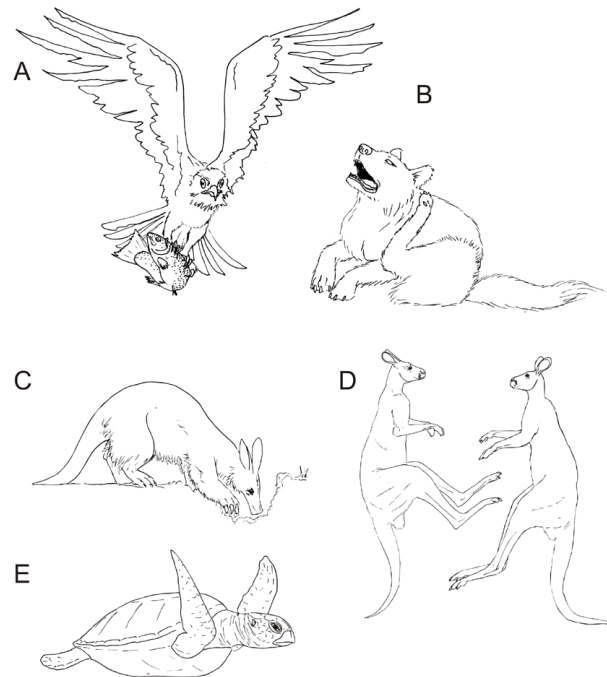


Figura V.2. Diferentes roles biológicos de los miembros. A, locomoción aérea y captura de la presa; B, auto-acicalamiento; C, remoción del sustrato en busca de alimento; D, interacción con congéneres; E, locomoción acuática.

Uno de los autores que discutió la problemática de las clasificaciones locomotrices, aplicadas en particular a mamíferos, fue Charles Oxnard. En su obra *“The Order of Man”* (Oxnard, 1984), este autor propuso que la complejidad del comportamiento animal es tan grande que es imposible describir patrones locomotores de animales utilizando categorías únicas para cada taxón (por ejemplo, “saltador”, “corredor” o “trepador”). Aun cuando a partir de estudios de campo se conociera el espectro detallado de comportamientos de un organismo, su complejidad es tal que desafía la definición unívoca de su locomoción. La variedad de modos con los que un animal se desplaza es tan amplia que la clasificación se puede tornar sumamente detallada, al punto de terminar creando tantas categorías como animales analizados. Finalmente, tales clasificaciones, aunque tomando como base realidades conductuales, se originan también en parte del conocimiento previo de la morfología, por lo que la circularidad resultante las priva aún más de su valor para evaluar formas extinguidas y vivientes (Oxnard, *op. cit.* pág. 102). Oxnard propuso un enfoque metodológico diferente para hacer frente a estas dificultades (ver Capítulo III), al definir “situaciones biomecánicas promedio”, situaciones contextualizadas mecánicamente que deben definirse previamente a la búsqueda de una significación biológica (rol biológico). Un enfoque similar es la utilización de “secuencias funcionales” (por ejemplo, Elissamburu y Vizcaino, 2004).

De acuerdo entonces con lo expuesto, en los análisis de relación entre morfología y función del esqueleto, mayormente postcraneano, la identificación de tipos locomotores es posterior a las de tipos y usos de sustratos. Los enfoques más difundidos en las aproximaciones morfofuncionales y ecomorfológicas de uso del sustrato están orientados a caracterizar

el modo en el cual los organismos se desplazan en o sobre ese sustrato, es decir, la locomoción, por lo que nos centraremos en los tipos locomotores. Aunque la temática es la misma, las problemáticas que enfrentan los vertebrados que se desplazan en el agua o en el aire son marcadamente diferentes a las que lo hacen apoyándose en sustratos duros. Así, a los efectos de facilitar su consideración, después de presentar una síntesis sobre la diversidad de los tipos locomotores desarrollados por los vertebrados, en este capítulo trataremos específicamente la locomoción en fluidos y la locomoción terrestre en el siguiente.

DIVERSIDAD DE TIPOS LOCOMOTORES EN VERTEBRADOS

Aunque los vertebrados más antiguos conocidos se remontan a hace más de 500 millones de años (por ejemplo, el pez sin mandíbulas *Haikouichthys*, del Cámbrico Inferior de Chengjiang, China; Shu *et al.* 1999, 2003), recién comenzaron a ser componentes importantes en la biodiversidad de los ecosistemas marinos hace algo más de 470 millones de años, durante el Ordovícico Inferior.

Basándose en el conocimiento de los cordados basales actuales, Radinsky (1987) proveyó una brillante interpretación de un vertebrado ancestral hipotético que coincidió con algunos de los rasgos luego observados en *Haikouichthys*. El funcionamiento de algunas estructuras del vertebrado ancestral fue explicado con mayor detalle por Alexander (1990) y Pough *et al.* (2013). Este animal tendría pocos centímetros de longitud, cuerpo blando y forma vagamente vermiforme, se desplazaría con movimientos serpenteantes a través de los fondos fangosos o arenosos de los mares someros que cubrían los continentes y se alimentaría por filtración de partículas orgánicas (Figura V.3). La mayor parte de la pared corporal por detrás de la faringe estaría constituida por musculatura metamérica (miómeros). Como en los cordados actuales, la presencia de la notocorda impediría que la contracción de los miómeros produjera acortamiento del cuerpo y, por su naturaleza elástica, actuaría como antagonista de los miómeros permitiendo que el cuerpo se enderece al relajarse la musculatura. La contracción de la musculatura ocurriría además en ondas (sincronizadas por el sistema nervioso) que se desplazarían hacia atrás, produciendo movimientos ondulatorios. De esta manera, la pared del cuerpo presionaría el agua hacia atrás y los costados generando un empuje hacia adelante, por lo que el animal se desplazaría en esa dirección. Un pliegue dorsal a modo de aleta, que se extendería también ventralmente en la cola postanal, incrementaría el área que empujaba contra el agua aumentando la capacidad de propulsión, a la vez que generaría estabilidad al evitar que el cuerpo role sobre sí mismo.

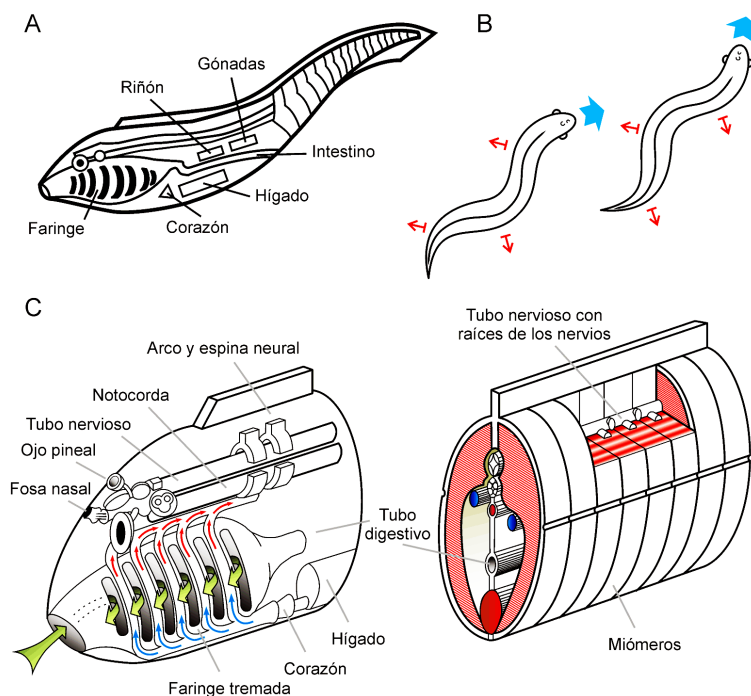


Figura V.3. Vertebrado ancestral idealizado (redibujado de Radinsky, 1987). A, anatomía general; B, natación ondulatoria eficiente gracias a la presencia de la notocorda; C, sistema branquial faríngeo y disposición metamérica de la musculatura.

El paso más relevante en la evolución posterior de los vertebrados fue la aparición de las mandíbulas. En los gnatostomados, la acción de las mandíbulas no se limita a la captura y desmenuzamiento del ítem alimentario (véase Capítulo VII), sino que estas permiten la manipulación de objetos, constituyendo una herramienta polifuncional para cavar, mover piedras para construir nidos, retener a la pareja durante el cortejo, sostener o movilizar las crías, etc. En el medio acuático, estas funciones son efectivas solo cuando las mandíbulas pueden ser aplicadas directamente sobre el objeto (aunque a distancias reducidas la succión puede funcionar sobre objetos de pequeño tamaño), por lo que se requiere un control preciso de los movimientos para posicionar el cuerpo en el espacio tridimensional. Por ejemplo, cuando una presa trata de escapar son necesarios rápidos cambios en la dirección del desplazamiento para retenerla. Así, en los gnatostomados la aparición de las mandíbulas estuvo asociada a cambios sustanciales en la locomoción, con el surgimiento de las aletas pares sostenidas por cinturas internas.

Los peces cartilagosos (Chondrichthyes) y óseos (Osteichthyes) han desarrollado un mismo plan corporal, con dos juegos de aletas pares (pectorales y pélvicas), una o dos dorsales impares y una anal (Figura V.4). La cintura escapular se conecta con el neurocráneo en los osteíctios. La aleta caudal es primariamente de tipo **heterocerca**, asimétrica, con la columna vertebral flexionada hacia el lóbulo superior, aunque externamente puede adoptar una gran variedad de perfiles. Dentro de este patrón general, en los actinoptergios actuales existe una extraordinaria diversidad de tamaños, formas corporales y modificaciones del sistema locomotor: el esqueleto axial y la musculatura axial se han reforzado, la cola está modificada, las aletas son muy flexibles y las aletas pares tienen una posición variable. Además, las escamas son muy delgadas, alivianándose y aumentando su flexibilidad, lo que mejora la performance de locomoción. Los pulmones se han convertido en una vejiga natatoria.

Aunque la importancia funcional de tener esqueleto osificado o cartilaginoso no ha sido aun totalmente esclarecida, se postula que en los peces óseos la osificación de las vértebras, con sus largas espinas neurales y hemales y la presencia de costillas dorsales y ventrales, resultó en un esqueleto reforzado para la inserción de poderosos músculos implicados en la generación del empuje desde la aleta caudal. Esta se modificó por acortamiento de la columna vertebral, terminando en un urostilo que representa las últimas vértebras fusionadas y con amplios arcos hemales desde los que los rayos óseos (**lepidotricos**, probablemente derivados de escamas profundizadas) se disponen de manera que la aleta caudal es externamente simétrica. Debido a esta simetría aparente se la denomina **homocerca**. Se interpreta que esta disposición permite un control fino sobre la intensidad y dirección del empuje propulsor mediante sutiles modificaciones de la forma de la aleta caudal. Los rayos de las restantes aletas, también lepidotricos, se redujeron en número con respecto a sus análogos en los peces cartilagosos (los **ceratotricos**) y se asociaron a un sistema muscular que provee gran control sobre la forma de las aletas durante la natación.

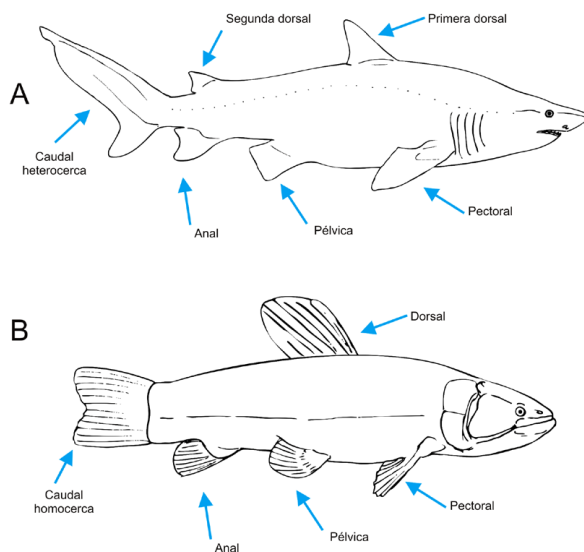


Figura V.4. Aletas pares e impares y tipos de aletas caudales. A, condrictio elasmobranquio (tiburón), pez capaz de sostener altas velocidades; B, osteictio teleosteo (tararira), pez capaz de producir una aceleración explosiva.

Las aletas pectorales se desplazaron más hacia arriba en el cuerpo, detrás de los opérculos, facilitando el frenado al moverse o contrarrestando la reacción hacia adelante generada por la salida del agua de las branquias y colaborando así en mantener al animal en posición estática. La elevación que acompaña a la acción de frenado es compensada por el desplazamiento de las aletas pélvicas a una posición pectoral. Este cambio en la posición de las aletas pares se piensa que estuvo asociado con la conversión de los pulmones en una vejiga natatoria, en la cual se produce acumulación de gas proveniente de una red de vasos y su eliminación por la misma vía. Así, los peces actinoptergios pueden ajustar su presión interna a la externa y mantenerse estáticos a una profundidad determinada, reduciendo el gasto energético necesario.

Los detalles más avanzados de hidrodinamia y otros aspectos de la locomoción en fluidos (incluyendo tanto al medio acuático como al aéreo) serán tratados más adelante en este capítulo (ver Locomoción en fluidos). Por el momento resaltaremos que los vertebrados pisciformes desarrollaron una gran diversidad de formatos que responden a distintos tipos de hábitos locomotores.

Los medios acuáticos y terrestres presentan propiedades físicas tan diferentes que el proceso de adaptación de los vertebrados de un medio al otro implicó importantes modificaciones en casi todos los sistemas, dando origen a un nuevo clado, **Tetrapoda**, tan diverso en la actualidad como los peces. Sin embargo, los tetrápodos no son completamente independientes del agua por cuanto esta continúa siendo un elemento esencial de sus procesos vitales. Los representantes de uno de los clados mayores entre las formas actuales, Lissamphibia (anuros, urodelos y gimnofiones), dependen del agua nada menos que para la reproducción y tienen larvas acuáticas. Varios linajes actuales y extinguidos de Amniota, el clado de tetrápodos que superaron esa instancia evolutiva de la reproducción (por medio del huevo amniota o **cleidoico**), desarrollaron formas acuáticas, a veces en grado tan extremo que no podrían sobrevivir fuera de ese medio.

Radinsky (1987) sintetizó con claridad los problemas a resolver en la transición del medio acuático al terrestre y las soluciones desarrolladas en la evolución de los tetrápodos (Figura V.5).

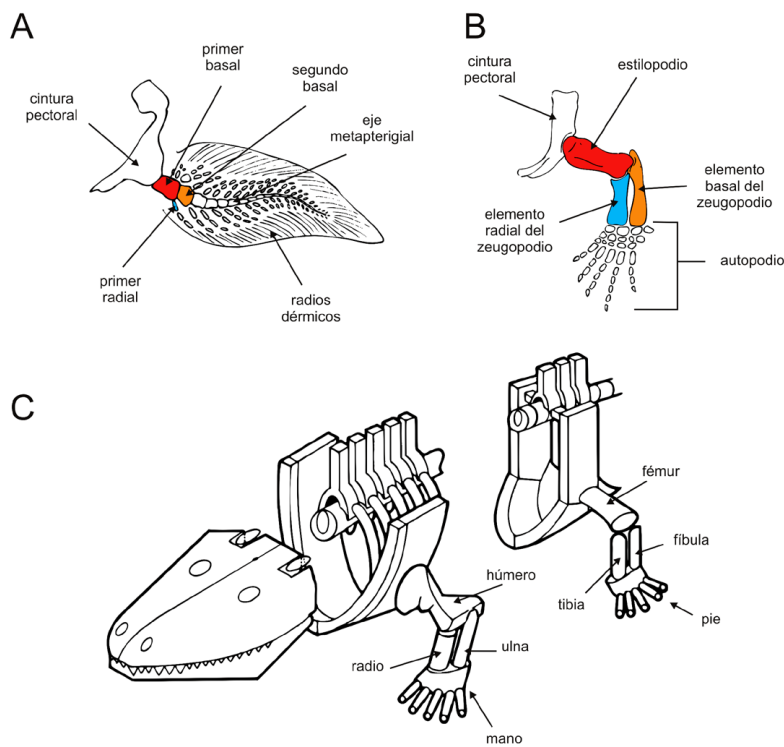


Figura V.5. Comparación de la estructura anatómica básica común entre una aleta de sarcopterigio primitivo (A) y un miembro quiridio idealizado (B), evidenciando las homologías subyacentes a la evolución de un miembro capaz de permitir la marcha en el sustrato terrestre. C, tetrápodo idealizado mostrando la configuración común a ambos miembros (redibujado de Radinsky, 1987).

La distinción más importante en cuanto a las propiedades físicas de los medios acuático y terrestre radica en la diferencia en la densidad del agua y del aire. Mientras que la del agua es de 1 g/cm^3 , el aire es menos denso en varios órdenes de magnitud: $0,001 \text{ g/cm}^3$. Así, en el medio acuático, el soporte del peso (recordemos: masa por la aceleración de la gravedad) es un problema relativamente menor. En los vertebrados la densidad del músculo, que constituye la mayor parte de la masa corporal, es de $1,05 \text{ g/cm}^3$ y la del hueso es cercana a 3 g/cm^3 . Por lo tanto, el cuerpo no es mucho más denso que el agua que lo rodea y esta lo sostiene en gran medida debido al empuje que realiza sobre el mismo (véase Locomoción en fluidos). En el medio terrestre, al carecer de tal sustento, el peso del cuerpo tendería a aplastar los pulmones y, por lo tanto, se requiere de un sistema que eleve el cuerpo del sustrato. La columna vertebral, cinturas y costillas deben evitar que el cuerpo colapse sobre los pulmones y el resto de las vísceras. Esto se logró evolutivamente por modificación de los miembros pares, sus cinturas y la columna vertebral. Otro factor de importancia en la locomoción terrestre es la **fricción** contra el sustrato. Mientras que el aire por su densidad no produce fuerzas de fricción determinantes (al menos dentro de las velocidades de locomoción conocidas para animales terrestres), la fricción entre el cuerpo y el sustrato terrestre es bastante notoria. Esto implica tanto una ventaja como una desventaja. Por un lado, la fricción posibilita que los miembros u otras partes del cuerpo puedan producir empuje contra el sustrato; por el otro, implica que arrastrar o deslizar los miembros y/o el cuerpo por el sustrato sea energéticamente muy costoso. Esto ocasiona no solamente la necesidad de elevar el tronco del sustrato durante la locomoción, sino además alzar, adelantar y volver a apoyar los miembros para que vuelvan a producir empuje.

Los miembros pares de los tetrápodos reciben el nombre de **quiridios**. La región más próxima al cuerpo, el **estilopodio** (o propodio) consta de un elemento simple en el brazo o el muslo, el húmero o el fémur respectivamente. La región media, el **zeugopodio** (o epipodio) tiene dos elementos, ulna y radio en el antebrazo y tibia y fíbula en la pierna. En la porción más distal, el **autopodio**, numerosos elementos conforman el carpo (miembro anterior) y tarso (miembro posterior), a los que se suman los dígitos con metapodio (metacarpales y metatarsales, respectivamente) y acropodio (dedos) (ver Apéndice). Según la interpretación vigente, los dígitos se desarrollaron como neoformaciones en el lado post axial del eje metapterigial (eje de sostén primario) de la aleta de los peces sarcopterigios. Los miembros, a diferencia de lo que ocurre en los peces (en el Capítulo VI se trata también los tetrápodos que han perdido secundariamente sus miembros), deben soportar el peso del cuerpo además de colaborar en el movimiento. Para desplazarse en el medio terrestre, el aparato apendicular se modificó considerablemente, no solo en sus elementos esqueléticos sino en el sistema muscular, el que se hizo sumamente complejo y voluminoso. Esta musculatura debe compensar los momentos generados por el peso en los puntos de pivote de las articulaciones para impedir que los miembros colapsen. Muchas veces las articulaciones son además mantenidas en su sitio por conjuntos de ligamentos.

En los tetrápodos, ambas cinturas se expandieron, especialmente en sus porciones ventrales, para soportar el peso del cuerpo y servir de origen a gran parte de esta musculatura apendicular incrementada en volumen y complejidad. En las formas primitivas el estilopodio está dispuesto más o menos perpendicular al eje del cuerpo (disposición transversal) y la contracción de los músculos ventrales de las cinturas lo acerca (aducción) a la línea media del cuerpo, elevando el tronco del sustrato. Otros músculos más dorsales jalan del miembro hacia adelante y hacia atrás durante la locomoción. A diferencia de lo que se observa en peces, la cintura pectoral perdió su conexión con el cráneo, por lo que este puede moverse de manera independiente del cuerpo mediante una nueva región de la columna vertebral, el cuello o región cervical. Esto evita además la transmisión directa a la cabeza de las vibraciones producidas por el apoyo de los miembros anteriores sobre el sustrato. Por el contrario, la cintura pélvica se articuló con la columna vertebral, definiendo una región sacra que favorece la transmisión del empuje propulsivo de los miembros posteriores al cuerpo.

La columna vertebral queda subdividida entonces en regiones cervical, torácica, sacra y caudal, a diferencia de los peces, en los que solo se reconocen una región troncal y una caudal. Además, aparecen articulaciones nuevas entre vértebras, que se encastran de manera tal de reducir la comba de la columna por la acción de la gravedad y reducen el grado de torsión en el eje axial durante la locomoción terrestre. Estas carillas articulares se ubican en apófisis, llamadas pre- y postzigoapófisis, en la base de los arcos neurales. Las zigoapófisis no solo previenen que la columna colapse, sino también permiten que se mueva lateralmente sin que las vértebras contiguas lleguen a dislocarse. La musculatura troncal fuerte, pero relativamente sencilla, de los peces se modificó ampliamente, formando un conjunto mucho menos volumi-

noso pero muy complejo, que conecta vértebras, cinturas, costillas y miembros. Los tetrápodos poseen ligamentos muy desarrollados que unen las porciones ventrales y dorsales de los centros vertebrales y los extremos libres de las espinas neurales. En este sentido, la columna vertebral de los tetrápodos puede considerarse más un “arco” que un “puente”, con las espinas neurales y costillas como brazos de palanca de las articulaciones intervertebrales.

LOCOMOCIÓN EN FLUIDOS

Como ya señalamos, los vertebrados se originaron y gran parte de su evolución ocurrió en un medio fluido, el agua. Actualmente muchos viven, se alimentan y se mueven en dos fluidos característicos de este planeta: el aire y el agua.

¿A qué nos referimos cuando hablamos de fluidos? La materia se presenta en la naturaleza en distintos estados de agregación. Tradicionalmente se reconocían tres estados fundamentales, sólidos, líquidos y gaseosos, aunque hoy en día se reconoce un cuarto, el de plasma. Con la salvedad de los sólidos, los tres estados restantes son considerados fluidos, pero para los propósitos de este libro nos bastará con tratar los estados líquido y gaseoso. Los fluidos son un tipo de medio continuo formado por una sustancia entre cuyas moléculas existen fuerzas de atracción débil, son incapaces de soportar fuerzas de cizalla y son amorfos. Esto significa que pueden cambiar de forma, ya que carecen de fuerzas restitutivas que les permitan recuperar su forma original. Mientras que los gases no poseen volumen constante y se consideran compresibles, los líquidos poseen volumen casi constante y son incompresibles.

El estudio de la locomoción en medios fluidos como el agua y el aire incluye tanto problemáticas comunes como particularidades, de acuerdo con las propiedades físicas que los caracterizan (*i.e.*, densidad, compresibilidad, viscosidad y tensión superficial). Las leyes y principios físicos que explican las fuerzas actuantes en el movimiento e interacción de los cuerpos con los fluidos componen la **mecánica de fluidos**, la cual es una rama de la mecánica de medios continuos (véase Capítulo II).

Mecánica de fluidos

En esta rama de la física se parte del supuesto de que los fluidos cumplen o verifican las leyes de conservación de la masa y de la cantidad de movimiento, como así también la primera y segunda ley de la termodinámica. Las ecuaciones generales de la mecánica de fluidos son las de continuidad, cantidad de movimiento y conservación de la energía, de las cuales derivan a su vez las ecuaciones que describen el movimiento de los fluidos o ecuaciones de Navier-Stokes.

En los manuales de física la **hidrodinámica** y la **aerodinámica** se definen como la parte de la mecánica que estudia el movimiento de los fluidos. Muchos de los conceptos desarrollados en las secciones de estos manuales hacen referencia al movimiento de los fluidos en tubos como el Teorema de Torricelli, la Ley de Poiseuille, Caudal o Flujo volumétrico, etc. Aquí, como en las secciones subsiguientes de hidro- y aerodinámica, nos concentraremos en los conceptos de mecánica de fluidos que estudian las interacciones entre el fluido y el contorno del objeto con el cual limita (en nuestro caso el cuerpo y apéndices de los vertebrados). Algunos de estos conceptos son comunes a ambos fluidos (líquidos y gases) y son tratados a continuación.

El **Teorema de Bernoulli** fue derivado de la ley de conservación de la energía y establece que la presión interna de un fluido decrece en la medida que su velocidad se incrementa. De esto se desprende que en un fluido en movimiento la suma de la presión y la velocidad en un punto cualquiera permanece constante. Su expresión matemática simplificada es:

$$p + v = k \quad (1)$$

donde p es la presión, v la velocidad y k una constante que se determina por cálculo. En la fórmula completa entran en consideración otras variables como la densidad del fluido y la aceleración gravitatoria, pero lo presentado alcanza para entender el concepto.

El famoso **Principio de Arquímedes** postula que un objeto dado, total o parcialmente sumergido en un fluido en reposo, recibe un empuje de abajo hacia arriba igual al peso del volumen del fluido desplazado. Este empuje se resume en una fuerza de flotación (o empuje hidrostático o de Arquímedes), medida en Newtons, actuando en el centro de flotación (también llamado carena). Su expresión matemática es:

$$E = m g = \rho V g$$

donde E es el empuje, m la masa del objeto, ρ la densidad del fluido, V el volumen desplazado y g la aceleración de la gravedad.

Tipos de Flujo

Para los propósitos de este libro nos bastará con describir solo dos, el flujo o régimen **laminar** y el **turbulento** (Figura V.6).

En el primero el fluido se mueve de forma ordenada y estratificada en láminas paralelas (que no se mezclan) a lo largo de una trayectoria suave también llamada línea de corriente. En cambio, en el flujo turbulento el movimiento del fluido es caótico, desordenado, produciéndose pequeños vórtices o remolinos a intervalos no periódicos.

El **Número de Reynolds** (Re) es un número adimensional que permite caracterizar el tipo de régimen o movimiento del fluido. Conceptualmente se lo define como el cociente entre las fuerzas de inercia y las de viscosidad. En términos generales se dice que cuando Re toma valores bajos el flujo es laminar y en valores altos representa un régimen turbulento, pero su uso es más amplio. El experimento realizado por Reynolds fue ejecutado en tuberías, por lo que en la mayoría de los textos de física encontraremos su expresión matemática en función del diámetro de la tubería:

$$Re = \rho V D / \mu \tag{2}$$

donde ρ es la densidad y μ la viscosidad del fluido, relativas a la fuerza de viscosidad, ya que μ/ρ es la viscosidad cinemática (ν). Las fuerzas de inercia están representadas por la velocidad promedio del fluido V y el diámetro D de la tubería. Para los propósitos de este libro nos concentraremos en la formulación no tanto enfocada a fluidos circulando por tuberías, sino para flujos alrededor de objetos sumergidos y de superficies de sustentación (*foil* en inglés), donde lo que importa es la naturaleza del flujo que rodea al objeto. En el número de Reynolds de cuerda (*chord* Re en inglés) para los planos de sustentación, V representa la velocidad de vuelo, D la cuerda del ala (distancia entre el borde frontal del ala o **borde de ataque** y el posterior o **borde de salida**; en la fórmula se denota como c) y la viscosidad cinemática del aire como ν ($1,460 \times 10^{-5} \text{ m}^2/\text{s}$). Así,

$$Re_c = Vc / \nu$$

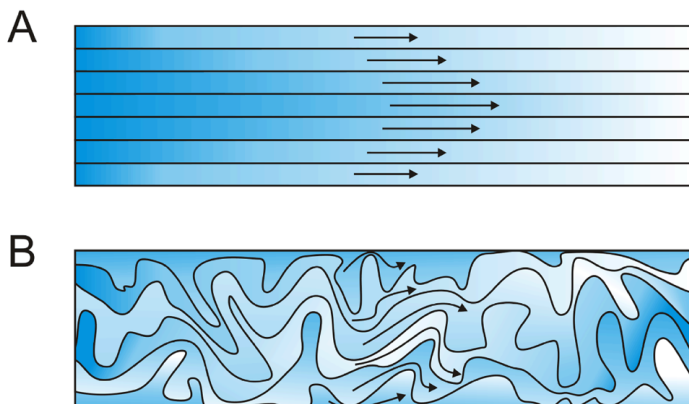


Figura V.6. Flujos laminar (A) y turbulento (B). Nótese la dirección paralela de las capas de fluido en el flujo laminar, mientras que en el flujo turbulento el fluido se mueve de forma desordenada, incluso formando vórtices. En ambos casos, la velocidad es mayor en el seno que en las paredes (comparar longitud de las flechas).

Para los objetos que se mueven en fluidos en la fórmula (2) V y D son la velocidad y longitud mayor del objeto y se denomina número de Reynolds de partícula (Re_p).

La **capa límite** es la capa de fluido en proximidad inmediata a una superficie de contacto, donde los efectos de la viscosidad son significativos. En este estrato, la velocidad del fluido respecto a la superficie va desde cero en la inmediación de la misma, hasta la velocidad de la corriente no perturbada (donde termina la capa).

El **arrastre o resistencia** es una fuerza mecánica generada por el contacto y la interacción de la superficie de un objeto y un fluido, también llamada **fricción**. Esta fuerza se opone al movimiento del objeto en un fluido y depende de las propiedades tanto del objeto como del fluido. Se define matemáticamente como:

$$D = 1/2 \rho v^2 A C_d$$

donde C_d es el coeficiente de resistencia o arrastre, A el área proyectada en la dirección de la corriente libre, ρ la densidad y v la velocidad del fluido sin perturbar. Sin embargo, esta fuerza es muy difícil de calcular, debido a que depende, entre otras cosas, de la viscosidad del fluido, el área de la superficie corporal, la textura de la superficie, la velocidad relativa del fluido sobre la superficie y si el fluido es laminar o turbulento, por lo que en general se la determina experimentalmente.

Se denomina **estela** a la región alterada de recirculación del fluido inmediatamente detrás de un objeto en movimiento o estacionario, causada por el flujo del fluido que lo rodea (Figura V.7). Por lo general es de tipo turbulento. Relacionado con este concepto se encuentra el **número de Froude** (Fr). Al igual que el número de Reynolds, es un cociente adimensional entre las fuerzas de inercia y las fuerzas de gravedad. Se utiliza para determinar la resistencia de un objeto parcial o totalmente sumergido en un fluido, y permite la comparación entre objetos de diferentes tamaños.

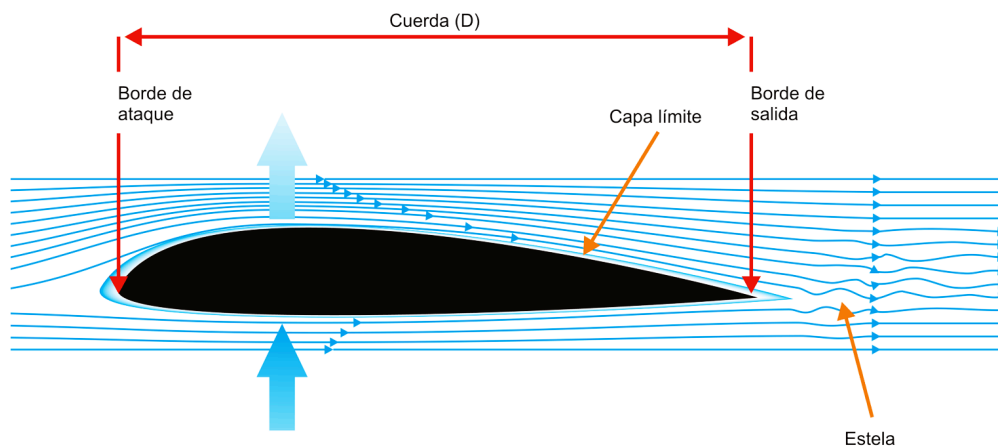


Figura V.7. Fuerzas actuando sobre un perfil fluido-dinámico que se desplaza respecto a un fluido. Nótese que las capas de fluido moviéndose por la parte dorsal del perfil (extradós) recorren mayor distancia por unidad de tiempo y por ende se desplazan a mayor velocidad que las capas moviéndose por la cara ventral (intradós). Esta diferencia de velocidad se traduce en una diferencia de presión, la cual es mayor ventralmente que dorsalmente (flechas azules). También se representan la capa límite, la cuerda D y la estela formada por turbulencias en el flujo de salida.

Requerimientos para la locomoción en fluidos

Para moverse en un fluido los animales se encuentran con las siguientes dificultades: controlar la posición vertical, reducir la resistencia al avance, propulsarse en un medio amorfo continuo y mantener la orientación y dirección del cuerpo controlando la estabilidad. Respecto a la posición vertical y de acuerdo con el principio de Arquímedes, como los animales generalmente poseen una densidad apenas mayor que la del agua, el empuje que reciben de esta es suficiente para proveerles de flotabilidad, haciendo necesaria solo una pequeña fuerza extra para mantener la posición. En cambio en el aire, cuya densidad es mucho menor que la de los animales, la sustentación debe producirse mediante otros mecanismos. En cuanto a la resistencia al avance y la propulsión, como vimos, cuando un cuerpo se mueve a través de un fluido, este ejerce una fuerza de resistencia en la dirección opuesta al movimiento del animal. La fuerza de resistencia es la resultante de dos componentes, a saber, la **fricción** entre la piel y el fluido y la **presión de arrastre**. Ambas dependen tanto de la densidad como de la viscosidad, por lo que las soluciones serán diferentes en el agua y en el aire. Las soluciones a la rotación a lo largo de los ejes del cuerpo dependerán de la densidad del fluido e involucran aletas impares en los medios acuosos y planos estabilizadores (cola y punta de las alas) en el aire. Estos conceptos, las particularidades de cada medio y las soluciones de diseño de los vertebrados para desplazarse, se profundizarán en las dos secciones siguientes.

Locomoción en el agua

Como vimos anteriormente, los primeros vertebrados se desplazaban en el agua, el medio que implica menor coste energético para soportar la masa corporal. Los vertebrados que viven en el agua se denominan **acuáticos**. Sin embargo, como ya discutimos, esto responde a la preferencia del sustrato y no al uso y modo de desplazamiento sobre el mismo. En este medio es común que muchos animales aprovechen las fuerzas externas (movimientos de masas del fluido), como por ejemplo corrientes, para desplazarse, es decir son animales **boyantes**. En general los vertebrados acuáticos son **vágiles**, es decir se desplazan activamente (**nadadores**), aunque pueden alternar entre ambos modos de desplazamiento.

Una primera aproximación a la clasificación de la locomoción en los vertebrados acuáticos es diferenciarlos en **nadadores primarios** (peces y larvas de anfibios) o **secundarios** (ictiosaurios, cocodrilos, tortugas, cetáceos y pinnípedos), dependiendo de si su ancestro ya poseía hábitos acuáticos o atravesó una fase terrestre (Figura V.8). Estos últimos han evolucionado convergentemente hacia el desarrollo de cuerpos alargados e hidrodinámicos y la modificación de sus miembros pares en forma de **aletas** (a excepción de los cocodrilos). En muchos casos aparecen aletas caudales secundarias, las cuales pueden ser verticales (ictiosaurios) u horizontales (cetáceos). En los cetáceos estas aletas están sostenidas, además de por las vértebras caudales, por una red de fibras de colágeno densamente empaquetadas, no por radios tegmentarios como en los peces. Debido a que el peso del cuerpo está mayormente sostenido por el empuje del agua, no existen las mismas limitaciones al tamaño que en el medio terrestre, por lo que entre las formas más extremas como las ballenas encontramos los vertebrados de mayor tamaño que hayan existido jamás.

A continuación se revisarán algunos conceptos útiles para entender y estudiar la locomoción en el agua.

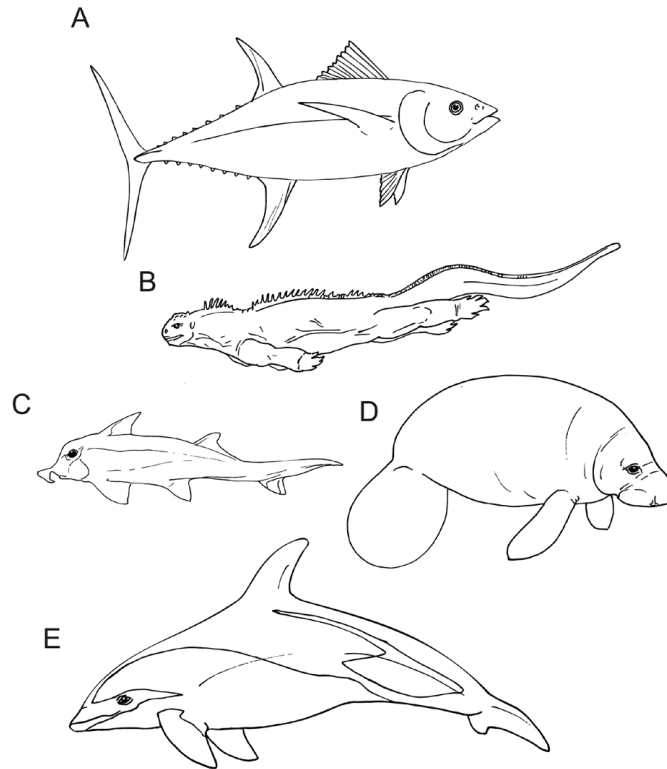


Figura V.8. Nadadores primarios (A y C) y secundarios (B, D y E): A, túnido; B, iguana marina; C, quimera (holocéfalo); D, manatí; E, marsopa.

Hidrodinámica

En los medios densos como el agua, la fuerza de la gravedad está mayormente contrarrestada por el empuje, aunque no totalmente. Diferentes grupos de animales acuáticos apelan a variados mecanismos para reducir el efecto de la gravedad. Por ejemplo, **tiburones** y **cetáceos** reducen su peso específico mediante el almacenamiento de lípidos, en el hígado unos y en el órgano de espermaceti otros. Los **peces óseos** en cambio regulan su flotabilidad mediante una vejiga natatoria. Otros vertebrados simplemente corrigen su ubicación en la columna de agua mediante movimientos del cuerpo o de las aletas.

Las fuerzas gravitatorias se resumen en una única fuerza descendente actuando en el centro de masa del animal; en cambio, el empuje generado por la densidad del agua se resume en una fuerza de ascenso actuando en el centro de flotación. Cuando el animal posee densidad uniforme, la ubicación de ambos centros coincide. En caso contrario, el centro de flotación se encontrará a cierta distancia del centro de gravedad, produciéndose un torque proporcional a dicha distancia, el cual tenderá a rotar al animal (Figura V.9). Esta tendencia es compensada por las **aletas**, planos que aplican presión sobre el agua. Al ser esta prácticamente incompresible, la fuerza aplicada genera una reacción de dirección opuesta. A su vez, si la fuerza propulsora generada por las aletas pasa por el centro de masa, donde la fuerza de gravedad tira hacia abajo, se produce desplazamiento en ese sentido. Si la fuerza propulsora no pasa por el centro de masa, se produce un torque, el cual se puede compensar con alerones o con aletas caudales asimétricas que generen fuerza propulsora con un ángulo adecuado. Las aletas impares verticales contrarrestan el rolido (rotación sobre el eje axial del cuerpo) y controlan el ladeo (desplazamiento lateral). Las aletas pares, que se proyectan horizontalmente cerca del extremo anterior del cuerpo, controlan el cabeceo (desplazamiento vertical), pero dispuestas en ángulo con respecto a la corriente de agua pueden producir elevación.

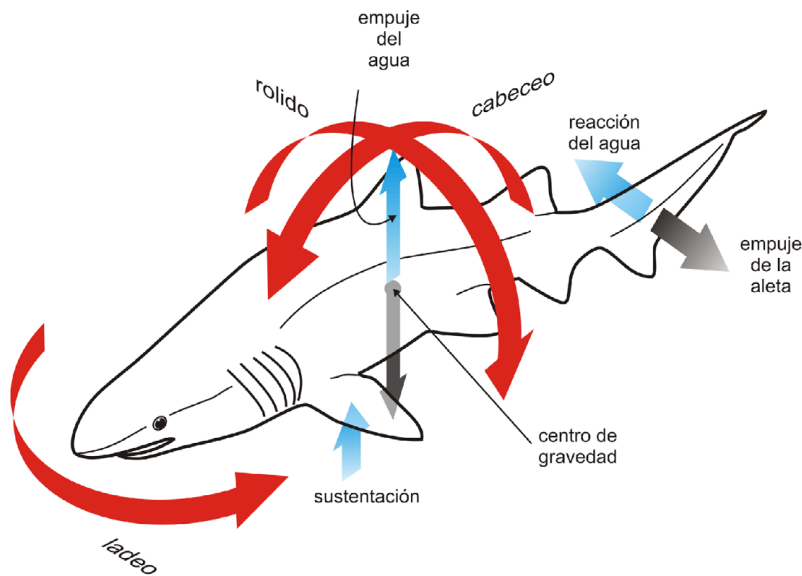


Figura V.9. Control del desplazamiento mediante aletas pares e impares en los peces. Mientras la aleta caudal produce el empuje, la aleta dorsal restringe el rolido y el ladeo y las laterales el cabeceo (flechas rojas).

Como vimos, la resistencia al avance depende no solo de la densidad del medio y su viscosidad, sino del tipo de régimen de flujo. En cada régimen de flujo predomina un tipo de resistencia: la resistencia por fricción es mayor en flujo turbulento, mientras que en flujo laminar es mayor la presión de arrastre. También influye la figura del cuerpo: para animales de igual volumen moviéndose a velocidades similares, mientras más fino o fusiforme el cuerpo, mayor la resistencia friccional y menor la presión de arrastre (se dice que poseen figura hidrodinámica); en cambio si el animal presenta un cuerpo más corto y aplanado, se minimiza la resistencia friccional pero aumenta la presión de arrastre. La diferencia entre capas del fluido también puede influir; cuando los animales nadan cerca de la superficie del agua, las diferentes velocidades de las capas de agua superficiales respecto a las más profundas incrementan la presión de arrastre.

Para iniciar el movimiento, el empuje debe ser superior a la resistencia total. Esta depende a su vez de la densidad del fluido, de la velocidad relativa del animal respecto a ese fluido, del coeficiente de arrastre (que depende a su vez de la figura del animal y del número de Reynolds) y de la superficie del animal en contacto con el fluido. Una vez en movimiento, no es necesario un valor de empuje sensiblemente superior y en general se asume que para nadar a velocidad constante el empuje simplemente debe igualar la resistencia total. De este modo, la velocidad de la natación es proporcional a la resistencia y a la potencia aplicada: esta potencia depende del metabolismo del animal.

Los fluidos también son afectados por la fuerza de gravedad, es decir, tienen peso. Como se vio en los Capítulos II y IV, el peso está en relación con la masa y por lo tanto con la densidad. En el aire, el peso ejercido sobre las superficies (presión atmosférica) no es un factor determinante, pero en el agua, por su mayor densidad, la presión ejercida (**presión hidrostática**) es un factor de gran importancia.

Tipos de natación

Los movimientos que producen propulsión en el agua pueden ser **ondulatorios** u **oscilatorios**. Los **nadadores ondulatorios** producen una fuerza de propulsión dada por movimientos ondulatorios laterales desde el tronco hacia la cola y la aleta caudal (Figura V.10). La onda que se propaga a lo largo del cuerpo aumenta su magnitud hacia la cola, donde se hace máxima (Hildebrand y Goslow, 2001). Los nadadores ondulatorios suelen clasificarse de acuerdo con la proporción del tronco involucrada en la ondulación, aunque existen muchos animales en los que la ondulación está restringida a las aletas (por ejemplo el pez remo gigante, rayas y mantas). Cuando la proporción del cuerpo que se mueve es muy acotada,

el movimiento deja de ser ondulatorio para pasar a ser oscilatorio. Los **nadadores oscilatorios** producen fuerza de propulsión mediante oscilaciones de sus aletas (modificaciones de su cola o apéndices pares). La mayoría de los nadadores primarios son ondulatorios y de los secundarios, oscilatorios, aunque hay abundantes excepciones en ambas categorías. Por ejemplo, entre los nadadores ondulatorios podemos encontrar a los mixines, los tiburones, los renacuajos, los cocodrilos y los cetáceos. Entre los nadadores oscilatorios encontramos al pez luna (*Mola mola*), los anuros adultos y las aves acuáticas y buceadoras (Figura V.10).

Además, las aletas (como todo perfil de sustentación) pueden producir elevación al moverse en el agua. Algunos animales, por ejemplo las rayas y mantas, las tortugas marinas, los pingüinos y otras aves y los pinnípedos, utilizan extensivamente esta propiedad para mantenerse en la columna de agua o desplazarse (vuelo subacuático, *hydrofoil* en inglés; Figura V.7).

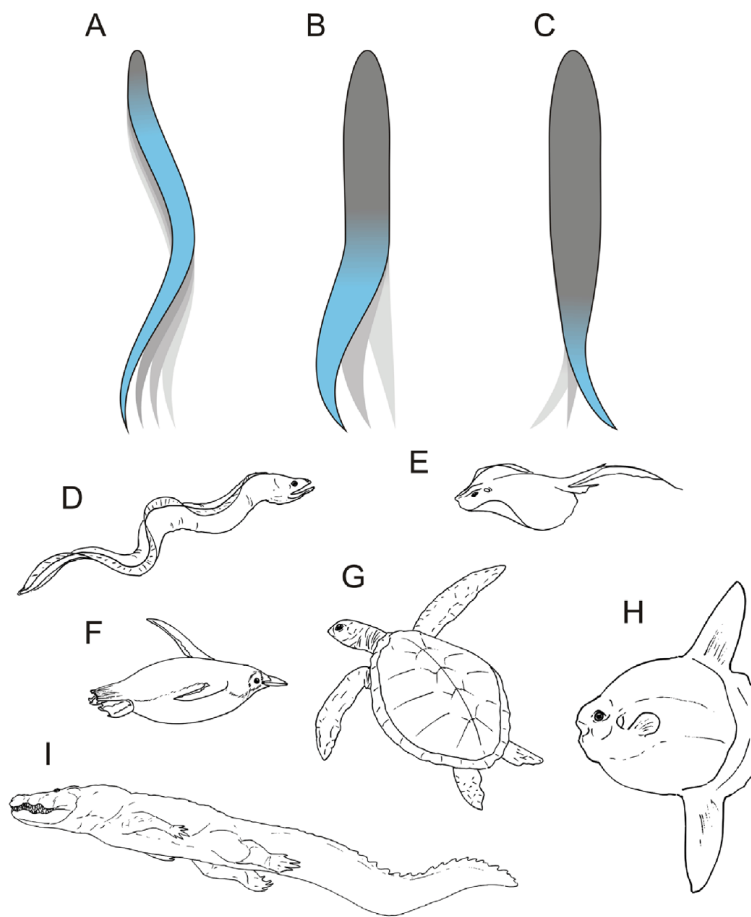


Figura V.10. Natación ondulatoria: propagación de la onda a lo largo del cuerpo (A y B). Nótese que al disminuir la longitud de la proporción del cuerpo involucrada (azul), el tipo de movimiento cambia a oscilatorio (C). Nadadores ondulatorios (D, morena; E, raya; I, cocodrilo) y nadadores oscilatorios (F, pingüino; G, tortuga verde; H, pez luna).

Potencia y costo energético

El costo energético de la locomoción en el agua depende fuertemente de la velocidad del movimiento. De forma aproximada, el costo energético aumenta con el cuadrado de la velocidad desarrollada (Hildebrand y Goslow, 2001; Figura V.11). Otro factor involucrado es la duración del movimiento, más específicamente, la resistencia del animal para desarrollar la potencia necesaria para sostener una velocidad dada por un lapso de tiempo determinado (*endurance* en inglés). Aquí entra en juego el tipo de metabolismo: en general, la natación sostenida a velocidad constante se realiza en régimen metabólico aeróbico, mientras que la natación explosiva (natación a máxima velocidad por brevísimos períodos de tiempo) en régimen anaeróbico. Los vertebrados con tasa metabólica más alta son capaces de esfuerzos más prolongados en regímenes aeróbicos (por ejemplo, pinnípedos, delfines y pingüinos), aunque adaptaciones musculares y fisiológicas permiten a ciertos vertebrados ectotermos desarrollar altas velocidades en natación sostenida (por ejemplo atunes y peces emparentados).

Sin embargo, una alta tasa metabólica implica también una serie de problemas en los vertebrados acuáticos tales como aves y mamíferos. El agua es un medio de alta conductividad térmica y en la inmensa mayoría de los ambientes está a una temperatura mucho menor que la del cuerpo del animal, por lo que éste experimenta una pérdida de calor continua que debe ser contrarrestada o reducida de diversos modos (por ejemplo, capas aislantes de grasa subcutánea).

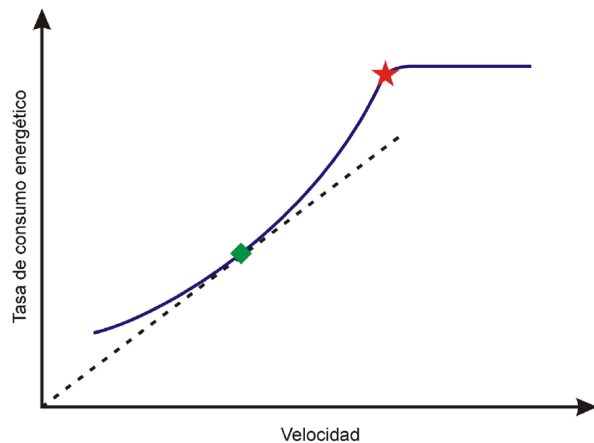


Figura V.11. Costo energético de la natación. El costo energético en el agua aumenta aproximadamente con el cuadrado de la velocidad de nado. La línea de puntos une el origen y el punto tangente a la curva representa el rango máximo de velocidades. El rombo verde indica la velocidad en la cual el costo de transporte es mínimo (velocidad de migración). La estrella roja representa la velocidad máxima con metabolismo aeróbico. Modificado de Hildebrand y Goslow (2001).

Forma de las aletas

En los peces, el órgano primario de propulsión es la aleta caudal. La existencia de una flexión dorsal o ventral de la notocorda en el extremo caudal produce un incremento de la profundidad de la aleta caudal, que favorece la aceleración rápida. El desarrollo de una aleta caudal heterocerca, con el eje arqueado hacia arriba, está presente en agnatos extinguidos y se considera la condición generalizada en los peces con mandíbulas. En estos últimos, además, el desarrollo de lóbulos incrementa el área de la aleta caudal y genera mayor empuje durante la propulsión.

No todos los animales acuáticos se desplazan a la misma velocidad. Como ya explicamos, entre los animales que alcanzan grandes velocidades, los hay capaces de natación sostenida y otros capaces de natación explosiva. El diseño corporal óptimo para minimizar la resistencia durante la locomoción sostenida propulsada por la aleta caudal, es una forma hidrodinámica, fusiforme y comprimida (Figura V.4). Esta morfología es apropiada para cubrir grandes distancias en ambientes abiertos y a estos animales se los conoce como "nadadores de crucero" (por ejemplo, muchos tiburones, atunes y delfines). Los especializados en natación explosiva tienen pedúnculos caudales cortos y anchos y aletas caudales de bajo perfil (Figura V.4). A bajas velocidades, como las que se requieren en ambientes complejos (por ejemplo, arrecifes o lagunas muy vegetadas), la propulsión por medio de las aletas medianas y pares produce menor gasto energético que la propulsión

mediante la aleta caudal, además de mejorar el control en las tres dimensiones, especialmente cuando las aletas actúan independientemente.

Buceo

Por diversos motivos, muchos vertebrados acuáticos necesitan aventurarse a profundidades considerables y se los denomina buceadores (*divers* en inglés). Debido a la densidad del agua, la presión hidrostática aumenta (de forma aproximada) a razón de 1 atmósfera por cada 10 metros de profundidad, por lo que a una profundidad de 100 metros la presión ejercida por el agua sobre la superficie del animal buceador será de más de 10 atmósferas. La mayoría de los vertebrados que bucean muestran adaptaciones de diseño y fisiología para resistir estas presiones. Esto es especialmente agudo en los nadadores secundarios, que deben resolver el problema del colapso de estructuras internas a menor presión (por ejemplo, el oído medio, los vasos sanguíneos y el corazón y los pulmones). Otras problemáticas adicionales del buceo tienen que ver con el descenso de la temperatura y de la cantidad de luz ambiental disponible para la visión, pero escapan a los propósitos de este libro.

Aplicaciones en Paleobiología

El medio acuático es muy restrictivo para muchos parámetros físicos de los atributos biológicos, por lo que es relativamente sencillo identificar los diseños generales eficientes para la locomoción en ese medio. El reconocimiento de estos diseños en organismos extintos permite realizar inferencias más o menos ajustadas de sus capacidades natatorias. Sin embargo, algunos de los parámetros más interesantes en la natación, como por ejemplo las velocidades máximas, no son fácilmente medibles o calculables, incluso en animales actuales (Motani, 2002).

Veremos a continuación algunos ejemplos de estudios de locomoción en fluidos en paleobiología.

Massare (1988) analizó una amplia muestra de reptiles marinos mesozoicos, incluyendo ictiosaurios, cocodrilos marinos, plesiosaurios (plesio y pliosauroideos) y mosasaurios con el objetivo de estimar la velocidad máxima de natación y proponer hipótesis sobre la estrategia de captura de las presas. Reconstruyó la figura del cuerpo (Figura V.12) y estimó el tamaño corporal para calcular el incremento de la energía máxima necesaria para vencer la resistencia del agua a diferentes velocidades. Categorizó a los ictiosaurios como nadadores por oscilación axial, proponiendo a los delfines como sus análogos funcionales. Comparó los plesiosaurios con leones marinos en el uso combinado de paleteo y vuelo subacuático, a diferencia de la concepción clásica que los comparaba con tortugas y pingüinos. Los cocodrilos marinos, por analogía con cocodrilos vivos, fueron categorizados como nadadores por ondulación axial. Por último, por su semejanza con los cocodrilos, extendió su modo de propulsión a los mosasaurios. Estimó la superficie corporal de los animales en estudio modelizando sus troncos como esferoides prolados con diferente grado de elongación. Calculó el coeficiente de arrastre mínimo para esas figuras corporales y así obtuvo un valor máximo de velocidad en natación sostenida para cada tipo de figura corporal (Figura V.13).

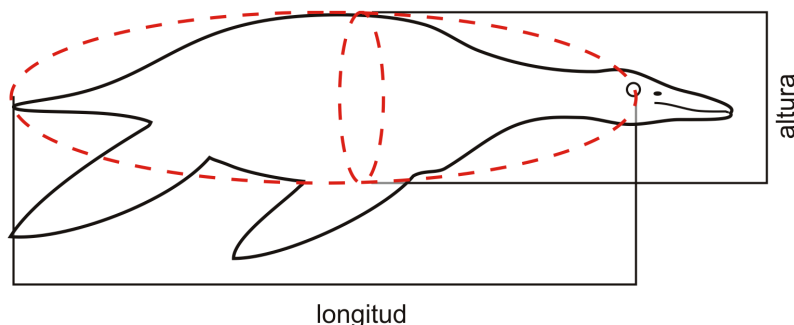


Figura V.12. Simplificación de la forma reconstruida de un plesiosaurio mediante un esferoide prolado. Redibujado de Massare (1988).

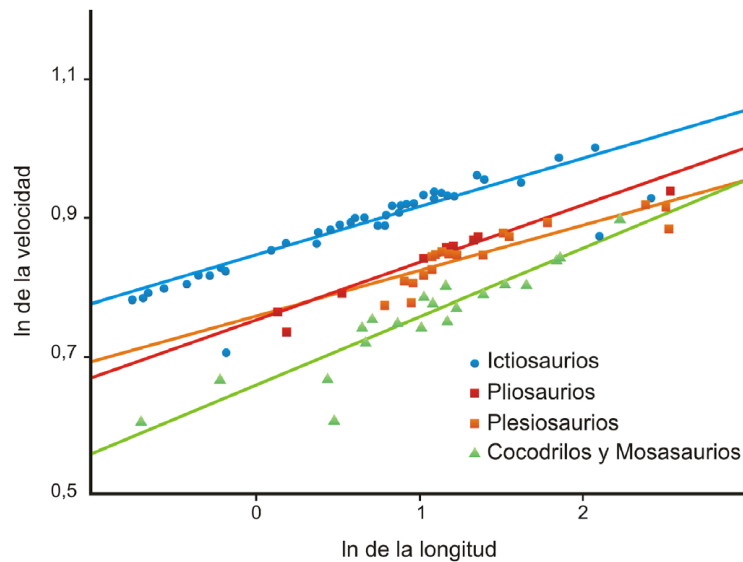


Figura V.13. Biplot de longitud *versus* velocidad (ambas logaritmizadas) de reptiles acuáticos con diferentes formas corporales. Nótese que las formas menos elongadas (ictiosaurios) son las más veloces. Redibujado de Massare (1988).

Basándose en supuestos previos acerca de la tasa metabólica basal, la eficiencia muscular aeróbica, la masa corporal y la densidad promedio de los reptiles marinos en estudio, calculó la proporción de energía metabólica disponible para producir empuje natatorio para cada taxón y velocidad en particular. Massare concluyó que estos reptiles marinos mesozoicos tendrían velocidades máximas menores que los cetáceos odontocetos actuales. Comparando entre los grupos, los ictiosaurios serían las formas más veloces en natación sostenida (Figura V.13), seguidas por los pliosaurios (ambos grupos) y finalmente por cocodrilos marinos y mosasaurios. Las diferencias en velocidad entre pliosaurios, cocodrilos y mosasaurios fueron menores en los taxones de mayor tamaño corporal.

Más recientemente, Motani (2002) revisó y expandió la metodología aplicada por Massare en un intento de lograr estimaciones más precisas y con menor cantidad de supuestos. Propuso utilizar valores más ajustados de ciertos parámetros como tasa metabólica basal (separando los valores para endotermos y ectotermos), tamaño corporal, área superficial, así como del ajuste alométrico del número de Reynolds. Uno de los problemas metodológicos hallados fue que los valores de metabolismo disponibles eran en su mayoría de reptiles terrestres, por lo que Motani incluyó valores metabólicos de tortugas marinas en sus estudios de reptiles marinos mesozoicos. Con respecto al volumen y al área corporal, Motani utilizó el programa de computación *PaleoMass* (Motani, 2001) para realizar estimaciones más ajustadas de estos parámetros. A continuación discutió las implicancias de la utilización de diferentes supuestos en cada conjunto de ecuaciones. Por ejemplo, dada su mayor masa corporal, propuso que el metabolismo basal de los reptiles actuales podría no ser aplicable a los reptiles marinos mesozoicos, ya que estos pudieron haber disfrutado de temperaturas corporales más estables y elevadas, lo que posibilitaría mayor energía disponible para la natación.

Locomoción en el aire

Muchos vertebrados arborícolas y de pequeño tamaño, como anfibios y reptiles, utilizan la densidad del aire ocasionalmente como forma de escapar de la depredación o reducir las consecuencias de una caída inesperada. Para ello se valen de membranas corporales extensibles que actúan como superficies de **paracaídas**. Otros vertebrados, incluyendo mamíferos de diferentes linajes, son **planeadores** y sus membranas, además de frenar la caída, les permiten desplazarse una importante distancia horizontal. En cambio, aquellos que se desplazan activamente por la masa de aire (**voladores activos**) no solo deben mantener la **sustentación**, sino también propulsarse y ganar altura. Estos vertebrados han evolucionado convergentemente hacia la modificación de los apéndices anteriores en forma de alas. Las alas no solo proveen la sustentación que mantiene al animal en el aire compensando el peso corporal, sino también la **fuerza propulsora** hacia la dirección de desplazamiento. Algunos peces óseos (familia Exocoetidae) han modificado sus aletas pares en forma de

verdaderas alas y pueden realizar vuelos bastante prolongados a través del aire (Figura V.14). Sin embargo, pterosaurios, aves y murciélagos son los grupos de vertebrados en los que la evolución del vuelo alcanzó una mayor diversidad de formas y mecanismos.

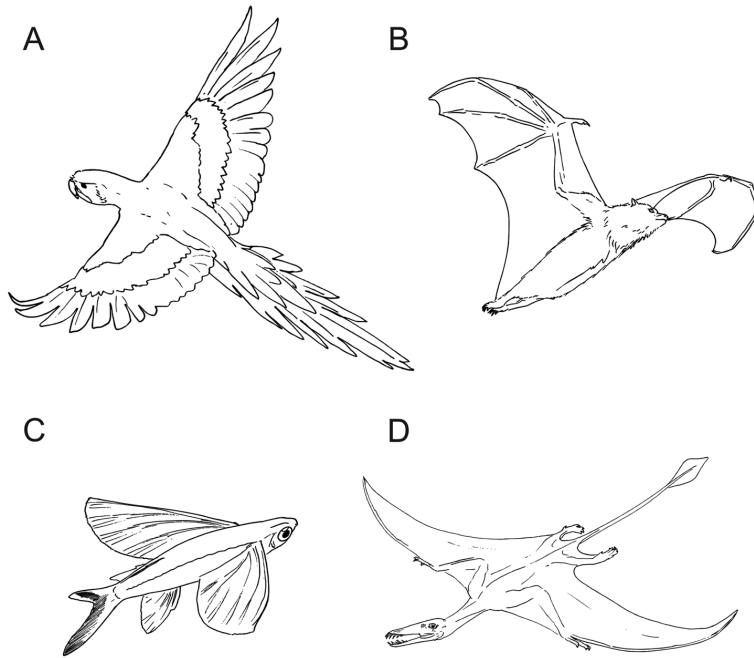


Figura V.14. Vertebrados voladores: A. ave moderna (guacamayo, Psittacidae); B, murciélago frugívoro (zorro volador Pteropodidae); C, pez volador (Exocoetidae); D, reconstrucción en vida de un pterosaurio ranforínquido.

Estos tres grupos de vertebrados voladores pueden cambiar el área, la figura y la posición del ala respecto del cuerpo durante el vuelo, incrementando la maniobrabilidad, particularmente en el despegue y el aterrizaje. Debido a su mayor diversidad nos centraremos en las alas de las aves, pero muchas de las problemáticas y/o aspectos de diseño descritos a continuación son comunes a las de otros vertebrados voladores.

Las alas de las aves se encuentran ubicadas por encima del centro de masa del cuerpo y tienen una estructura compleja, especialmente en el autopodio, donde los carpales distales se fusionan con algunos metacarpianos formando un **carpometacarpo** y solo quedan libres las falanges de tres dedos. La superficie de sustentación del ala, a diferencia de lo que sucede en pterosaurios y murciélagos, no está formada por un patagio sino por otros elementos tegumentarios, las plumas (Figura V.15), las que posibilitan un mayor abanico de estrategias aerodinámicas. Las plumas del ala son de diferente morfología y función con respecto a las del cuerpo: las **rémiges** o remeras son plumas grandes, largas y relativamente más rígidas. La parte distal de las remeras primarias (las más externas, insertas en el carpometacarpo) puede estar entrecortada, de manera que al separarse dejan hendiduras que reducen el arrastre (resistencia) de las alas.

A continuación veremos algunos conceptos elementales de aerodinámica muy útiles para el estudio de la locomoción aérea. Si bien los ejemplificaremos en las aves, son aplicables a todos los vertebrados voladores.

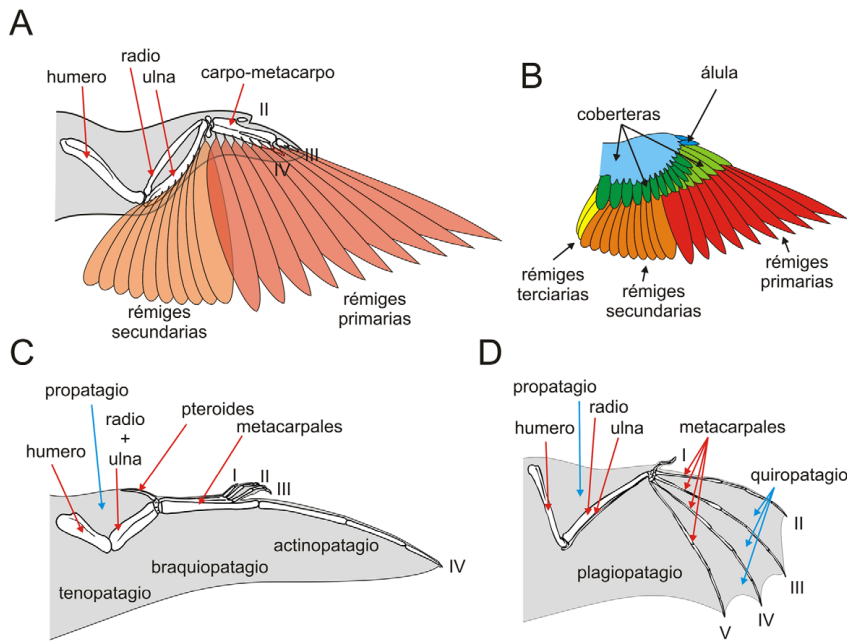


Figura V.15. Anatomía comparativa del ala. A, esqueleto del ala de las aves y plumas rémiges (remeras); B, restantes plumas del ala de las aves modernas; C, esqueleto y reconstrucción de las membranas que conformaban el ala de un pterosaurio (modificado de Elgin *et al.* 2011); D, esqueleto y membranas del ala de un quiróptero moderno.

Aerodinámica

En aerodinámica las alas y la cola constituyen, como ya vimos, planos de sustentación (Figura V.16) que pueden describirse matemáticamente mediante una serie de parámetros. La **envergadura** es la distancia total entre los extremos de ambas alas. La **cuerda** es la distancia entre el borde frontal del ala o **borde de ataque** y el posterior o **borde de salida**. La forma de la sección del ala se denomina **perfil**. El perfil suele no ser constante en toda la longitud del ala, sino que va disminuyendo hacia los extremos; lo mismo sucede con la cuerda. Por lo tanto, para caracterizar el perfil se calcula una **cuerda media**. La superficie dorsal del ala se denomina **extradós** y la superficie ventral intradós. El **espesor** es la distancia máxima entre el extradós y el intradós. La **curvatura** es la comba o arqueamiento del intradós y el extradós desde el borde de ataque al de salida.

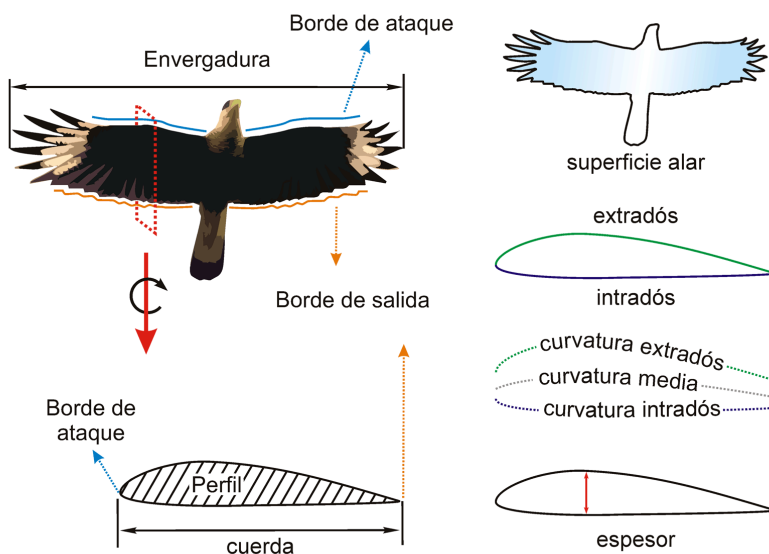


Figura V. 16. Rasgos del ala como plano de sustentación: envergadura, bordes de ataque y salida, cuerda, perfil, espesor, curvatura o comba, intradós y extradós.

La sustentación se produce por el paso de un flujo constante de aire por el plano de sustentación. Como el perfil se mueve respecto de la masa de aire en forma relativa, siempre haremos referencia al viento relativo. El principio físico de la sustentación se explica mediante el Teorema de Bernoulli que ya tratamos en Mecánica de fluidos (1). Al observar el perfil del ala notamos que el borde de ataque es más grueso que el borde de salida y que la superficie del extradós es más com-bada que la del intradós (Figura V.16). De modo que al dividirse el flujo de aire sobre ambos planos, la distancia a recorrer en la superficie dorsal es mayor y, para satisfacer el Teorema de Bernoulli, debe hacerlo a mayor velocidad. Entonces, para que se mantenga la constante k , si una partícula aumenta su velocidad v será a costa de disminuir su presión p , y a la inversa. La diferencia de presión producida entre el extradós y el intradós produce una resultante de fuerza perpendicular al perfil denominada **fuerza de sustentación**, que se define matemáticamente como:

$$L = 1/2 \rho v^2 A C_s$$

donde ρ es la densidad del aire, v la velocidad en un punto dado (el término $1/2 \rho v^2$ se denomina presión dinámica), A es el área del plano de sustentación y C_s es el coeficiente de sustentación que depende del tipo de perfil alar y del ángulo de ataque entre la cuerda alar y el flujo de aire (Figura V.17). Si se aumenta el ángulo de ataque es como si se aumentara la curvatura de la parte superior del perfil. Por lo tanto, también aumenta la diferencia de presiones y, en consecuencia, la sustentación. Sin embargo, un excesivo ángulo de ataque puede provocar un fenómeno conocido como **entrada en pérdida** (*stall* en inglés), al producirse un flujo turbulento sobre el ala que reduce drásticamente la sustentación al separar la capa límite de la superficie del ala. En el caso de las aves, el **álula** (el primer dedo) actúa como superficie hipersustentadora (*slat* en inglés) que canaliza hacia el extradós una corriente de aire de alta velocidad que aumenta la sustentación, permitiendo alcanzar mayores ángulos de ataque sin entrar en pérdida (Figura V.17).

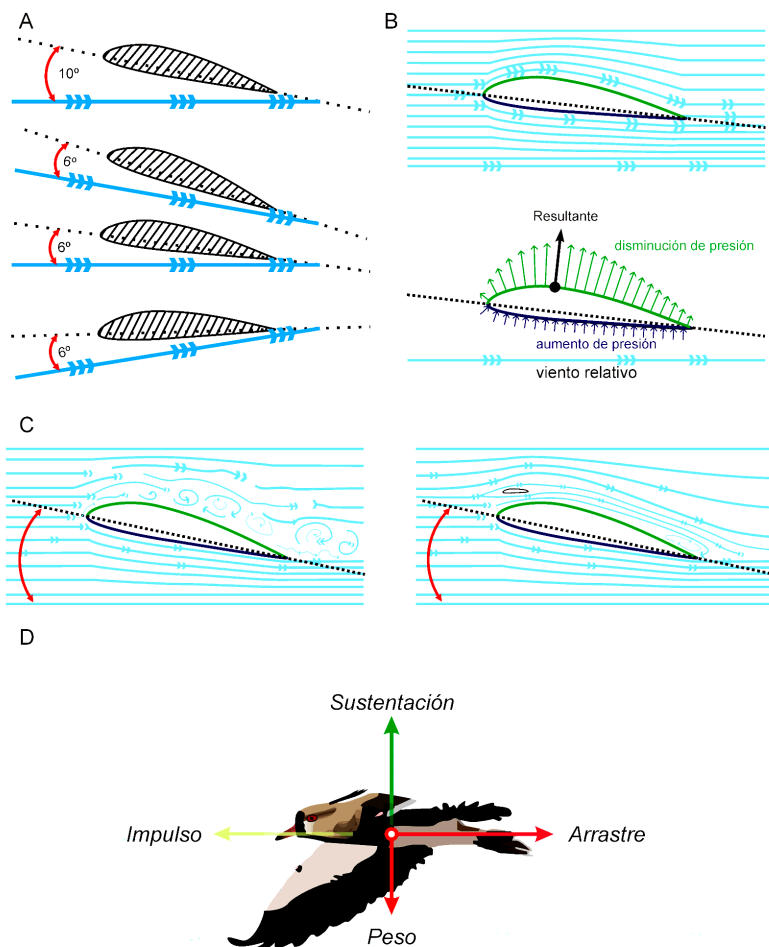


Figura V.17. A, viento relativo y ángulos de ataque respecto a la cuerda del ala (diferentes ángulos y diferentes posiciones con mismo ángulo); B, flujo laminar sobre el perfil alar, mayor velocidad sobre extradós que sobre intradós y centros de presión con la resultante de la fuerza de sustentación; C, entrada en pérdida y efecto del álula para restablecer el flujo laminar; D, pares de fuerzas sustentación/peso e impulso/arrastre sobre un vertebrado volador (tero).

El flujo de aire sobre el ala produce una fuerza llamada **reacción** que se descompone en **sustentación** (**L**, del inglés *lift*) y **arrastre** o resistencia (**D**, del inglés *drag*). Ambas aumentan con la velocidad del flujo de aire. La sustentación se opone al **peso** y el arrastre a la **fuerza propulsora (impulso)**. Resumiendo, las fuerzas básicas que actúan sobre el ave en vuelo son los pares contrapuestos sustentación/peso, por un lado, e impulso/arrastre o resistencia, por el otro (Figura V.17). La sustentación dependerá de la forma del perfil, la superficie alar, la densidad del aire (que disminuye con la altura), la velocidad del viento relativo y el ángulo de ataque de la cuerda. Basados en estos principios, se han desarrollado varios índices que permiten caracterizar el rendimiento de la forma del ala en diferentes situaciones.

La relación entre la envergadura y cuerda media del ala se denomina **alargamiento (A)**. A mayor alargamiento, menor arrastre. La relación entre **sustentación/resistencia (LD)** nos da una idea de la distancia horizontal recorrida por cada unidad que se desciende en la vertical, lo cual equivale a una forma proporcional de describir el ángulo de descenso. La **carga alar** es la masa del ave dividida por el área del ala. Cuanto menos carga alar, menos potencia o poder se necesita para sostener el vuelo. La mayoría de los murciélagos y paseriformes tienen valores bajos de carga alar. Las alas angostas y largas tienen valores altos de alargamiento, *LD* y carga alar, lo que en este último caso resulta particularmente útil en vuelo planeado de alta velocidad (es decir, con viento relativo elevado, por ejemplo en el albatros errante *Diomedea exulans* $A=18:1$, $LD= 40:1$ y $CA= 1,5$). Por el contrario, las alas anchas y cortas de muchos paseriformes y aves rapaces poseen valores bajos de alargamiento, *LD* y carga alar (para halcones y águilas, por ejemplo se obtienen valores cercanos a $CA= 0,9$ y $0,7$, respectivamente (Figura V.18).

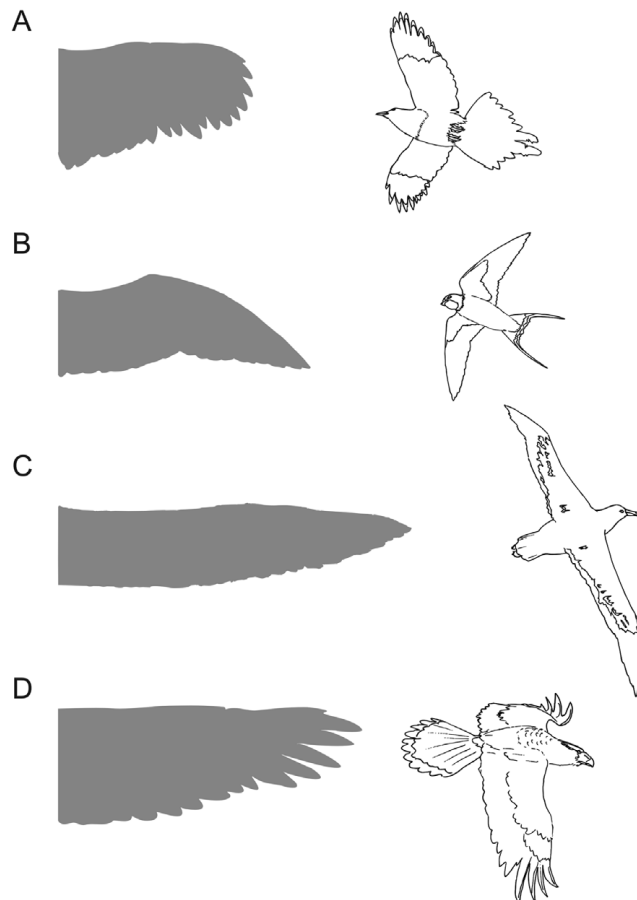


Figura V.18. Tipos de alas en vertebrados voladores: A, alas elípticas de baja carga alar (urraca); B, alas rápidas de baja carga alar (golondrina); C, alas para vuelo planeado de alta velocidad, de alto alargamiento típicas de aves marinas (albatros); D, alas de planeo de baja velocidad, de bajo alargamiento y alta sustentación (carancho).

Tipos de vuelo

En el **vuelo batido** (*powered flight* en inglés) la fuerza de propulsión viene dada por el movimiento ascendente y descendente de las alas, el aleteo. Durante el vuelo las aves suelen alternar fases con aleteo y sin aleteo (Figura V.19). Se han descrito dos patrones intermitentes: aleteo-planeo (con las alas extendidas) y aleteo-misil (con las alas plegadas contra el cuerpo). Mientras que el primero parece ser más económico que el aleteo continuo a bajas velocidades, el último modo es más eficiente a altas velocidades.

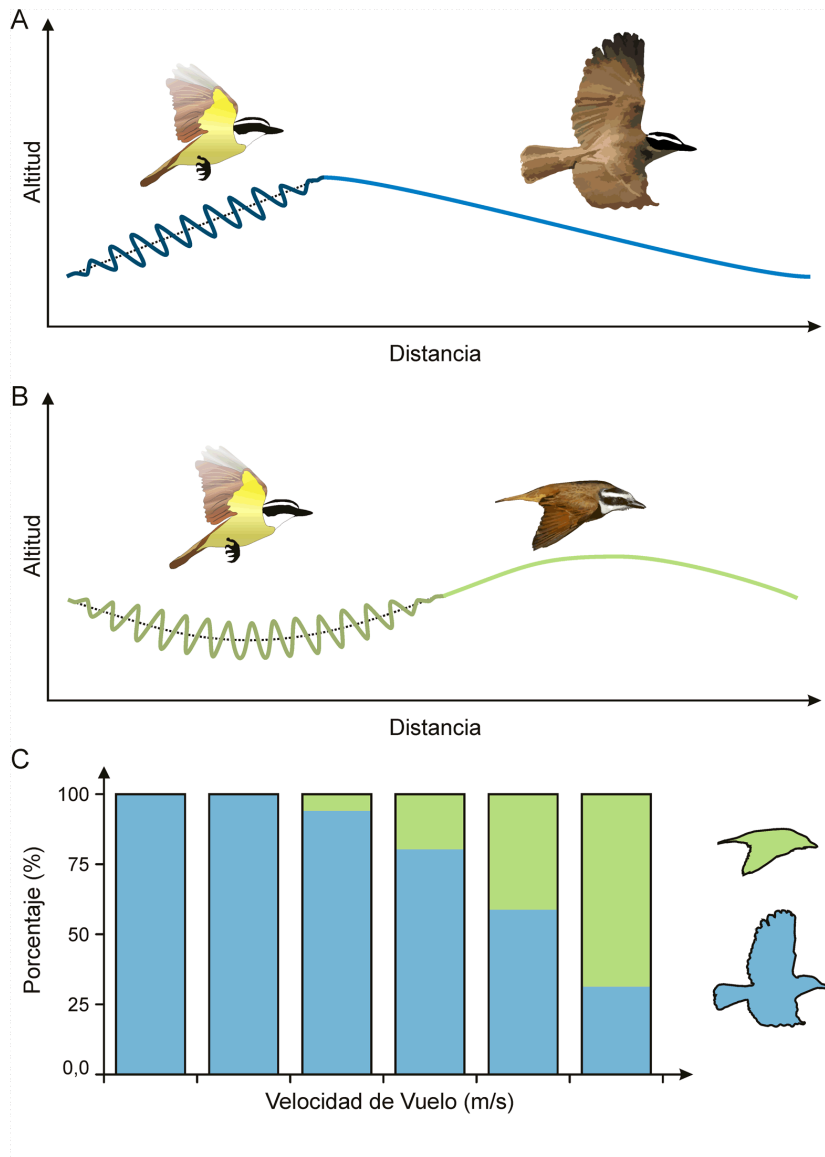


Figura V.19. Alternancia de vuelo batido con planeo y misil ejemplificados en el benteveo (*Pitangus sulphuratus*). A, trayectoria descrita en la secuencia batido-planeo; B, trayectoria descrita en la alternancia batido-misil; C, intervalos de vuelo no batido entre planeo y misil a diferentes velocidades (verde: misil; celeste: planeo); el modo planeo es más utilizado a bajas velocidades y el misil a velocidades altas.

En la primera fase de aleteo, se observan dos tipos de marcha clasificadas de acuerdo con el tipo de vórtice que generan: en anillo o continuo (Figura V.20). En la marcha de **vórtice en anillo** el aleteo solo genera sustentación durante el recorrido descendente del aleteo. En cambio, en la marcha de **vórtice continuo** se genera sustentación también en el recorrido ascendente. Independientemente de la forma del ala, la mayoría de las aves y los murciélagos utilizan una marcha de vórtice en anillo durante el vuelo lento. A velocidades más rápidas, las especies con bajo alargamiento (alas cortas y redondeadas) tienden a continuar en marcha de vórtice en anillo, mientras que las de altos valores de alargamiento (alas largas y puntiagudas) tienden a cambiar a marcha de vórtice continuo (Scholey, 1983; Rayner, 1991).

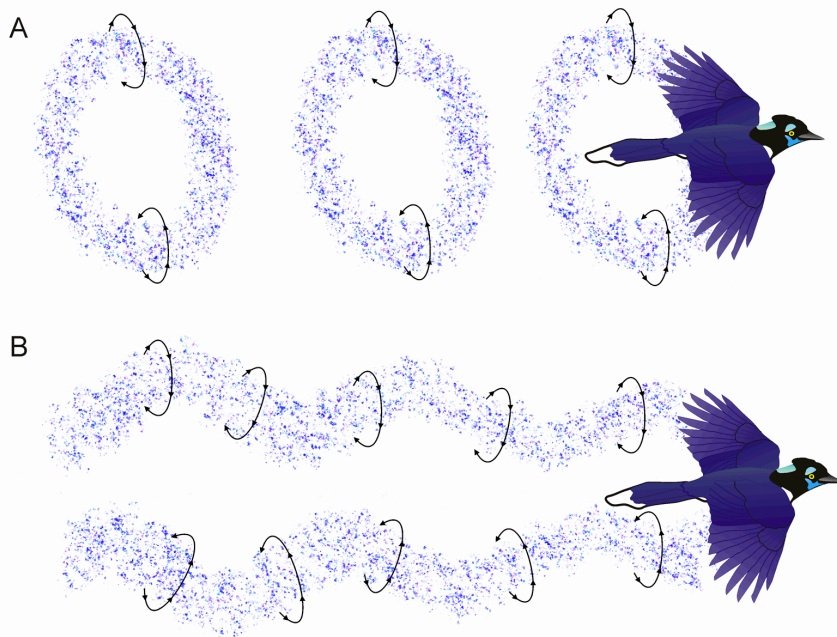


Figura V.20 Tipos de marcha durante el vuelo batido. A, cuando la sustentación se produce durante el recorrido descendente del aleteo (*downstroke* en inglés) se produce un vórtice en anillo; B, la sustentación se produce durante ambos ciclos del batido, descendente y ascendente (*upstroke*, en inglés) produciéndose un vórtice continuo (modificado de Tobalske y Dial, 1996).

La comprensión detallada de los movimientos de cada uno de los recorridos que realiza el ala durante el aleteo escapa a los objetivos del presente libro. En términos simplificados, la **parte interna del ala** (rémiges secundarias) tiene poco movimiento vertical y actúa como si estuviese planeando, pues genera **sustentación** la cual contrarresta la fuerza de gravedad. En cambio, la resultante en el extremo del ala (rémiges primarias) tiene además un componente anterior y produce también **propulsión**. Cuando la velocidad del vuelo a través del aire es constante, las fuerzas actuantes en el extremo e interior del ala producen un conjunto de vectores sumados en los que el empuje supera a la resistencia total y la sustentación iguala o supera a la masa corporal, por lo que el animal avanza horizontalmente o elevándose.

En el **planeo** (*soaring* en inglés) la fuerza que genera la propulsión y la sustentación es el peso, por lo que es característico de aves de gran tamaño (Figura V.21). Durante el vuelo planeado el ave siempre pierde altura respecto de la masa de aire, es decir que está cayendo respecto al aire circundante. Por lo tanto, para mantener o incrementar la altitud se aprovechan las corrientes de aire ascendentes. Estas se generan por obstrucción al viento en terrenos montañosos o barrancas, cuando una pared desvía el viento hacia arriba, o por calentamiento diferencial de la superficie del suelo en las planicies, formándose corrientes térmicas ascendentes llamadas comúnmente **térmicas** a secas. En el tope de las térmicas, el aire se enfría y vuelve a caer, por lo que el ave debe mantenerse volando en círculo. Las aves que vuelan en térmicas por excelencia son las rapaces, aunque las fragatas (Suliformes) aprovechan térmicas en el mar, en zonas exclusivamente tropicales y en condiciones muy inusuales.

Otra estrategia para ganar altura sin aletear consiste en aprovechar gradientes de viento, como lo hacen algunas aves marinas (Figura V.21). El albatros errante *Diomedea exulans* comienza a volar a favor del viento, atravesando capas cada vez más lentas pero aumentando su velocidad relativa al aire y consecuentemente la sustentación. Cerca de la superficie vira 180° y planea ahora en contra del viento, ganando altura y perdiendo velocidad respecto al suelo, pero no tanto en

relación con el aire (nótese la importancia del concepto de velocidad relativa), por lo que evita entrar en pérdida. Cuando las velocidades se estabilizan, el animal ha convertido mucha de la energía cinética en energía potencial y vuelve a ponerse de cola al viento. Así, es capaz de volar por muchas horas con escaso gasto energético, recorriendo gran cantidad de kilómetros.

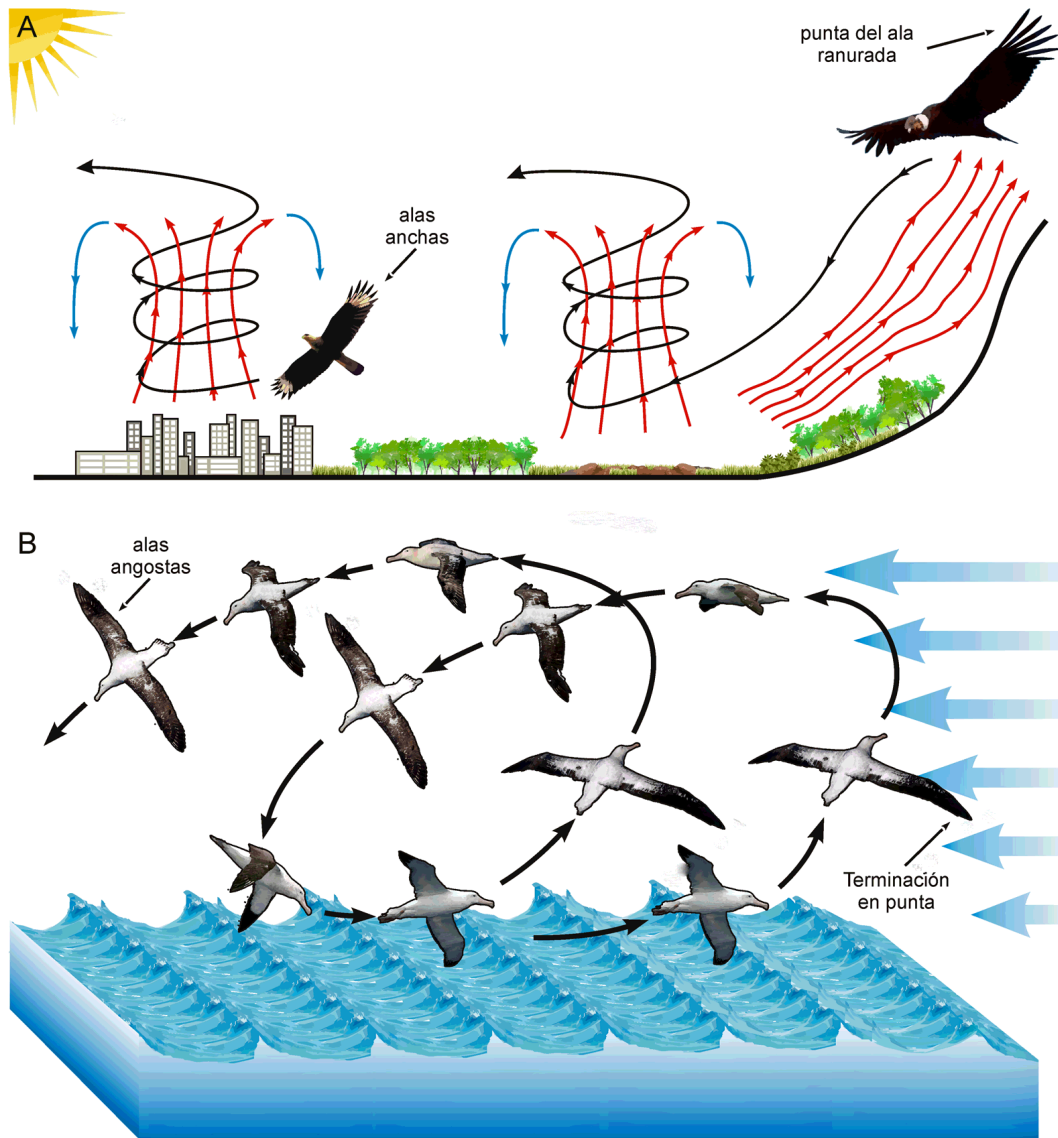


Figura V.21. Planeo. A, aves planeadoras que utilizan corrientes térmicas ascendentes ejemplificadas por el cóndor (zonas montañosas) y el carancho (llanuras). Flechas rojas: corrientes ascendentes (térmicas); flechas azules: corrientes descendentes. B, aves planeadoras en corrientes dinámicas marinas aprovechando el viento, ejemplificadas por el albatros errante. En negro la trayectoria seguida por el ave; flechas celestes: dirección y velocidad del viento.

Finalmente, existen aves que pueden efectuar un **vuelo estacionario**. Por ejemplo, muchas aves marinas lo logran volando a una velocidad igual a la del viento frontal, ya sea batiendo las alas o planeando. Otras aves como los halcones realizan vuelos estacionarios sobre su fuente de alimento batiendo las alas en condiciones de baja velocidad de viento. Muchos murciélagos son capaces también de vuelo estacionario. Los colibríes, voladores estacionarios por antonomasia, son capaces de realizar vuelos estacionarios manteniendo el cuerpo a unos 45° respecto a la horizontal y moviendo las alas en un patrón de ocho horizontal, gracias a la particular anatomía del hombro que les permite generar sustentación tanto durante el aleteo como durante la elevación del ala (Figura V.22).

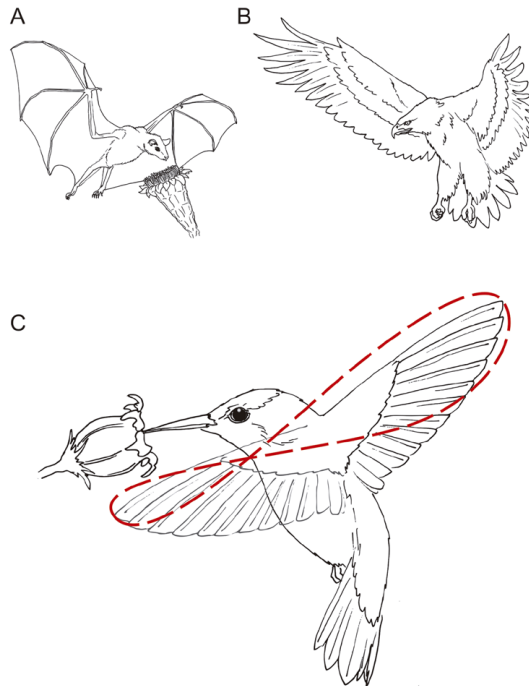


Figura V.22. Vuelo estacionario en vertebrados: A, murciélago nectarívoro; B, águila acechando; C, colibrí libando, en rojo el patrón en "8" descrito por la trayectoria de la punta del ala.

Potencia y costo energético del vuelo

La **potencia** (trabajo por unidad de tiempo) para el movimiento de las alas proviene de la musculatura. En las aves, mientras que el músculo pectoral mayor bate el ala, el músculo supracoracoideo actúa en la recuperación vigorosa que, combinada con el movimiento de las primarias, produce también empuje y evita la desaceleración (Figura V.23). El músculo supracoracoideo está más desarrollado en aves capaces de despegues rápidos o de vuelo estacionario batido.

Todas las aves tienen **tasas metabólicas altas**, pero muy especialmente aquellas que realizan vuelos batidos (aproximadamente siete a quince veces más que la tasa metabólica basal). También la velocidad influye sobre el costo energético del vuelo, siendo las velocidades más bajas y más altas las más costosas. Las más bajas (por ejemplo al despegar o aterrizar) requieren más energía por el incremento del flujo turbulento del aire y por consiguiente del arrastre inducido. El vuelo batido a alta velocidad es costoso porque requiere tasas mayores de aleteo y actividad muscular. En estas circunstancias los músculos trabajan en metabolismo anaeróbico, un régimen energético que no puede ser sostenido por largo tiempo. El despegue es un momento crítico del vuelo y generar el empuje de sustentación necesario implica estrategias diferentes dependientes del tamaño corporal: las aves más pequeñas despegan batiendo las alas con frecuencias muy elevadas, algo que es energéticamente costoso, mientras que las aves de mayor tamaño necesitan correr (carreteo) o arrojarse

desde sitios elevados para ganar la sustentación que no pueden alcanzar solo mediante el aleteo. El vuelo estacionario batido en condiciones de baja velocidad de viento (como en los colibríes y algunas aves rapaces) puede tomar aproximadamente el doble de potencia que la requerida para mantener una velocidad determinada. No es extraño que los colibríes se nutran de néctar, un alimento altamente energético.

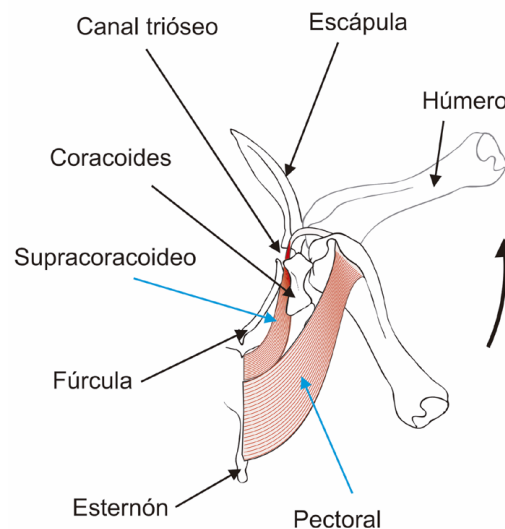


Figura V.23. Músculos pectorales del ala de las aves (vista anterior). Nótese como el músculo supracoracoideo se inserta en la cara dorsal del húmero, pasando a través del canal trióseo y actuando como elevador del ala y antagonista del pectoral (modificado de Liem *et al.* 2001).

Forma de las alas

Muchas aves tienen **alas elípticas**, caracterizadas por poco alargamiento, comba marcada y rémiges primarias con muchas ranuras, lo que facilita un vuelo lento y mucha maniobrabilidad (por ejemplo, paseriformes). Alas elípticas también se observan en murciélagos que vuelan entre la vegetación. Las **alas para vuelo rápido** son puntiagudas, con alargamiento moderado, poca comba y sin ranuras. Presentan carga alar alta, lo que provee mucha penetración en la masa de aire, por ejemplo para avanzar contra el viento (aves migratorias, por ejemplo los gansos, y también en murciélagos que viven en áreas abiertas). Las **alas para ascenso dinámico** son largas, angostas, con escasa comba y sin ranuras. Son típicas de aves marinas que requieren de un alto gradiente vertical de viento, con los últimos metros desacelerados por fricción (por ejemplo, el albatros). Las **alas para ascenso estático** tienen un alargamiento intermedio entre las alas elípticas y las de gran alargamiento; presentan baja carga alar, comba pronunciada y ranuras marcadas, proveen maniobrabilidad y son importantes para mantenerse dentro de columnas de aire ascendente (Figuras V.18 y 21). Este tipo de alas se observan además en algunos de los grandes murciélagos frugívoros de la familia Pteropodidae (véase Norberg y Rayner, 1987).

Aplicaciones en Paleobiología

Las aves y otros vertebrados como los murciélagos y los pterosaurios han evolucionado y arribado a una amplia diversidad de modos y tipos de vuelo. En ausencia de información preservada acerca del contorno de las alas, el tamaño corporal, la morfología de los elementos apendiculares y sus proporciones nos permiten hacer inferencias sobre la potencia, forma del ala, etc. Sin embargo, dado que se sabe que tanto las aves como los murciélagos actuales pueden alterar la forma y superficie de los planos de sustentación durante el vuelo, existen ciertas restricciones al aplicar los conocimientos que venimos explicando a vertebrados voladores extinguidos. A pesar de ello, pueden utilizarse diversos métodos para estimar algunos parámetros básicos, como carga alar y alargamiento, para con ellos realizar interpretaciones paleobiológicas.

El protocolo de estudios paleobiológicos que enunciamos al principio del libro propone como primer paso la estimación de la masa corporal, para lo cual puede aplicarse cualquiera de las aproximaciones descritas en el Capítulo IV. Veremos, entre otras cosas, ejemplos en los que diferentes estimaciones del tamaño corporal y de parámetros como la

tasa metabólica han resultado en hipótesis bastante diferentes acerca de las capacidades y estrategias de vuelo en vertebrados extinguidos.

Vizcaíno y Fariña (1999, 2000) reexaminaron las evidencias e hipótesis presentes sobre las capacidades para el vuelo de *Argentavis magnificens*, ave miocena perteneciente a la extinta familia Teratornithidae. Los restos de este animal, aunque bastante incompletos, resultan espectaculares por su enorme tamaño. Con una envergadura estimada entre 6 y 8 metros, es sin lugar a dudas el ave más grande conocida (Figura V.24). Su gran tamaño llevó a muchos investigadores a preguntarse si era realmente capaz de alzar el vuelo y cómo volaba. Para analizar esto, Vizcaíno y Fariña utilizaron estimaciones de masa realizadas previamente, incluyendo ecuaciones de regresión alométrica a partir de medidas disponibles en el ejemplar. Los valores publicados oscilaban entre los 60 y los 160 kg, mucho más grandes que las aves voladoras actuales de mayor tamaño (el cóndor andino *Vultur gryphus*, el albatros errante *Diomedea exulans* y la avutarda africana *Ardeotis kori*, los tres entre los 10 y los 16 kg). Utilizando estimaciones previas de la carga alar y el alargamiento por similitud geométrica con el cóndor, Vizcaíno y Fariña calcularon que *Argentavis* necesitaba desplazarse a una velocidad mínima relativa al aire de 40 km/h para poder generar sustentación suficiente para elevar sus 80 kg de peso promedio. En tierra y condiciones de aire calmado *Argentavis* hubiese requerido alcanzar esa velocidad relativa corriendo a una velocidad que solo aves corredoras especializadas como los ñandúes pueden alcanzar o realizando un batido completo de alas a más de tres metros de altura.

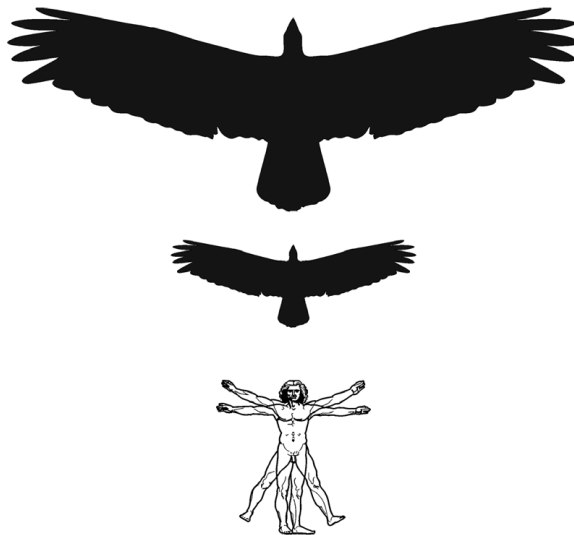


Figura V.24. Comparación de la silueta reconstruida de *Argentavis magnificens* con la silueta del cóndor andino y la figura humana. Modificado de Vizcaíno y Fariña (1999).

Los autores interpretaron que para generar sustentación *Argentavis* se dejaba caer desde cierta altura en zonas montañosas y/o aprovechaba fuertes vientos existentes en su amplio rango de distribución. Una vez en el aire realizaría mayormente vuelo planeado, aprovechando corrientes de aire ascendentes, como muchas aves rapaces de gran tamaño. Estudios previos asumían que esta ave era incapaz de desarrollar la fuerza suficiente para batir sus alas, pero Vizcaíno y Fariña calcularon un índice de resistencia del húmero, cuyo valor, al compararse con los de aves modernas (Tabla V.1), fue lo suficientemente elevado como para apoyar la hipótesis de que era capaz de soportar las fuerzas a que sería sometido con un vuelo batido intermitente.

<i>Argentavis magnificens</i>	36
<i>Teratornis merriami</i>	53
<i>Gymnogyps californianus</i>	54
<i>Diomedea exulans</i>	10

Tabla V.1. Índice de resistencia ($Z/amgx$ en Gpa-1) calculado para el número de *Argentavis magnificens* comparado con el del teratornítido *Teratornis merriami* de los depósitos de asfalto del Pleistoceno de Rancho La Brea (California), el cóndor de California *Gymnogyps californianus* y el albatros errante *Diomedea exulans*. Modificado de Vizcaíno y Fariña (1999).

Chatterjee *et al.* (2007) utilizaron un modelo de simulación por computadora para analizar las capacidades de vuelo de este animal. Estimando los parámetros necesarios (envergadura, cuerda, alargamiento, carga alar), compararon una serie de valores calculados (radio de giro, velocidades máximas y ángulos mínimos de planeo (Figura V.25) con los de varias aves actuales planeadoras y llegaron a conclusiones muy similares a las de Vizcaíno y Fariña (1999, 2000).

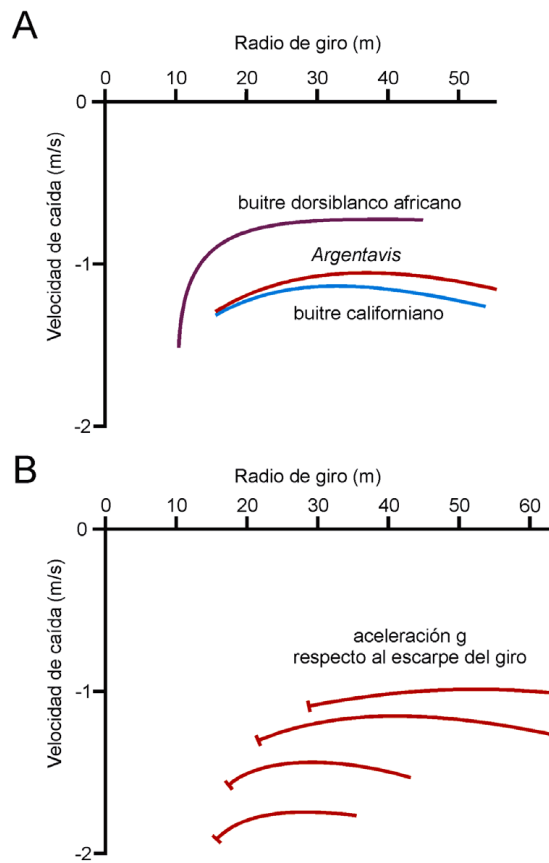


Figura V.25. Radio de giro *versus* velocidad de caída en el ascenso de corrientes térmicas. A, variación de la velocidad estimada con respecto al radio de giro en *Argentavis*, en comparación con los valores de dos buitres actuales. B, diferentes curvas velocidad/radio para *Argentavis*, mostrando cómo el radio de giro puede ser reducido aumentando la inclinación de las alas (escarpe del giro). Según los cálculos de Chatterjee *et al.* (2007), *Argentavis* podía volar con radios de giro cercanos a los 30m a una velocidad de caída de 1 m/s. Modificado de Chatterjee *et al.* (2007).

En el caso de los pterosaurios, la masa corporal ha sido tradicionalmente estimada a partir de modelizaciones del volumen del cuerpo, utilizando una densidad similar a la promedio de las aves modernas. Este método arroja masas corporales comparativamente menores con respecto a aves voladoras de envergadura y cuerda media similar (las que pueden estimarse a partir de proporciones de los miembros anteriores), lo que dio pie a afirmar que los pterosaurios eran formas voladoras excepcionalmente livianas, hipótesis soportada además por la neumaticidad de los huesos. Witton (2008) propuso utilizar el cociente masa ósea seca/masa total, el cual es idéntico en aves y mamíferos voladores, independientemente del tamaño, morfotipo y grupo sistemático. Utilizando este método, realizó estimaciones de masa cuyos resultados son hasta tres veces mayores en algunos casos a las estimaciones publicadas previamente (por ejemplo en el pterosaurio *Quetzalcoatlus*), lo cual tiene un impacto enorme en las inferencias acerca de la carga alar y por tanto de las capacidades y tipos de vuelo. Por ejemplo, la carga alar de *Pteranodon* calculada por Alexander (1985) a partir de una masa de 15 kg fue entre 33 y 60 N/m², mientras que Witton (2008), considerando una masa de 360 kg, obtuvo una carga alar de 135 N/m². Dado que se precisa estimar el área alar y la envergadura para calcular el alargamiento y, en conjunto con la masa corporal estimada, la carga alar, es necesario reconstruir en cierta medida la forma y extensión de la superficie de sustentación, en este caso la membrana. La extensión de la misma hacia la parte posterior del cuerpo se ha reconstruido de forma distinta (hasta las costillas, la cadera, el muslo, el tobillo o el pie, según las diferentes hipótesis; Figura V.26), lo cual condujo a estimaciones completamente disímiles de las capacidades de vuelo. Recientemente, especímenes excepcionalmente preservados de diversos grupos de pterosaurios muestran que la membrana se extendía hasta la pantorrilla o el tobillo (Witton, 2008; Elgin *et al.*, 2011). Esto no implica que no existieran entre los pterosaurios configuraciones alares de alto alargamiento, ya que el borde de salida de la membrana no necesariamente tenía que ser recto (Figura V.26).

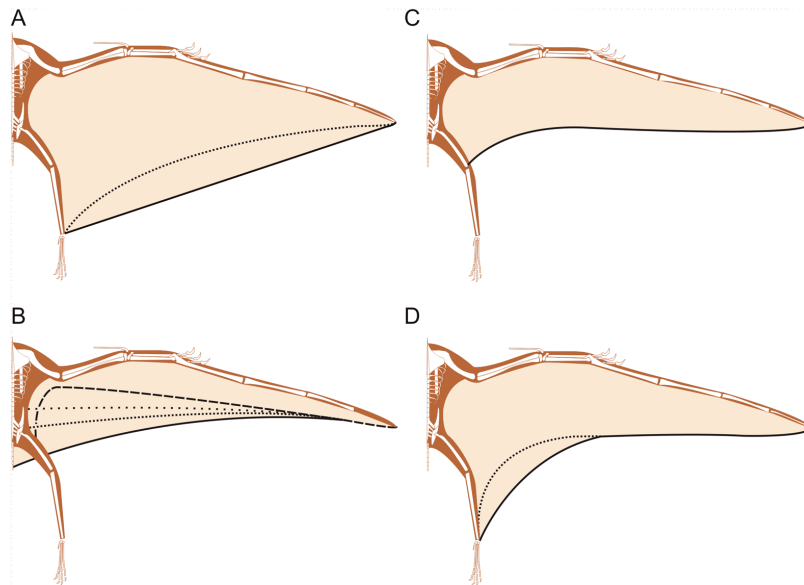


Figura V.26. Diferentes reconstrucciones de patagios en pterosaurios (modificado de Elgin *et al.*, 2011).

Con sus valores de masa corporal, superficie alar, alargamiento y carga alar, Witton (2008) analizó la diversidad de tipos de vuelo en pterosaurios mediante la construcción de un morfoespacio formado por la carga alar vs el alargamiento, incluyendo en el mismo valores de una variedad de aves y murciélagos. El rango de alargamiento entre los pterosaurios analizados por Witton es de 15 (entre 6,60 y casi 23), similar al rango que se observa en aves actuales (4,5 a 18). El morfoespacio ocupado por los pterosaurios es compartido con el de aves y murciélagos, lo que llevó a Witton a proponer una diversidad mucho mayor de tipos de vuelo que lo que se interpretaba tradicionalmente a partir de estimaciones de masas menores, aunque sin presentar formas comparables con las modernas aves buceadoras y zambullidoras (Figura V.27).

En lo que hace al despegue, tradicionalmente se proponía que los pterosaurios, especialmente los de mayor tamaño, se lanzaban desde sitios elevados. Esta inferencia se basaba en parte en la hipótesis de que habrían tenido muy pobre capacidad de locomoción en el suelo. Sin embargo, Padian y Rayner (1993) sugirieron que los pterosaurios serían capaces de correr o brincar sobre sus miembros posteriores para facilitar el despegue.

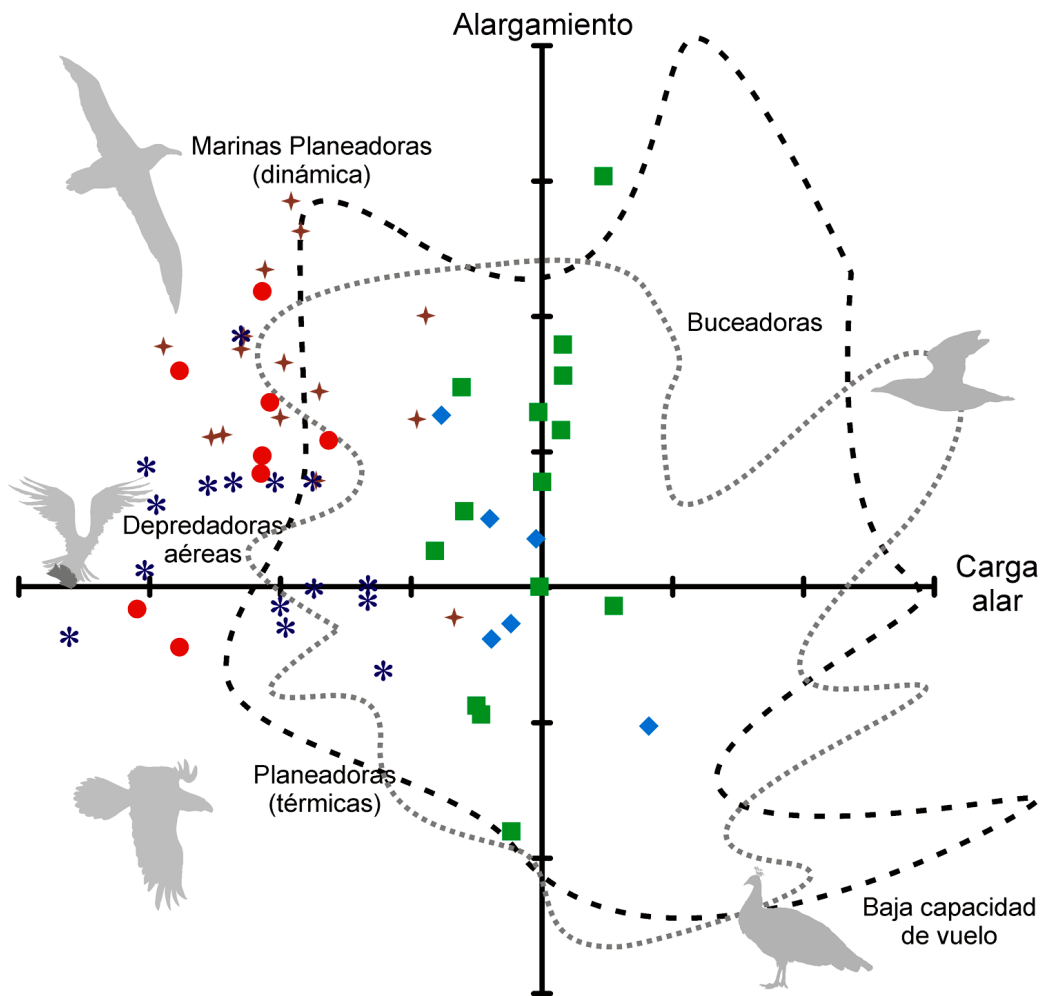


Figura V.27. Biplot de la carga alar (eje horizontal) versus el alargamiento (eje vertical), proyectando pterosaurios, aves y quirópteros. El contorno de línea rayada negra corresponde al morfoespacio de los quirópteros, mientras que la línea punteada gris delimita el morfoespacio de las aves. Los puntos de color corresponden a diferentes clados de pterosaurios (modificado de Witton, 2008).

Bibliografía de referencia

Hildebrand, M. y Goslow, G. (2001). *Analysis of Vertebrate Structure* (p. 635). John Wiley. 5ta Ed.

Kardong, K. (2007). *Vertebrados: Anatomía Comparada, Función y Evolución* (p. 800). McGraw-Hill- Interamericana de España. 4ta Ed.

Pough, F. H., Janis, C. M. y Heiser, J. B. (2013). *Vertebrate Life* (p. 720). New York: Prentice Hall. 9na Ed.

Liem, K. F., Bemis, W. E., Walker, Jr, W. F. y Grande, L. (2001). *Functional anatomy of the vertebrates: an evolutionary perspective* (p. 766). Harcourt College Publisher.

PREFERENCIA Y USO DEL SUSTRATO. LOCOMOCIÓN EN EL MEDIO TERRESTRE

Como se describió en el capítulo anterior, la transición al medio terrestre determinó cambios en la forma de soportar el peso corporal y desplazarse que se implementaron mediante importantes modificaciones en la columna vertebral, cinturas y miembros pares. Aún con cuerpos suficientemente pequeños para que el peso corporal no imposibilite la respiración, el aire no es suficientemente denso como para que una aleta caudal pueda producir empuje y proveer propulsión. La solución a este problema provino de cambios estructurales que ya estaban prefigurados en coanados ancestrales paleozoicos como *Acanthostega*, animales en los que el miembro quiridio actuaría como pértiga, ayudando a la propulsión y a maniobrar en un entorno tridimensionalmente complejo formado por cuerpos de agua con abundante vegetación sumergida. Pero fuera del agua la fricción contra el sustrato al arrastrar el tronco y los miembros resulta energéticamente costosa, por lo que los miembros deben actuar elevando el tronco y eventualmente a sí mismos para desplazarse. La acción de apoyar los miembros para producir empuje y alzarlos para cambiar el apoyo sin arrastrarlos, se puede definir como caminar a pasos. En los tetrápodos, los movimientos ondulatorios del cuerpo generados por la musculatura axial metamérica (como en los peces) mueven los miembros transversales hacia delante en una sucesión que permite que, teniendo el tronco despegado del sustrato, el centro de gravedad del cuerpo se encuentre siempre dentro de un triángulo con vértices en los tres miembros apoyados sobre el sustrato. La musculatura apendicular ayuda a la rotación de los miembros hacia delante y a tirar del cuerpo (Figura VI.1).

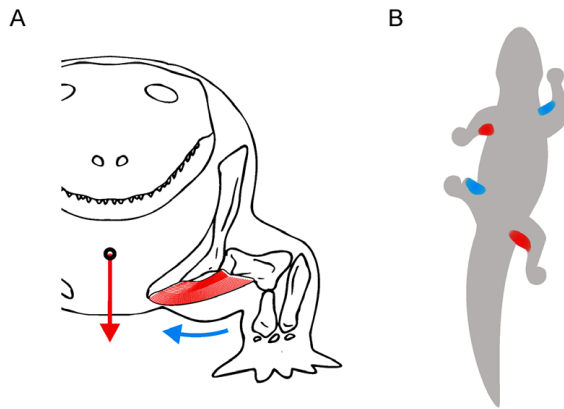


Figura VI.1. Soporte del cuerpo y locomoción en tetrápodos con postura esparrancada.

A, la palanca ejercida por la fuerza peso actuando a través del centro de gravedad (flecha roja) debe ser contrarrestada por la contracción de la musculatura aductora del miembro (flecha azul); B, los paquetes musculares en rojo son los que tiran de los miembros hacia atrás, propulsando el cuerpo hacia adelante, mientras que los paquetes musculares en azul son los que llevan los miembros hacia adelante para iniciar un nuevo paso.

POSTURA Y COSTE ENERGÉTICO DE LA LOCOMOCIÓN

La **postura** se define como la disposición del cuerpo de un animal cuando se encuentra inmóvil o en reposo, especialmente en relación a cómo su cuerpo es sostenido por los miembros. Como ya mencionamos, algunas configuraciones son más eficientes para la locomoción que otras. En las posturas **esparrancadas** de urodelos y saurios y, en menor medida cocodrilos, los miembros se disponen **transversales** al eje cráneo-caudal (axial) con el estilopodio (húmero o fémur) en posición prácticamente horizontal. Así, el torque generado por la fuerza peso actuando con un brazo de palanca igual a la longitud entre el centro de masa y el punto de apoyo (para simplificar diremos que es equivalente al largo del estilopodio; Figura VI.1) necesita ser contrarrestado todo el tiempo a menos que el animal arrastre el vientre por el sustrato. Obviamente, esta última opción sería muy costosa energéticamente por la fricción con el sustrato que se generaría. Levantar el cuerpo para evitar que eso ocurra implica un gran desarrollo de la musculatura aductora de húmero y fémur y de los elementos del esqueleto (coracoides, pubis) que le sirven de anclaje. La contracción de esta musculatura produce el acercamiento del estilopodio al plano sagital, elevando consecuentemente el tronco (como por ejemplo cuando se hacen "lagartijas" en el gimnasio). En esta postura, generalmente se mueve un miembro a la vez durante la locomoción, resultando en una gran estabilidad, ya que el centro de masa queda siempre ubicado a una altura baja dentro de amplios triángulos formados por el apoyo de tres miembros (Figuras VI.1 y VI.2).

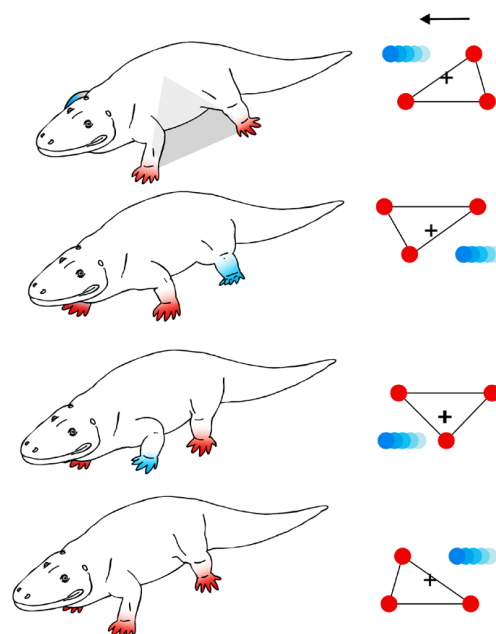


Figura VI.2. Tetrápodo caminando a pasos. A la izquierda, un tetrápodo idealizado moviendo los cuatro miembros (la secuencia avanza de arriba abajo y el animal se desplaza de derecha a izquierda). A la derecha, esquema indicando los puntos de apoyo de los miembros en el sustrato (círculos rojos) y el miembro que es elevado en el aire para avanzar a un nuevo punto de apoyo (azul). Nótese que el centro de masa (cruz negra) se encuentra siempre dentro de un triángulo formado por los miembros apoyados en el sustrato. Modificado de Liem *et al.* (2001).

La postura tiene, además, relación con la respiración y el metabolismo. En los tetrápodos con miembros transversales, la inhalación y exhalación se producen como consecuencia de la contracción de la musculatura del tronco. Cuando el animal camina, la flexión lateral del cuerpo que provocan los movimientos ondulatorios fuerza al aire a pasar del lado que se comprime al que se expande y, como consecuencia, no se inhala aire fresco (Figura VI.3). Por lo tanto, durante la marcha no hay intercambio gaseoso, o es muy reducido, y el oxígeno disponible en sangre no es suficiente para oxidar la glucosa y producir suficiente energía, por lo que el animal se ve forzado a detenerse para renovar el aire y volver a metabolismo aeróbico. Algunos saurios con cuerpos cortos pueden elevarse sobre los miembros posteriores para correr, cosa que no es posible para los de cuerpo largo. Los cocodrilos cazan al acecho, con ataques abruptos a gran velocidad que no pueden mantener si no son exitosos inicialmente. Estos arrebatos de velocidad generan e hidrolizan gran cantidad de ATP (adenosín trifosfato, biomolécula energética básica del metabolismo celular), agotan los sistemas estabilizadores (*buffer*) de los tejidos y producen acidosis por acumulación de ácido láctico, por lo que luego deben descansar mientras la sangre se oxigena.

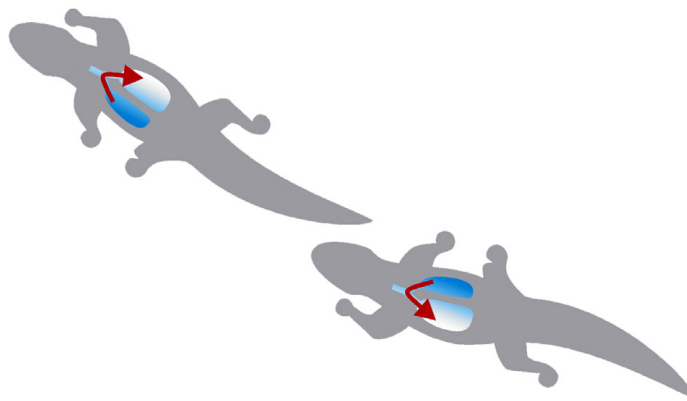


Figura VI.3. Respiración durante la locomoción de un tetrápodo con postura esparrancada. La flexión de un flanco del cuerpo aumenta la presión sobre el pulmón de ese lado, mientras que la extensión del otro flanco la disminuye en el otro, forzando al aire a pasar del primero al segundo.

En la historia de los tetrápodos, al menos dos linajes completamente separados de amniotas desarrollaron la **postura parasagital**: arcosaurios y terápsidos, representados actualmente por aves y mamíferos, respectivamente. En la postura parasagital el componente vertical del peso es transmitido directamente a través de las diáfisis de los huesos largos de los miembros prácticamente sin generación de un momento transversal. Los triángulos de apoyo son mucho más estrechos con respecto a la altura del centro de masa (Figura VI.4) que en los animales con postura esparrancada. Sin embargo, su estabilidad dinámica les permite elevarse y descender a cada paso sin arrastrar el cuerpo por el sustrato, lo cual es energéticamente menos costoso. Asimismo, pueden reducir su **factor de seguridad** (ver más adelante) y mantener menor cantidad de miembros apoyados sobre el sustrato al mismo tiempo, diversificar el tipo de marchas e incrementar la maniobrabilidad. En el esqueleto apendicular, el acetábulo y la fosa glenoidea se desplazan ventralmente acompañando el cambio en la postura de los miembros. Particularmente en la cintura escapular de los mamíferos, la posición de los miembros directamente debajo de la escápula desplaza las fuerzas actuantes sobre la línea media a la escápula. Consecuentemente esta aumenta su rol en la locomoción y soporte del peso, mientras que los elementos mediales (clavícula, interclavícula, coracoides y procoracoides) se reducen. En la pelvis se reducen también los sitios de origen de la musculatura aductora y se produce un cambio en la orientación de los músculos para favorecer el empuje hacia delante. El codo está dirigido hacia atrás y la rodilla hacia delante, mientras que la mano y el pie se dirigen hacia delante. El estilopodio no rota sobre su eje cuando se produce la retracción en la fase propulsiva. Durante esta fase la escápula rota hacia atrás, de manera que la cavidad glenoidea se mueve caudal y centralmente, lo que incrementa la longitud del paso.

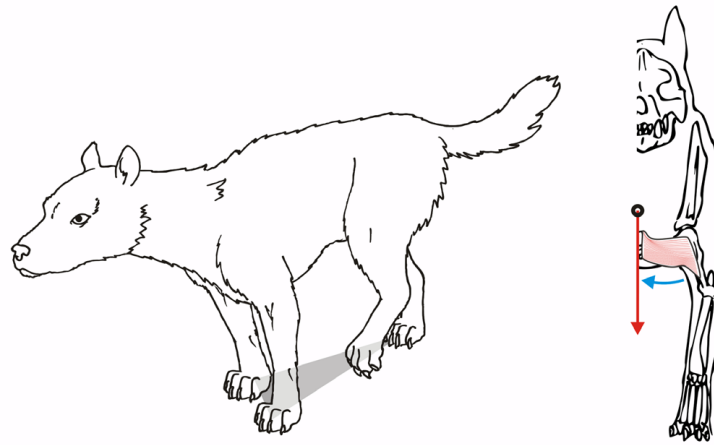


Figura VI.4. Postura parasagital en amniotas. Nótese, en comparación con las Figuras VI.1 y VI.2, la mayor estrechez del triángulo de apoyo (izquierda) y la menor longitud de la palanca ejercida por la fuerza peso (flecha roja) con la consecuente menor corrección postural realizada por la musculatura aductora del miembro (flecha azul) (derecha).

La postura parasagital está vinculada con la evolución de un **sistema respiratorio más eficiente**. Como vimos, los tetrápodos con postura esparrancada sufren una reducción de la ventilación durante la marcha por la ondulación del tronco. Los mamíferos no flexionan la columna lateralmente, sino verticalmente, lo cual mejora la ventilación durante la marcha. En cada paso, la inercia empuja las vísceras hacia adelante aumentando la presión sobre los pulmones y forzando el aire a salir. Cuando el animal se extiende en la zancada, las vísceras se desplazan hacia atrás, aumentando el espacio en la cavidad celómica, lo que produce presión negativa sobre los pulmones y, consecuentemente, el aire ingresa en gran medida pasivamente. Los movimientos de las vísceras están modulados además por un **diafragma** muscular, esencial para las altas tasas de metabolismo que estos animales desarrollan en su actividad. En descanso, el diafragma es convexo anteriormente y se aplana cuando la musculatura se contrae, expandiendo la cavidad y reduciendo la presión sobre los pulmones (**inspiración o inhalación**). Cuando se relaja se comba anteriormente y aumenta la presión, produciendo la **exhalación o espiración** (Figura VI.5). Como consecuencia de estas altas tasas de ventilación durante la actividad ocurriría un aumento de la desecación de la mucosa pulmonar. Los mamíferos han resuelto este problema mediante el desarrollo de expansiones óseas laminares (**turbinales**) cubiertas de epitelio ricamente vascularizado ubicadas dentro del vestíbulo nasal, las cuales calientan y saturan de vapor de agua el aire que ingresará a los pulmones.

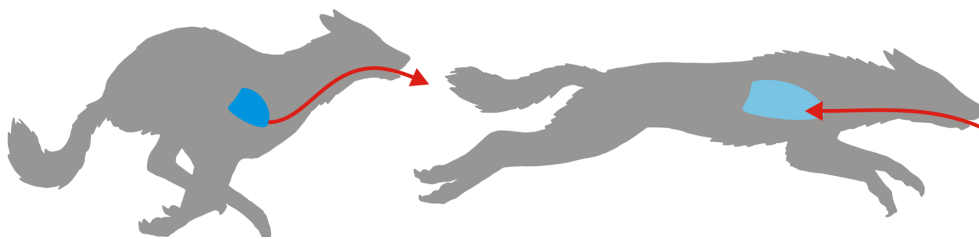


Figura VI.5. Respiración durante la carrera de un tetrápodo con postura parasagital. Cuando la columna se flexiona verticalmente aumenta la presión sobre ambos pulmones forzando la exhalación. Al extenderse el dorso la presión sobre los pulmones disminuye favoreciendo la inhalación pasiva.

Especializaciones de los miembros y del tronco en tetrápodos con miembros con disposición parasagital

A lo largo de su evolución los mamíferos desarrollaron una diversidad de diseños que les han permitido adaptarse a los más variados ambientes y formas de vida y cubrir el más amplio rango de tamaños dentro de los vertebrados. Algunas de estas especializaciones han sido reconocidas, con mayor o menor grado de desarrollo, también en arcosaurios con miembros con disposición parasagital, por lo que el entendimiento de estos diseños es relevante para su interpretación paleobiológica, especialmente en dinosaurios no avianos (Carrano, 1999). Aquí haremos una breve presentación de esta diversidad, mientras que algunos aspectos más específicos serán tratados en las secciones siguientes.

Los mamíferos más primitivos son de tamaño relativamente pequeño y los miembros forman ángulos más o menos cerrados entre el estilopodio y el zeugopodio. La mano y el pie se apoyan casi totalmente sobre el sustrato (plantígrados). Esta conformación les permite lograr altas aceleraciones, pero de corta duración por su alto costo energético.

En los grupos que se especializan en la carrera, los dos segmentos distales (zeugopodio y autopodio) se alargan con relación al segmento proximal, las articulaciones permiten su rotación solo en dirección antero-posterior y la postura cambia hasta que el pie apoya en el sustrato solamente sobre los dedos o aún sobre las uñas engrosadas en pezuñas. El ejemplo más extremo es el del caballo, en el que los dedos laterales se han reducido hasta desaparecer y todo el peso descansa sobre el casco que cubre la última falange del dedo medio (dedo III).

En los elefantes, los cuadrúpedos actuales de mayor tamaño, el segmento proximal se hace más largo que los restantes y los miembros se disponen de forma completamente vertical, de manera que todas las fuerzas se alinean en una columna ósea que soporta el peso prácticamente sin acción muscular.

Los canguros y algunos roedores se especializan en saltar utilizando sus miembros posteriores. En estos los segmentos distales son muy alargados, lo que incrementa la velocidad de despegue y la amplitud del salto. En cada caída los ligamentos del pie almacenan energía que se libera extendiendo el pie al despegue siguiente, por lo que resulta un modo de locomoción energéticamente muy económico.

En otros mamíferos terrestres las mayores especializaciones se encuentran en los miembros anteriores. Pueden ser alargados y con manos en forma de gancho para balancearse de rama en rama (gibones, primates de la Familia Hylobatidae), o robustos para la inserción de una musculatura poderosa y con fuertes garras para cavar (armadillos), o estilizados y tener dedos alargados para sostener una membrana que les permite realizar un vuelo batido (murciélagos o Chiroptera; Figura VI.6).

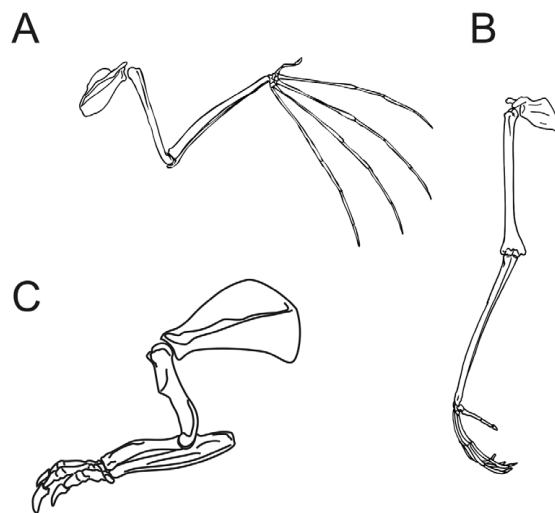


Figura VI.6. Especializaciones de los miembros anteriores de los mamíferos: A, ala de un murciélago (Chiroptera, volador); B, miembro prehensor de un gibón (Primate, arborícola); C, miembro cavador de un armadillo (Xenarthra, cavador).

LOCOMOCIÓN EN TETRÁPODOS

El ciclo del paso

Los tetrápodos avanzan por una sucesión cíclica de pasos. El ciclo se inicia cuando el pie se apoya sobre el sustrato y, aprovechando la fricción, acelera el cuerpo y lo mueve hacia delante (**fase propulsiva**). Luego el pie es elevado y adelantado en preparación para la ubicación del siguiente pie (**fase de vuelo, oscilación o de recuperación**). Al menos un miembro debe despegar del sustrato y permanecer en el aire por un momento hasta que alcance el nuevo sitio de apoyo (Figura VI.7). En esta situación la estabilidad se mantiene mediante cambios posturales continuos que involucran gran parte de la musculatura del cuerpo, los miembros, las cinturas y la columna vertebral.

La longitud de un paso es la distancia total que avanza el cuerpo durante la fase propulsiva de un ciclo de paso. El ciclo completo de movimiento de todos los miembros es una **zancada** (stride en inglés). En humanos el ciclo representa la distancia recorrida entre la pisada de un pie hasta la siguiente pisada del mismo pie y la zancada representa el desplazamiento total después del ciclo de ambas piernas. Pero en los cuadrúpedos la zancada consta de cuatro ciclos (uno por miembro). O sea que su longitud se mide desde la primera ubicación de un pie sobre el sustrato hasta la siguiente (Figura VI.7). Durante la zancada existe un compromiso entre generar un empuje adecuado para movilizarse y mantener el equilibrio del cuerpo. Todos los que han andado en bicicleta conocen al menos en forma intuitiva este compromiso entre velocidad y estabilidad.

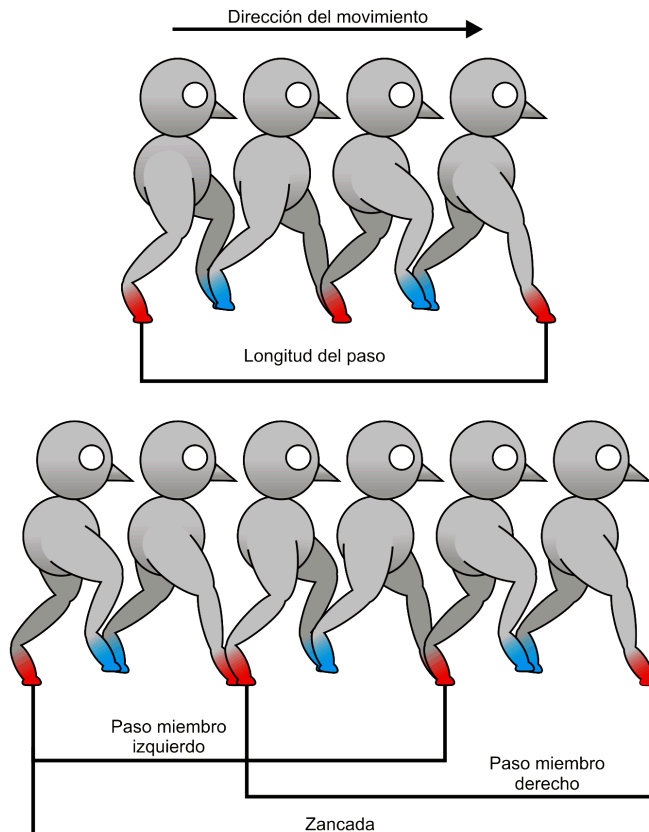


Figura VI.7. Ciclo del paso. Arriba, ciclo del paso en un bípedo idealizado: el paso incluye una fase propulsiva (rojo), con el miembro de un lado apoyado en el suelo, y una fase de vuelo (azul), en la que el mismo miembro se eleva para moverse al nuevo punto de apoyo. Abajo, zancada: esta comprende el ciclo de paso completo de todos los miembros (en este caso, solo dos miembros).

Velocidad del desplazamiento

Existen dos maneras de incrementar la velocidad: aumentar la **longitud de la zancada** (dando pasos más largos) y aumentar la **frecuencia de zancada** (dando más pasos por unidad de tiempo). La primera es menos costosa energéticamente. Se puede usar la bicicleta como un análogo: en una bicicleta con cambios, pasar a un cambio con mayor relación plato/piñón es equivalente a aumentar la longitud de la zancada, pero en una bicicleta sin cambios no hay otra alternativa que pedalear más rápido, lo que es equivalente a aumentar la frecuencia de zancada y requiere mayor inversión de energía. El alargamiento de la zancada es por lo tanto la forma más frecuente para incrementar la velocidad. Evolutivamente la cupla forma-función se manifiesta como un alargamiento de los miembros: animales con miembros más largos pueden cubrir mayor distancia con un paso y, por lo tanto, su velocidad es mayor.

Existen diversas estrategias desde el diseño corporal para aumentar la longitud y/o la frecuencia de zancada. Una alternativa es aumentar el largo efectivo de los miembros (Figura VI.8). En primera instancia se puede modificar la postura del autopodio. Los tetrápodos más generalizados son **plantígrados**: apoyan en el sustrato los dedos, los metapodiales y a veces los basipodiales. La superficie de apoyo es amplia, maximizando las fuerzas de fricción y aumentando el agarre y la estabilidad, por lo que muchos tetrápodos trepadores son plantígrados. Los animales **digitígrados** apoyan en el sustrato únicamente los dedos. Es una forma relativamente sencilla de aumentar la longitud efectiva del miembro y por consiguiente de la zancada, obviamente en detrimento del agarre y la estabilidad. Algunos animales cambian la postura del pie dependiendo de si necesitan mayor velocidad o mayor agarre (por ejemplo, muchos félidos se vuelven plantígrados al cazar). Los humanos al correr a gran velocidad lo hacemos en puntas de pie. Es probable que la digitigradía apareciera evolutivamente como una primera solución para aumentar el largo de zancada en las formas que necesitaban desplazarse a mayor velocidad, a lo que se añadió un aumento de la longitud relativa de los metapodiales y dedos. El extremo del pie apoyado en el sustrato, el tobillo como pivote y el talón como anclaje del músculo gastrocnemio forman una palanca de primera clase (ver Capítulo II, Biomecánica): el aumento de la longitud relativa del segmento metapodio-acropodio implica (especialmente en mamíferos) un aumento en la velocidad en detrimento de la fuerza. Algunas formas llevan la especialización al extremo de apoyar en el sustrato solamente la falange ungueal y son llamados **ungulígrados** (por ejemplo los ungulados).

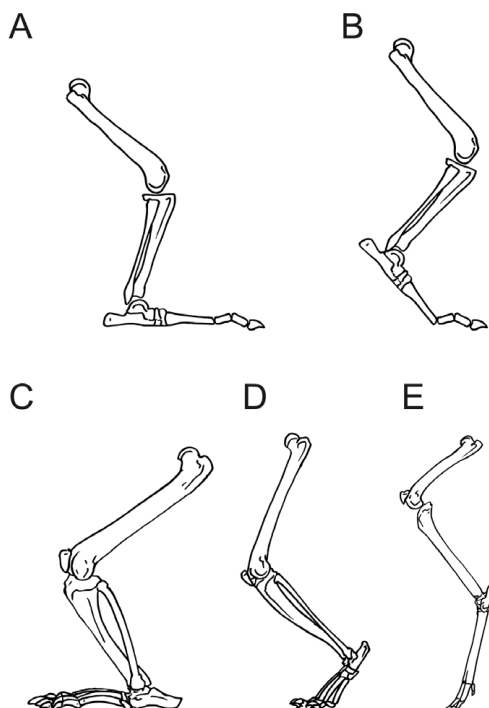


Figura VI.8. Alargamiento efectivo del miembro. Arriba, alargamiento producido por un cambio postural de plantígrado (A) a digitígrado (B). Abajo, alargamiento debido a un cambio en las proporciones de los miembros desde un modo plantígrado (C, oso panda), pasando por uno digitígrado (D, puma) hasta uno unguilígrado (E, huemul). Modificado de Liem et al. (2001).

A este cambio en la postura del pie le sigue un alargamiento de los elementos distales del miembro (zeugopodio y especialmente autopodio; Figura VI.8). Esta estrategia favorece diseños con miembros elongados, en general con postura digitigrada. Muchos de los músculos tienen inserciones más cercanas a las articulaciones, lo que implica menor acortamiento muscular para producir zancadas más largas, dado que de acuerdo a

$$V_o = V_i l_o / l_i$$

las velocidades de salida (V_o) se incrementan acortando la distancia entre la inserción y la articulación (acortando el brazo de momento de entrada l_i se optimiza la velocidad en detrimento de la fuerza, como ya vimos en el Capítulo II). Así, la relación l_o / l_i suele ser mucho mayor en animales adaptados a la carrera que en animales más generalizados. Sin embargo, los miembros deben retener cierto compromiso entre velocidad y fuerza. En general los tetrápodos tienen algunos músculos con brazos de momento altos (por ejemplo, los músculos semimembranoso y semitendinoso en el miembro posterior) que actúan sinérgicamente con otros de brazos de momento muy cortos (por ejemplo, los músculos ilio-psoas y glúteos).

La estrategia anterior se vincula con otra forma de aumentar la frecuencia de zancada: reducir la inercia del miembro disminuyendo la masa del extremo distal. En las formas adaptadas al desplazamiento veloz sostenido, la masa principal de la musculatura está ubicada cerca del cuerpo (en el estilopodio) y la fuerza es transmitida distalmente a los puntos de aplicación por medio de largos tendones. De esta manera, al aligerar la porción distal del miembro, disminuye su inercia y el movimiento se produce más fácil y eficientemente, con menor gasto energético (Figuras VI.8 y VI.9). Los tendones largos, además, colaboran almacenando energía elástica. Es usual la reducción en el número de dígitos.

Otra forma de aumentar la longitud de la zancada es incrementar la distancia que recorren los miembros mientras no están en contacto con el sustrato (Figura VI.10). Los saurios y cocodrilos al caminar flexionan el tronco en el plano horizontal (frontal), aumentando la distancia recorrida por el cuerpo durante la fase de **vuelo** de cada miembro. Este mecanismo es análogo al de muchos mamíferos, aunque uno de los ejemplos más notorios lo constituye el chita (*Acynonyx jubatus*), que da grandes saltos hacia delante con una flexión extrema de la columna en sentido dorsoventral.

Evolutivamente, incrementar la frecuencia de zancada no es tan común como aumentar su longitud. Un miembro corto facilita la oscilación al disminuir la inercia del miembro e incrementa la frecuencia de zancada, pero acorta la longitud de

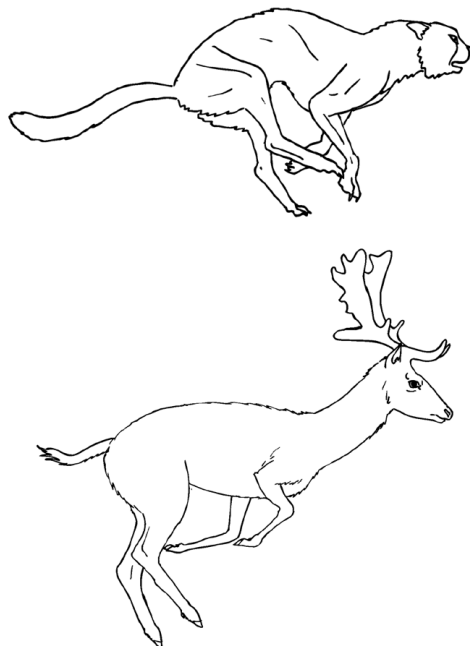


Figura VI.9. Reducción de la inercia del miembro en la fase de vuelo o recuperación mediante la flexión de sus diferentes segmentos.

la misma y, por lo tanto, compromete la velocidad. Muchos animales flexionan los miembros en la fase de recuperación, incrementando la frecuencia de oscilación hacia delante (reduciendo el radio aumenta la velocidad angular) y lo extienden lo máximo posible justo antes de apoyar en el sustrato.

En general los tetrápodos adaptados a la velocidad utilizan simultáneamente diferentes estrategias para aumentar la velocidad, ya sean de diseño (como por ejemplo la postura digitígrada, alargamiento del zeugopodio y estilopodio, musculatura concentrada proximalmente y reducción en el número de dígitos, (Figura VI.8), como comportamentales (por ejemplo la flexión en la fase de recuperación - Figura VI.9). Volveremos sobre esto más adelante.

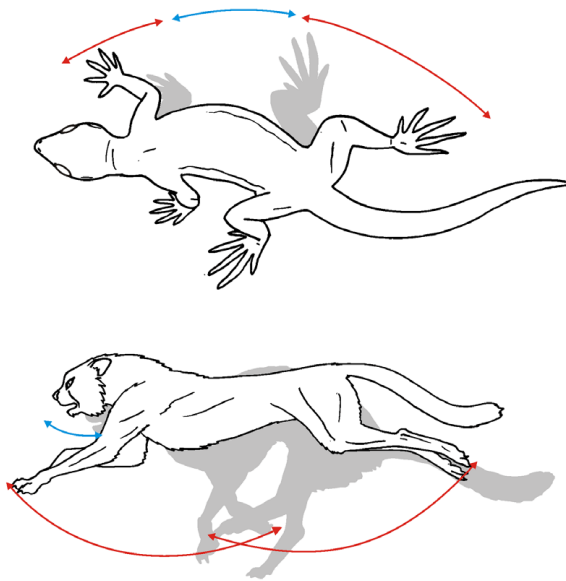


Figura VI.10. Ganancia en la longitud total recorrida por los miembros gracias a la ondulación del tronco. Arriba, ondulación lateral en un lagarto, abajo ondulación dorsoventral en un mamífero. Las flechas rojas describen simplícidamente el recorrido de cada miembro, mientras que las flechas azules representan la longitud adicional agregada por la ondulación del tronco. Tomado de Hildebrand y Goslow (2001).

Marcha

Se define **marcha** (*gait* en inglés) como el patrón de contacto de los pies con el sustrato durante una zancada. El tipo de marcha que se utiliza en la locomoción depende del tamaño del animal, de la postura y longitud de los miembros, de la velocidad y de las características del terreno. Así, es común que la mayoría de los animales modifiquen el tipo de marcha dependiendo del contexto.

El movimiento de los miembros durante la marcha puede ser expresado en términos cuantitativos mediante dos descriptores. Uno es el **factor de seguridad**, la proporción de la duración de la zancada con que cada pie está apoyado sobre el sustrato. El otro es la **fase**, el momento (expresado como proporción o porcentaje) de la zancada en el cual cada pie toca el sustrato. A medida que aumenta la velocidad de desplazamiento, existe una tendencia a disminuir el tiempo de contacto de cada pie con el sustrato; esto es equivalente a decir que disminuye el factor de seguridad.

Las marchas se clasifican en marchas simétricas y asimétricas. En las **marchas simétricas** los miembros de cada par (anterior y posterior) se mueven con una fase de 0,50, es decir, que están espaciados por la mitad del intervalo de zancada o, lo que es lo mismo, apoyan en el sustrato a intervalos de tiempo regulares. En las **marchas asimétricas** los miembros anteriores están en una fase más estrecha entre sí que con los posteriores y viceversa, es decir que los miembros no apoyan en el sustrato a intervalos de tiempo regulares. Cuando un par de miembros se acerca al sustrato, el más anterior (*leading* en inglés) contacta después, pero siempre delante del más posterior (*trailing* en inglés). Estas marchas pueden ser menos estables que las simétricas, pero incluyen siempre una etapa aérea (**suspensión**) en el ciclo; es decir, un intervalo en el que los cuatro miembros están despegados del sustrato y durante la cual se incrementa notablemente la longitud de la zancada (Figura VI.11). Obviamente, durante la fase aérea el factor de seguridad disminuye a 0.

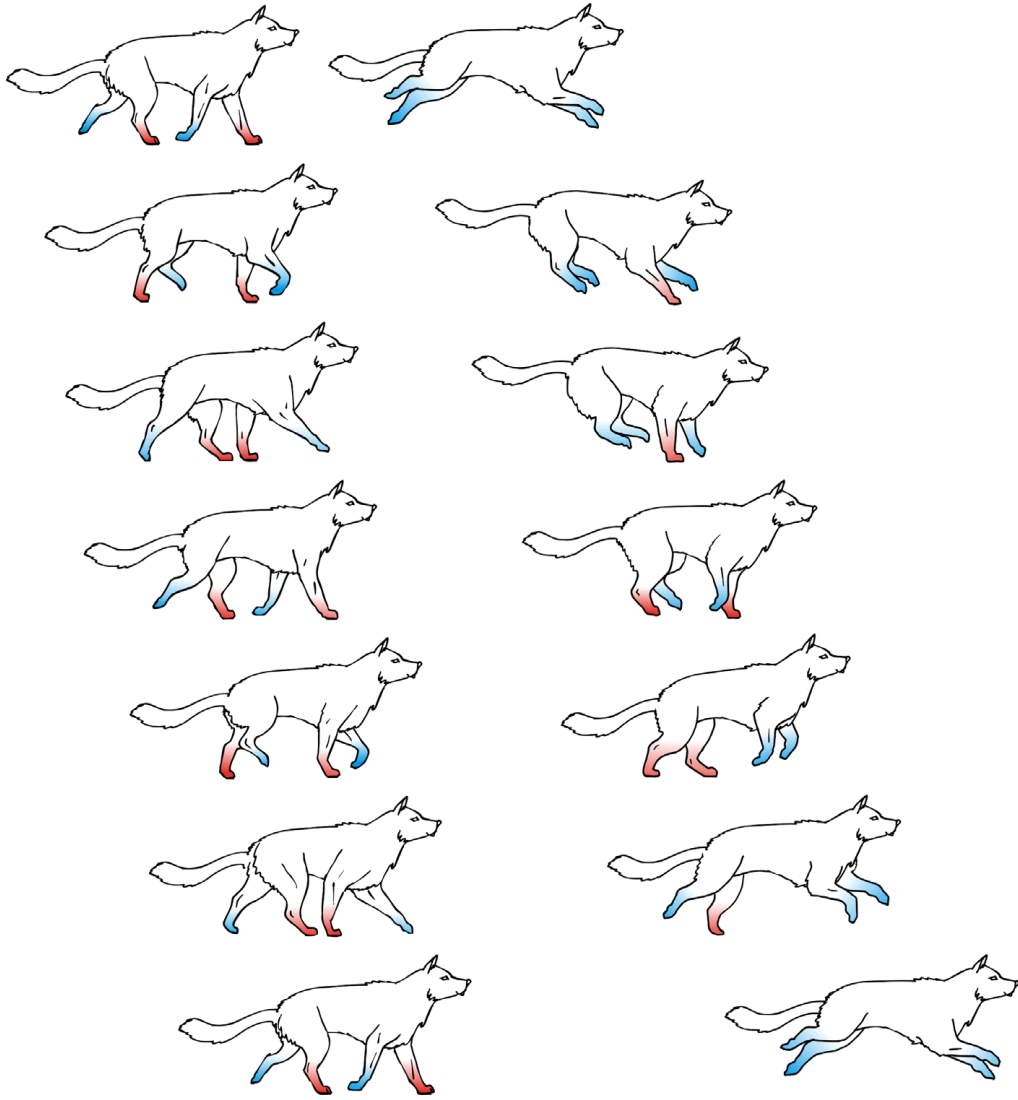


Figura VI.11. Factor de seguridad y fase relativa en la locomoción de un tetrápodo (perro doméstico). A la izquierda, marcha simétrica de baja velocidad: los miembros apoyan a intervalos regulares (están en fase) y la proporción relativa de miembros apoyados en el sustrato (rojo) y en fase de vuelo (azul) es similar. A la derecha, marcha asimétrica de mayor velocidad: los miembros no apoyan a intervalos regulares (fuera de fase) y la proporción en que apoyan en el sustrato es menor (menor factor de seguridad total).

Se reconoce una variedad de marchas simétricas y asimétricas que hemos resumido en el Cuadro de texto y en la Figura VI.12.

TIPOS DE MARCHA

Marchas Simétricas (Figura VI.12)

- **Marcha diagonal:** considerada basal, se caracteriza por el apoyo simultáneo de los pies opuestos en diagonal (urodelos). El centro de masa se balancea en una línea entre los puntos de soporte.
- **Secuencia lateral:** muy estable, la mayoría del tiempo el centro de gravedad del cuerpo se proyecta dentro de un triángulo con vértices en tres miembros apoyados sobre el sustrato. Los **sauros** se desplazan con el vientre apoyado en el sustrato, moviendo una pata a la vez (*belly crawl* en inglés). Los **cocodrilos** usan esta marcha cuando se introducen en el agua o al perder la sincronización durante la carrera (*belly run* en inglés). Su marcha normal es con el vientre despegado del sustrato, el pie rotado hacia delante y los miembros posteriores prácticamente debajo del cuerpo. Las especies pequeñas pueden galopar. Las **tortugas** realizan una marcha muy estable, con tres o cuatro pies apoyados sobre el sustrato en la mayor parte de la zancada. Muchos **mamíferos** caminan con secuencia lateral y a mayor velocidad incrementan la longitud de zancada y/o la frecuencia hasta que puede aparecer una fase de vuelo (ningún miembro toca el sustrato, **trote**). A mayor velocidad cambian a alguna de las marchas rápidas que definiremos a más abajo (salto, medio salto y galope).
- **Ambladura** (*pace* en inglés): el animal oscila el miembro anterior y posterior del mismo lado más o menos al unísono (en fase lateral, no en diagonal), evitando el choque entre los miembros. Es característica de animales de miembros largos en relación al tronco, particularmente cuando se desplazan a bajas velocidades (por ejemplo el camello y el aguará guazú).
- **Salto, brinco y rebote** (*jump, leap y bound* en inglés): son marchas rápidas utilizadas por animales que se desplazan sorteando obstáculos (por ejemplo algunos antílopes). Los cuatro pies tocan el sustrato al mismo tiempo y están despegados del sustrato durante la mayor parte de cada ciclo. Proveen gran estabilidad, pero producen desaceleración abrupta en cada aterrizaje.

Marchas Asimétricas (Figura VI.12)

- **Medio salto:** (*half-bound* en inglés) las patas posteriores hacen contacto más o menos al unísono y las anteriores lo hacen con un patrón *leading-trailing* diferente.
- **Galope:** (*gallop* en inglés) las patas anteriores y las posteriores tienen diferentes patrones de *leading-trailing*. A bajas velocidades se denomina medio-galope (*canter* en inglés).

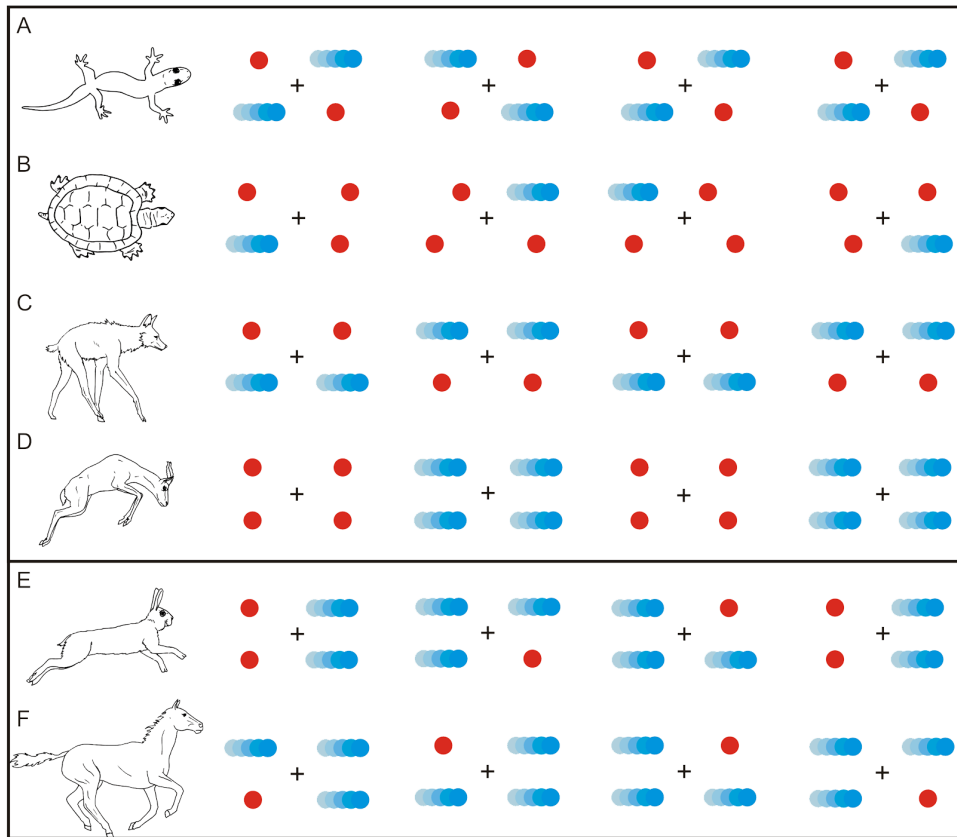


Figura VI.12. Tipos de marcha en vertebrados. Marchas simétricas: A, marcha diagonal; B, secuencia lateral; C, ambladura y D, salto. E (medio salto) y F (galope) marchas asimétricas. Los miembros que apoyan en el sustrato en rojo y los que se encuentran en fase de vuelo en azul. La dirección del movimiento es de izquierda a derecha. Centro de masa representado por cruz negra. Modificado de Liem *et al.* (2001).

Modos locomotores

A continuación se detallan algunos tipos de locomoción que tradicionalmente se clasifican como categorías. Sin embargo, como destacó Oxnard (1984), la mayoría de los animales son capaces de llevar a cabo varios tipos de locomoción dependiendo de las circunstancias, por lo que tales categorías no son excluyentes, lo que diluye su utilidad a la hora de clasificar. Atendiendo a las definiciones provistas en el Capítulo I, se ve además que resulta más sencillo y natural pensar en estos tipos de locomoción como facultades, más que como categorías fijas. Así, distintos animales pueden mostrar un espectro variable de facultades, las que a su vez pueden relacionarse con espectros particulares de roles biológicos: existen animales que poseen las facultades de saltar y cavar, en las que el rol biológico del salto es el desplazamiento y el rol biológico de cavar es la construcción de refugios o buscar alimento; otros animales son capaces de saltar y volar, de cavar y trepar, entre otros muchos ejemplos.

Cursorialidad

Este vocablo es un excelente ejemplo de un término de uso frecuente, pero cuya definición no es clara. En general se dice que son **cursoriales** aquellos animales que se desplazan grandes distancias y/o a gran velocidad sobre el terreno. En inglés, *cursorial* es directamente sinónimo de corredor (deriva del latín *cursor* "corredor", que a su vez deriva del griego *khoreos*, "moverse"). En un intento de clarificar el uso del término, Stein y Casinos (1997) definieron a los mamíferos cursoriales basándose en dos criterios diferentes, como cuadrúpedos terrestres con miembros orientados verticalmente (postura) que se mueven en un plano parasagital (función). Podríamos extender esta definición mediante la remoción del sesgo taxonómico a otros grupos con miembros parasagiales, como muchos arcosaurios triásicos (rauisúquidos y ornitodiros basales, por ejemplo) y dinosaurios. Nótese que, como la definición aplica solo para "cuadrúpedos", las aves y algunos grupos de mamíferos bípedos no serían formas cursoriales (canguros y otros saltadores bípedos, seres humanos). Además, en algunos grupos de mamíferos como osos, primates y canguros es usual que el animal se desplace de forma bípeda o cuadrúpeda dependiendo del contexto (Figura VI.13).

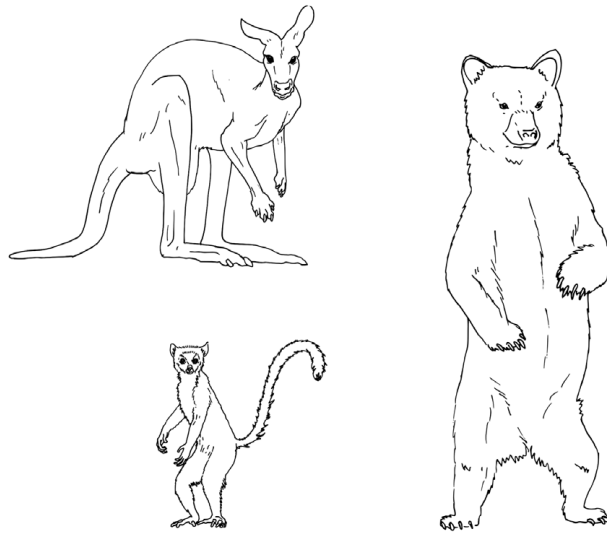


Figura VI.13. Mamíferos capaces de bipedestación: canguro, oso pardo y lémur.

Carrano (1999) utilizó una definición diferente de cursorialidad, en un intento por evitar los problemas que pueden surgir de la categorización de postura y locomoción. Según este autor, cursoriales son aquellos animales que maximizan la velocidad de la locomoción utilizando un diseño que minimice el costo energético (utilizando estrategias que explicamos previamente, como elongación de los segmentos distales de los miembros y reducción de la inercia de los mismos). Constituirían el extremo de un continuo funcional, cuyo extremo opuesto serían los animales graviportales, definidos como formas cuyo diseño implica menor velocidad de desplazamiento pero mayor fuerza aplicada por cada zancada (Figura VI. 14). Si bien esta definición de cursorialidad, por su carácter comparativo y relativo, puede no permitir clasificar los animales rápida y taxativamente, es útil por basarse en conceptos físicos claros relacionados directamente con el movimiento, por lo que será la que adoptaremos en este libro.

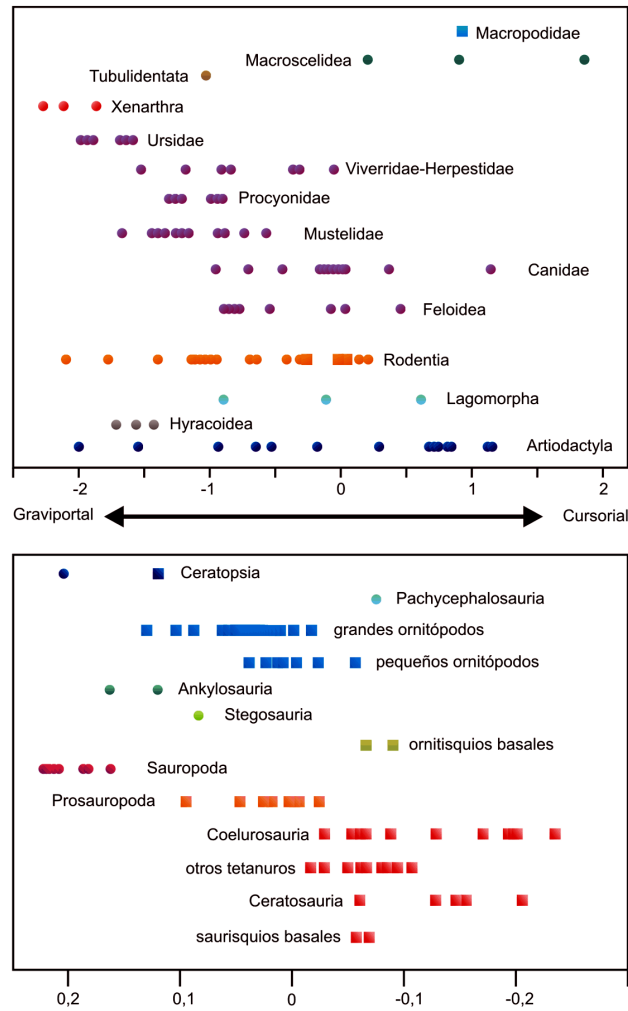


Figura VI.14. Gradiente de cursorialidad de acuerdo a las conceptualizaciones desarrolladas por Carrano (1999). Proporciones relativas de los segmentos del miembro en mamíferos (arriba) y en dinosaurios (abajo). En ambos biplots, la longitud relativa de los segmentos distales del miembro (especialmente el autopodio) crece hacia la derecha. Es decir, hacia la izquierda se encuentran los morfotipos con estilopodios comparativamente largos y zeugopodios y autopodios cortos, capaces de aplicar mayor fuerza en cada paso aunque a una menor velocidad (graviportalidad) que los morfotipos que se encuentran hacia la derecha, con estilopodios cortos y zeugopodios y autopodios elongados (cursorialidad). Modificado de Carrano (1999).

El caballo y el guepardo (o chita) son dos ejemplos de animales cursoriales que aprovechan su velocidad de maneras diferentes para facultades diferentes: resistencia *versus* aceleración explosiva (Figura VI.15). Sus diseños anatómicos claramente implican un compromiso con el tamaño corporal. El caballo es un corredor de crucero, capaz de mantener una velocidad de 30 km/h por más de 30 km. La columna vertebral es bastante rígida y el desplazamiento vertical del cuerpo es casi insignificante. Requiere relativamente poca energía para elevar su masa y el peso del animal es impulsado casi exclusivamente a lo largo del eje de viaje. Por su parte, el guepardo es un velocista (*sprinter* en inglés) capaz de correr carreras cortas llegando a cerca de 90 km/h por tramos. El guepardo incrementa la longitud de la zancada en la fase de vuelo gracias a la gran flexibilidad dorso ventral de su columna. Esto implica desplazar mucho más la masa corporal verticalmente, además de en la dirección del desplazamiento. Por lo tanto, el tamaño corporal máximo está seriamente limitado, pues si fuese mucho mayor debería gastar más energía para levantar su masa corporal en cada zancada.

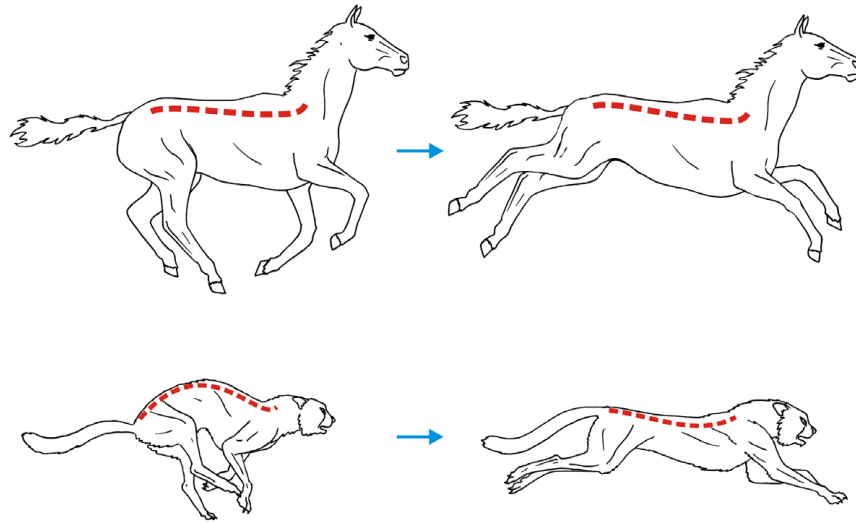


Figura VI.15. Mamíferos cursoriales especializados en velocidad de cruceo (arriba, caballo) y en aceleración explosiva (abajo, chita). Nótese la diferencia en la ondulación de la columna vertebral en ambos casos. Modificado de Liem *et al.* (2001).

Saltadores

Muchos tetrápodos son **saltadores**, entre ellos los anuros, algunos saurios, las aves y muchos mamíferos. Además, la mayoría de los animales cursoriales saltan al menos aceptablemente. Como es un tipo de desplazamiento en el cual se genera una aceleración brusca desde el reposo, es muy útil tanto para la huida como para la captura. Los saltadores suelen ser bípedos o adoptar posición bípeda y pueden moverse con facilidad sobre el suelo o ser excelentes trepadores. Si los miembros posteriores son usados al unísono en una sucesión de saltos se los llama ricochetes (canguros).

Este modo de locomoción impone algunas restricciones al diseño que han llevado a que muchas formas desarrollaran soluciones morfofuncionales similares (convergencia) para una marcada aceleración desde la posición de reposo. Pueden, además, modificar tanto la velocidad como la dirección del movimiento más rápido que los animales que no saltan. En cada caída los ligamentos del pie almacenan energía elástica, la que se libera al despegue siguiente extendiendo el pie, por lo que resulta un modo de locomoción energéticamente económico.

La altura que un animal puede saltar está limitada solo por su velocidad vertical:

$$(v): h = v^2 / 2g$$

El rango (distancia **R**, análoga al largo de zancada) que un animal salta depende de la velocidad **v** y el ángulo de despegue (Θ):

$$R = (v^2 \text{ sen } \Theta) / g$$

En teoría, el rango máximo se alcanza cuando Θ es 45° , igual que en el tiro parabólico. La aceleración necesaria para alcanzar la velocidad de despegue es $v^2/2s$, donde s es la distancia a través de la cual se aplica la fuerza. A su vez, esta es la diferencia en la longitud funcional del miembro posterior entre sus posiciones de flexión inicial y de extensión final (Figura VI.16). Por lo tanto, los saltadores se benefician de tener miembros posteriores muy largos.

Muchos anfibios **anuros** son excelentes saltadores. En reposo descansan con los miembros posteriores flexionados y la pelvis deprimida. Para saltar se propulsan extendiendo los miembros posteriores y enderezando la pelvis a su máxima extensión por contracción de la poderosa musculatura que se inserta entre ella y el urostilo (Figura VI.16).

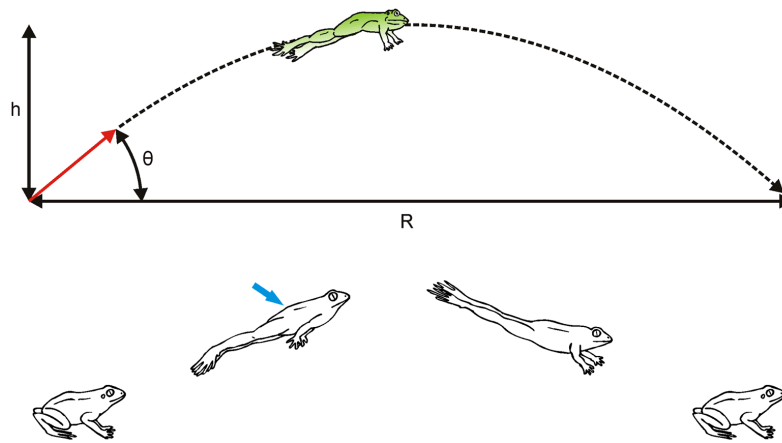


Figura VI.16. Salto en anfibios anuros. Arriba, trayectoria para un rango R máximo, que está en función del ángulo θ de despegue; la flecha roja indica la velocidad de salida. Abajo, secuencia del salto: nótese la extensión máxima de los miembros posteriores y del dorso (flecha azul). Modificado de Liem *et al.* (2001).

Entre los mamíferos, los **canguros** (familia Macropodidae) son considerados saltadores por excelencia, aunque en realidad según las circunstancias optan por uno de dos tipos de marcha completamente diferentes (Figura VI.17). A bajas velocidades caminan con un tipo de marcha aparentemente único entre los tetrápodos utilizando las cuatro patas y la cola, casi sin levantar los pies (*shuffle* en inglés). Con los miembros anteriores y la cola sobre el sustrato soportan el peso del cuerpo y mueven los miembros posteriores hacia delante; luego mueven la parte anterior del tronco hacia delante manteniendo asentados los miembros posteriores. A velocidades mayores saltan sobre sus patas posteriores. Los canguros son conocidos como macrópodos (en griego “pie largo”) por su pie alargado y angosto, el que tiene un arreglo particular de los dedos. El dedo I generalmente falta; el II y el III están fusionados; el IV es muy grande y fuerte y el V tiene un desarrollo moderado. El inusual desarrollo de los miembros posteriores resulta óptimo para viajar largas distancias a velocidades relativamente altas y con bajo costo energético, ya que sus tendones almacenan gran cantidad de energía elástica: la mayoría de la energía requerida en cada salto es provista por la acción de resorte de los tendones, más que por acción muscular. Los pies alargados proveen una palanca enorme y el factor clave es la habilidad de enderezar las articulaciones ante el esfuerzo del salto (Figura VI.17).

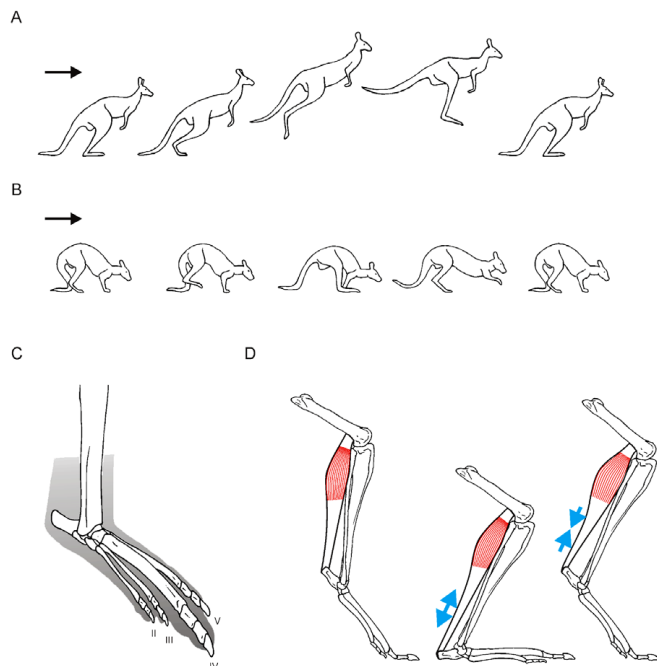


Figura VI.17. Locomoción en canguros. A, salto; B, desplazamiento tipo “*shuffle*” a baja velocidad; C, pie de un canguro, nótese la reducción de los dígitos II y III y la hipertrofia del IV; D, la extensión del tendón del músculo gastrocnemio (flechas azules en el centro) produce acumulación de energía elástica que luego se libera contribuyendo a la extensión del pie (flechas azules a la derecha). Modificado de Hildebrand y Goslow (2001).

Además, al igual que para la carrera, existe un vínculo estrecho entre el salto y la respiración. Cuando los pies abandonan el sustrato el aire es expelido. Al moverse los pies hacia delante para el aterrizaje, los pulmones vuelven a llenarse proveyendo energía extra. Así, incrementos sucesivos en la velocidad requieren mucho menor esfuerzo que lo que representaría la actividad equivalente en caballos, perros y humanos.

El hábito cursorial y las facultades saltadoras ofrecen ventajas para:

- Cubrir grandes superficies en busca de fuentes de alimento o agua y para forrajear.
- Migrar estacionalmente.
- Perseguir presas o escapar de la depredación.
- Sortear obstáculos al desplazamiento.

Cursoriales y saltadores tienen distintas habilidades: velocidad, resistencia, aceleración y maniobrabilidad. Diferentes morfotipos tienen diseños que privilegian alguna/s de estas por sobre las otras.

Trepadores

Aquellos tetrápodos adaptados a trepar son llamados trepadores o escansoriales (Figura VI.18). Algunos autores como Hunt *et al.* (1996) y Gebo (1996) definieron trepar (*climbing* en inglés) como el acto de ascender sobre un sustrato con una pendiente igual o mayor a 45°. Las facultades trepadoras dan ventajas para:

- Obtener alimento.
- Escapar a la depredación.
- Encontrar refugio para descansar, anidar o criar.
- Desplazarse en zonas de vegetación densa o donde el suelo es escabroso o está anegado.
- Acceder a puntos altos desde donde despegar en el caso de formas planeadoras o voladoras.

A su vez, la locomoción sobre sustratos arborícolas tiene sus propias dificultades, relacionadas con dos cuestiones mecánicas importantes: desplazarse por un sustrato tridimensional discontinuo y evitar las caídas. La masa corporal impone limitaciones a la locomoción en un sustrato arbóreo: el animal puede desplazarse solamente sobre ramas que puedan soportar su peso, por lo que los animales trepadores más pesados (por ejemplo orangutanes, gorilas y osos) ven restringido su acceso a las ramas más finas. Una estrategia es distribuir el peso corporal entre varios soportes y acceder así a ramas más delgadas, para lo cual se necesitan miembros largos como en muchos primates y en los perezosos actuales.

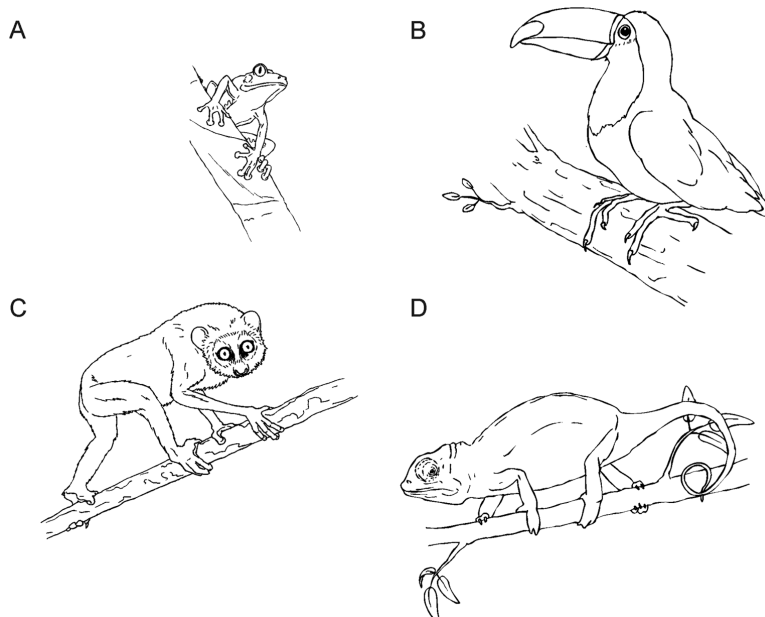


Figura VI.18. Vertebrados trepadores: A, rana; B, tucán; C, gálgalo; D, camaleón.

Existen diversos modos de desplazarse en un sustrato arbóreo. Los animales que caminan o corren por ramas más o menos horizontales tienen los mismos tipos de propulsión que las formas no arborícolas, pero las manos y pies, y a veces la cola, pueden estar modificados para sostenerse del sustrato.

Otros saltan de un soporte a otro más o menos en el mismo nivel o más abajo. En estos el torso suele ser relativamente largo, fuerte y flexible (lagartijas *Anolis*, ardillas *Sciurus*, monos capuchinos *Cebus*, langures *Semnopithecus*, etc.) y tienden a tener miembros largos, huesos delgados y mecanismos musculares similares a los de los animales cursoriales, excepto el acortamiento del segmento proximal. El cuerpo suele estar más o menos horizontal en el momento del despegue.

Otros primates se impulsan con saltos más o menos verticales desde una posición de despegue estacionaria. Poseen miembros posteriores alargados, que mantienen flexionados en el reposo y una mecánica de extensión de los mismos similar a la de los saltadores, aunque el fémur no está tan acortado (por ejemplo en el tarsio *Tarsius* y los gálagos de la familia Galagidae; Figura VI.18).

Otros mamíferos se impulsan alcanzando soportes más o menos distantes y tirando de ellos (el orangután *Pongo pygmaeus* y los perezosos *Bradypus* y *Choloepus*). Son animales ágiles y flexibles, con los miembros y el tórax largos. Las manos y pies también son alargados, posiblemente para mejorar el agarre más que para la propulsión, las cinturas posibilitan libertad de movimientos y ulna y radio son libres y de igual longitud para asegurar la máxima pronación y supinación. Este tipo de desplazamiento no requiere enfatizar la fuerza, por lo que los músculos y sus inserciones óseas no son prominentes y los huesos son delgados y livianos. Algunos monos se desplazan de este modo pero utilizando en forma preferencial los miembros anteriores, por lo cual se los suele denominar braquiadores (por ejemplo, el gibón *Hylobates*).

Evitar las caídas implica enfrentar dos problemas. Uno es la transferencia del peso de un soporte a otro (Figura VI.19). Algunos animales saltan, planean o vuelan entre soportes (serpientes arborícolas y lagartos, numerosos primates, marsupiales y roedores), mientras que otros se aferran al soporte nuevo para efectuar la transferencia del peso corporal (*bridging* en inglés), como, por ejemplo, los camaleones (Chamaeleonidae), numerosas serpientes y lagartos, perezosos, osos hormigueros, pangolines, primates y marsupiales. La mayoría de estos animales (excepto las serpientes) tienen miembros largos y/o una cola prensil para aumentar el alcance.

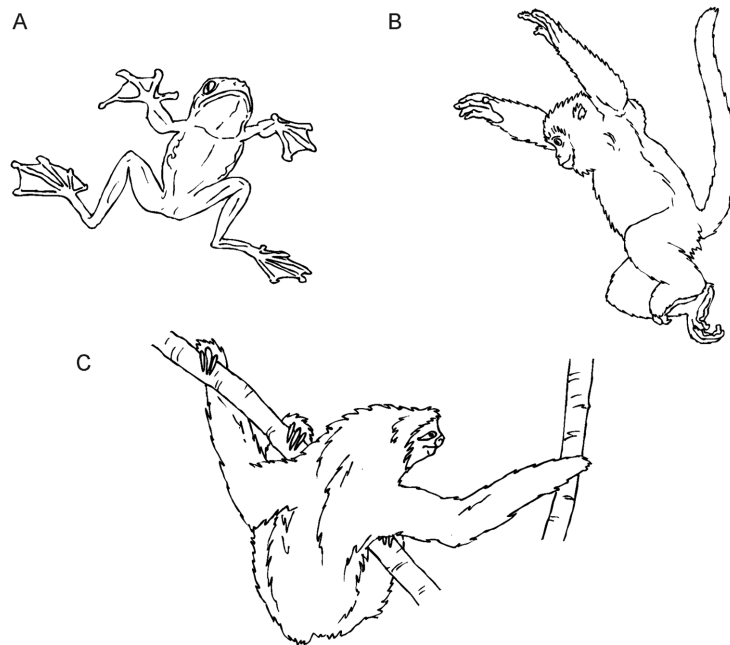


Figura VI.19. Transferencia del cuerpo entre diferentes soportes: A, rana planeando (familia *Racophoridae*); B, mono saltando (familia *Cercopithecidae*); C, perezoso desplazándose por *bridging* (familia *Bradypodidae*).

El segundo problema está relacionado con la dificultad de mantener el cuerpo sobre el sustrato (Figura VI.20). Dado que el centro de masa corporal se dispone por encima del soporte donde el animal está aferrado, se produce un torque o momento rotacional alrededor del soporte (que funciona como punto de pivote) que obliga al animal a adoptar una posición de equilibrio dinámico, en la que el centro de masa se dispone por debajo del soporte. Este momento rotacional depende de dos factores: el peso corporal y la distancia al soporte (radio de giro), la que a su vez depende de la longitud y la postura de los miembros. Se reconocen cuatro estrategias principales para enfrentar esta problemática (Cartmill, 1985). Los camaleones, algunos primates y los perezosos pueden desplazarse directamente suspendidos por debajo del soporte. Otros animales generan un momento rotacional que contrarresta el ejercido por el peso corporal; este torque opuesto estaría producido por la aplicación activa de fuerza muscular generada por las extremidades, más específicamente por manos y pies prensiles y, en algunos casos, además por una cola prensil. Las últimas dos estrategias consisten en modificar una o ambas de las variables que inciden en el momento rotacional: disminuir la distancia al soporte (disminuyendo la longitud de las extremidades y/o flexionando las mismas) y/o disminuir el tamaño corporal. Algunos animales pequeños pueden desplazarse por encima de una rama como si caminaran o corrieran por el suelo; en este contexto su hábito locomotor es similar al de una forma terrestre.

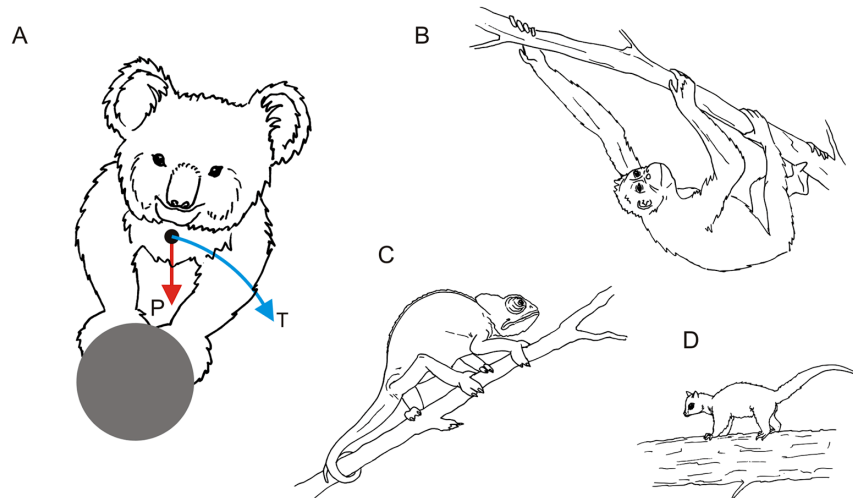


Figura VI.20. Problema del torque alrededor del soporte. A, en rojo fuerza peso (P) y en azul torque producido (T); B, solución mediante la posición de máxima estabilidad dinámica debajo del soporte en el orangután; C, aplicación de fuerzas musculares generadas por miembros prensiles que se oponen al torque en el camaleón, en conjunción con posturas flexionadas que disminuyen el radio del torque; D, estabilidad dinámica de la marmosa favorecida por un tamaño corporal menor al diámetro del soporte.

Las fuerzas de fricción juegan un rol muy importante para las facultades trepadoras (Figura VI.21). Dado que la fuerza de fricción depende del coeficiente de fricción estática de las superficies en contacto y del componente de la fuerza peso ortogonal a estas (Hildebrand y Goslow, 2001; Cartmill, 1985), a medida que la inclinación del soporte aumenta, el componente de la fuerza peso ortogonal a la superficie de contacto disminuye. Esto implica que, tanto durante la locomoción como en el reposo, además de aplicar fuerzas destinadas a mantener el cuerpo elevado del sustrato, siempre es necesario maximizar el componente ortogonal a la superficie. Una estrategia posible es elevar el coeficiente de fricción mediante superficies adhesivas o rugosas como en muchos anfibios y lacertilios. Otra sería aplicar una fuerza adicional (muscular) perpendicular al soporte. Esto puede lograrse, con miembros prensiles, oponiendo los autopodios contralaterales a

ambos lados del soporte y/o utilizando las garras para generar nuevas superficies de contacto perpendiculares a la superficie general del soporte y de este modo nuevas fuerzas con componentes ortogonales. Muchos animales trepadores poseen garras fuertes y autopodios prensiles o, al menos, capaces de oponerse. Estas estrategias no son excluyentes: diferentes animales trepadores muestran diferentes combinaciones de estas soluciones funcionales al problema de la estabilidad y el movimiento.

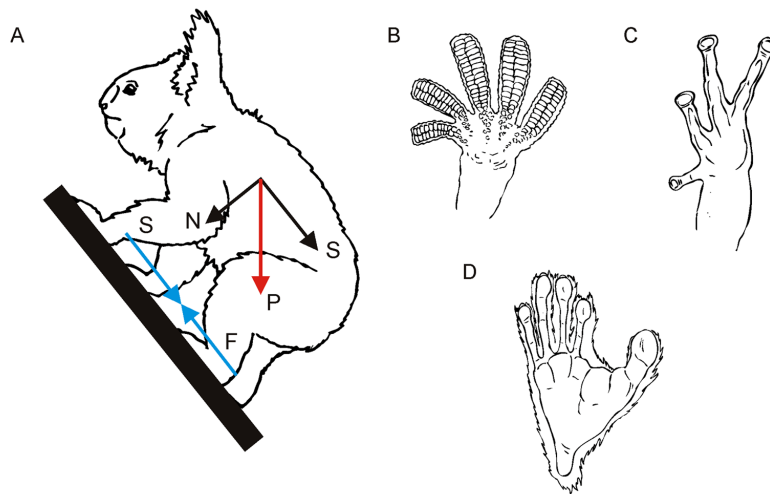


Figura VI.21. Importancia de las fuerzas friccionales. A, esquema indicando las fuerzas involucradas en la locomoción por un sustrato inclinado, la fuerza peso (P) posee un componente normal (N) a la superficie y un componente (S) paralelo a la misma, que necesita ser contrarrestado por una fuerza friccional (F) de sentido opuesto para que el animal no se deslice hacia abajo; B, almohadillas digitales de un gecko; C, almohadillas adhesivas de una rana; D, pie prensil de un lémur. Modificado de Hildebrand y Goslow (2001).

Numerosos tetrápodos trepadores no son marcadamente distintos de otros tetrápodos terrestres y son capaces de desplazarse por otros sustratos utilizando diferentes tipos de marcha y realizar otras actividades (carrera, salto, fosorialidad, natación). Muchos animales con diseños anatómicos generalizados son capaces de realizar múltiples actividades en una variedad de sustratos, sin presentar especializaciones evidentes para ninguna de ellas (y por lo tanto difíciles de categorizar). En particular para mamíferos, Polly (2007) utiliza el término “ambulatorios” para este tipo de animales, un ejemplo de los cuales es la zarigüeya (comadreja en Argentina) *Didelphis*.

Todos los grupos de vertebrados tienen representantes trepadores (Figura VI.18). Entre los anfibios, muchas ranas y salamandras son trepadores sobresalientes. También muchos lagartos y ofidios son excelentes trepadores, tanto de plantas como de rocas y algunos son completamente arborícolas, por ejemplo camaleones y gekos (familia Gekonidae). Muchas aves se desplazan por las ramas o las rocas utilizando sus patas, cola, pico e incluso alas. La mayoría de los mamíferos es capaz de trepar aunque sea de forma limitada y aún en linajes mayormente cursoriales (por ejemplo Carnívora) hay excelentes trepadores. Algunos clados incluyen formas especialmente adaptadas a la locomoción en sustratos arbóreos (primates, marsupiales, perezosos y osos hormigueros, pangolines, insectívoros, roedores, dermópteros y quirópteros).

Cavadores

La mayoría de los tetrápodos terrestres incluyen entre sus actividades cavar, es decir, remover activamente el sustrato con algún fin. Cavar es un uso del sustrato que permite trasladarse, construir refugios para descansar, obtener alimento, evitar la depredación y proteger la progenie. Los tetrápodos que pasan toda o casi toda su vida bajo tierra son conocidos como **subterráneos**. Algunos cavan sus propios refugios, mientras que otros utilizan cavidades naturales o refugios construidos por otros animales y en ese sentido no serían “cavadores”. Aquellos que realizan actividades sobre el sustrato, pero que están bien adaptados para cavar en busca de alimento son conocidos como **fosoriales**.

Los hábitos cavadores ofrecen ventajas para:

- Generar microhábitats para descansar, estivar o hibernar.
- Obtener alimento (insectos y sus larvas, anélidos, raíces y tubérculos).
- Acumular y esconder alimentos.
- Escapar a la depredación.
- Proteger la progenie

Los vertebrados desarrollaron varias estrategias para cavar (Figura VI.22), las cuales pueden estar combinadas por un mismo animal. Algunos **ápodos** (Gymnophiona) u otros tetrápodos de miembros cortos se desplazan a través del suelo, que generalmente es suave o arenoso pero firme, utilizando la cabeza como herramienta para cavar. La mayoría de los tetrápodos rasga y afloja el sustrato rascándolo con sus garras mediante flexión y extensión alternada de sus miembros (*scratch-digging* en inglés). En muchos es crucial la extensión del antebrazo, por lo que la musculatura extensora está muy desarrollada. Diferente es la rotación humeral (*humeral-rotation digging* en inglés) presente en los topos. Estos no pueden realizar movimientos de pronación y supinación del antebrazo, sino que la fuerza proviene de la rotación a lo largo del eje del robusto húmero gracias a la poderosa musculatura retractora; el antebrazo solo posiciona la mano. Los osos hormigueros clavan sus fuertes garras en los termiteros y tiran con el brazo flexionado (*hook-and-pull digging* en inglés), estando muy desarrollados los músculos flexores y supinadores. Muchos roedores utilizan sus incisivos para cavar (*chisel-tooth digging* en inglés, por ejemplo, los tucos *Ctenomys* y las ratas-topo *Heterocephalus*).

Los vertebrados que cavan en sustrato firme deben ser capaces de desarrollar gran fuerza sobre él. Por lo tanto su diseño músculo-esquelético es tal que enfatiza la fuerza de salida. Una forma evidente de incrementarla es aumentando la cantidad de musculatura, pero también acortando el brazo de salida (o sea los segmentos distales de los miembros) o alargando el brazo de entrada (la musculatura se inserta más lejos de la articulación). Esta configuración obviamente disminuye la velocidad del sistema, por lo cual los tetrápodos mejor adaptados para cavar no son buenos corredores. Por la misma razón, los buenos cavadores suelen ser además excelentes trepadores.

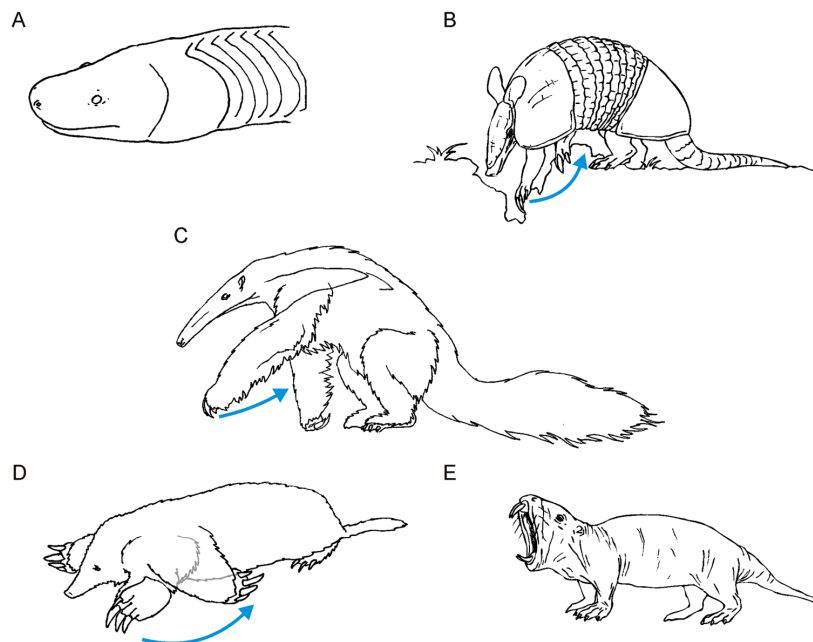


Figura VI.22. Ejemplos de vertebrados cavadores. A, los anfibios ápodos utilizan su cabeza maciza; B, los armadillos cavan rascando el sustrato (*scratch-digging*); C, el oso hormiguero lo hace clavando sus garras y tirando con el brazo (*hook-and-pull digging*); D, los topos rotan todo el miembro anterior (*humeral-rotation digging*); E, la rata-topo utiliza sus incisivos (*chisel-tooth digging*).

Locomoción sin apéndices

Muchos anfibios (Gymnophiona) y escamados (anfisbénidos y ofidios) han perdido secundariamente los miembros a lo largo de la evolución.

Se reconocen cuatro modos principales de trasladarse sin apéndices (Figura VI.23). El más común de todos es la **ondulación lateral** o locomoción **serpenteante**; en la curvatura del cuerpo se propaga una onda lateral desde adelante hacia atrás. En la parte posterior de cada curva el cuerpo presiona contra el sustrato (en general contra piedras u otros objetos más o menos firmes) en sentido oblicuo al de avance, generando un componente de propulsión. A medida que avanza, cada punto del cuerpo pasa por el camino seguido por la cabeza.

Las serpientes que se desplazan sobre sustratos sueltos o resbaladizos lo hacen con movimientos laterales (*sidewinding* en inglés). Este tipo de locomoción difiere de la anterior en que el animal no se desliza sobre el sustrato sino que eleva parte del cuerpo mientras se afirma con otras, lo que le da mayor agarre. Luego, las partes que no están firmemente apoyadas se elevan y avanzan, de "a pasos". Cuando estas se apoyan, la cabeza se extiende y recomienza el ciclo. Como resultado, el desplazamiento se produce de forma diagonal respecto al eje antero-posterior del ofidio, dejando huellas muy características.

También existe la locomoción en **concertina** o en **fuelle** (por ejemplo, en crotálidos), en la que el cuerpo se pliega como un acordeón, afirmándose en la parte posterior y extendiendo la anterior, para luego volver a plegarse. Los ofidios apelan a este tipo de locomoción para desplazarse por túneles o para trepar.

Las serpientes de mayor porte como boas y pitones pueden tener locomoción **rectilínea**, es decir, sin ondulaciones. Esta se produce por movimiento en onda de las escamas ventrales accionadas por músculos especiales. Es un tipo de locomoción importante en formas arborícolas, las que al desplazarse sobre soportes estrechos ven restringidos los movimientos ondulatorios con extensiones laterales (serpenteante, fuelle o lateral). Estas víboras tienen músculos troncales cortos que se extienden entre pocas vértebras, de manera que pueden enrollarse en vueltas pequeñas y aplicar mucha fuerza, en detrimento de la velocidad de locomoción.

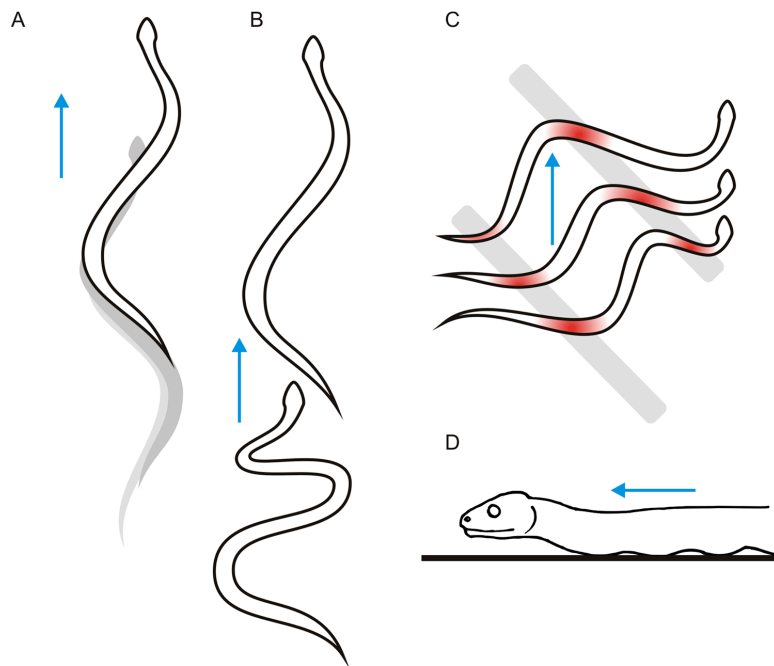


Figura VI.23. Locomoción reptante en ofidios. A, serpenteante; B, en concertina o fuelle; C, con desplazamientos laterales (en rojo las partes del tronco que apoyan en el sustrato y en gris las huellas características); D, rectilínea, nótese la generación de ondas ventrales. Las flechas azules indican la dirección de avance. Modificado de Hildebrand y Goslow (2001).

POSTURA, PREFERENCIA Y USO DEL SUSTRATO TERRESTRE EN PALEOBIOLOGÍA

Como ha sido mencionado, a menudo la morfología de las formas extintas es tan diferente de la de sus parientes actuales que realizar inferencias directas mediante homología y parsimonia puede proveer información poco útil, equívoca o directamente errónea. Un ejemplo ilustrativo es el caso de los dinosaurios, cuyas formas actuales emparentadas (codrilos y aves) son tan diferentes en morfología, función y ecología, que en gran medida no son útiles como modelos funcionales y es necesario apelar a formas no tan emparentadas aunque más semejantes en tamaño y morfología. Así, Bakker (1971) y Alexander (1989), entre otros autores, utilizaron elefantes, rinocerontes e hipopótamos como modelos funcionales de preferencia y uso de sustrato a la hora de realizar inferencias en saurópodos y ceratópsidos. Más aún, Carrano (1999) propuso que mamíferos y dinosaurios comparten patrones de variación similares a lo largo del continuo funcional "cursorial-graviportal".

El **tamaño corporal** impone ciertas restricciones a los tipos de locomoción en los diferentes usos de sustrato. Por ejemplo, en las inferencias acerca de preferencia de sustrato y hábito locomotor de los perezosos de la Formación Santa Cruz (Edad Santacrucense), Toledo *et al.* (2012, 2013, 2015) ponderaron las propiedades funcionales inferidas con respecto a las estimaciones de masa, teniendo en cuenta las limitaciones que el tamaño impone en la locomoción sobre sustratos arbóreos. Las hipótesis de habilidades trepadoras fueron consideradas sobre la base del conocimiento actual de los mamíferos trepadores de mayor tamaño. Dado que independientemente de las propiedades funcionales de los miembros, la masa corporal restringe la locomoción a troncos y ramas que puedan soportar el peso del animal, concluyeron que las formas de mayor tamaño entre los perezosos santacrucenses estaban limitadas a desplazarse en los troncos o en las ramas más gruesas de la base de la copa.

El tamaño corporal también impone restricciones a los animales cursoriales: como vimos, las soluciones de diseño para la velocidad son diferentes dependiendo de la masa del animal. Por ejemplo, Cassini *et al.* (2012b), utilizando índices para inferir las propiedades funcionales, encontraron que los tipoterios (Notoungulata) santacrucenses eran formas más ágiles y veloces que los proterotéridos (Litopterna). Sin embargo, los autores señalaron en sus conclusiones que estos resultados pueden deberse al efecto del tamaño (véase más adelante): los tipoterios son más pequeños (de 1 a 10 kg) que los proterotéridos (de 20 a 100 kg).

Como ya se vió, la **morfología funcional** puede dar información de detalle acerca de las propiedades funcionales del aparato locomotor, especialmente con respecto a la movilidad y estabilidad de las articulaciones y la configuración de la musculatura. Por ejemplo, Toledo *et al.* (2013; 2015) también analizaron el esqueleto apendicular de los perezosos santacrucenses con el fin de inferir su preferencia de sustrato (terrestre o arborícola) y sus estrategias locomotoras. Se trata de una aproximación de morfología funcional cualitativa clásica, en la que se explican lo más claramente posible las inferencias respecto a función y rol biológico. Estos autores, al igual que en el trabajo de Candela y Picasso (2008) sobre los puercoespines (Erethizontidae) santacrucenses, realizaron en primer lugar descripciones anatómicas detalladas del esqueleto de miembros y cinturas, poniendo énfasis en los rasgos de interés funcional reconocidos en los taxones vivientes. Luego encararon las reconstrucciones musculares en los restos fósiles mejor preservados. Para ello se basaron en el conocimiento de la anatomía muscular de formas cercanamente emparentadas (perezosos y osos hormigueros), así como otras menos relacionadas (marsupiales, roedores, primates y carnívoros). El paso siguiente fue un enfoque mixto de inferencia por comparación y aplicación cualitativa de conceptos mecánicos. De esta manera elaboraron un perfil mecánico de los miembros, enumerando las funciones para las cuales estaban mejor capacitados (Tabla VI.1). Estas funciones fueron evaluadas, recurriendo a la comparación con la biología de formas actuales. El perfil funcional de los perezosos santacrucenses inferido de este modo es más parecido al de los osos meleros y otros trepadores lentos como los koalas, que al de los perezosos actuales y los primates arborícolas. Como se mencionó antes, aunque muchas de las capacidades de los miembros los capacitan para trepar, debido a que son formas medianas a grandes (desde 40 kg hasta unos 120 kg), los autores concluyeron que eran formas trepadoras algo limitadas.

Miembro anterior	Elevada movilidad gleno-humeral
	Potente retracción y aducción humeral
	Potente extensión del antebrazo
	Potente flexión del antebrazo
	Capacidades de pronación-supinación limitadas
	Transmisión de cargas fundamentalmente a través de la articulación humero-radial
	Potente flexión carpal y digital
Miembro posterior	Elevada movilidad acetábulo-femoral y amplio rango de abducción
	Potente retracción y aducción del zeugopodio
	Posturas flexionadas usuales a nivel de la rodilla
	Cargas mecánicas intensas en las diáfisis
	Potente extensión del pie y flexión de los dedos
	Movilidad cruro-astragalar restringida a plantar-flexión
	Capacidad de inversión leve de los dedos internos del pie

Tabla VI.1. Perfil mecánico-funcional de los miembros, consensuando hipótesis desarrolladas mediante morfología funcional cualitativa, reconstrucción muscular e índices biomecánicos. Modificado de Toledo (2012) y Toledo *et al.* (2013 y 2015).

Como se trató en el Capítulo II, se pueden utilizar herramientas de la mecánica newtoniana tomando partes del organismo como sistemas de palancas y poleas movidas por músculos en los que se evalúa si el diseño favorece la fuerza o la velocidad. Este tipo de análisis **biomecánico** requiere identificar el pivote (representado por la articulación) y los puntos de anclaje de los músculos para evaluar los brazos de palanca en los puntos de aplicación de la fuerza. Un ejemplo de un modelo complejo es el de Fariña (1995), quien analizó la postura de un gliptodonte pleistoceno (*Glyptodon*). Para ello modelizó al animal en postura bípeda, estática y estable, utilizando el centro de masa estimado para calcular el momento ejercido por el peso corporal con respecto al punto de pivote (la articulación de la cadera). A continuación estimó la fuerza necesaria de los músculos responsables de levantar la columna vertebral para contrarrestar este momento y estabilizar al animal (nótese que también fue necesario disponer de estimaciones de masa corporal y al menos de una reconstrucción sencilla de la musculatura). Para estimar dicha fuerza el autor partió de una serie de supuestos: que los músculos eran de fibras paralelas, que tenían aproximadamente el mismo diámetro y que su fuerza correspondía a la tensión isométrica del músculo de mamíferos, de acuerdo con el conocimiento previo. Así, Fariña propuso que los gliptodontes podían adoptar una postura bípeda, ya que el diseño del sistema formado por el miembro posterior, la cadera y los músculos analizados era capaz de estabilizar el momento generado por la masa de la parte anterior del cuerpo (Figura VI.24). De acuerdo a lo señalado en el Capítulo II, podemos decir que Fariña pudo hipotetizar sobre la facultad de bipedestación; realizar inferencias acerca del rol biológico (defensa, cópula, locomoción, etc.) constituye un paso adicional de análisis.

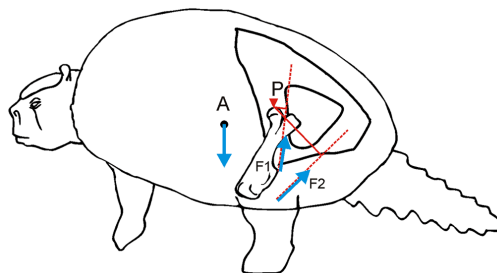


Figura VI.24. Análisis biomecánico de la postura en gliptodontes de Fariña (1995). A, centro de gravedad; P, pivote; F1 y F2, fuerzas producidas por los músculos glúteo mayor y el grupo del bíceps femoral y semitendinoso, respectivamente. Las líneas de acción de los músculos en rojo punteado, las ventajas mecánicas en línea roja llana. Modificado de Fariña (1995).

Un enfoque similar fue utilizado por Hutchinson (2004) para estimar las fuerzas implicadas en la locomoción bípeda de *Tyrannosaurus* y otros terópodos, calculando los momentos alrededor de cada punto de pivote (cadera, rodilla, tobillo y articulación metapodio-dedos). Otra aproximación más sencilla permite modelizar huesos individuales o partes de ellos como sólidos rígidos sometidos a esfuerzos. Fariña (1995) y posteriormente Vizcaíno *et al.* (2011a) analizaron la postura y función de los miembros en gliptodontes, utilizando el corte transversal de húmero y fémur y la proporción de la masa corporal que cada miembro soportaba. Usaron un parámetro empleado en ingeniería, el **segundo momento del área** de la sección transversal (también llamado módulo de la sección), para construir un indicador de fuerza de cada hueso, denominado **índice de capacidad atlética**. Este cuantifica la resistencia mecánica del hueso en flexión con relación a la carga que supuestamente debería soportar (un vez más, es imprescindible una estimación de masa previa). Encontraron que los miembros posteriores de *Glyptodon* poseían una resistencia mecánica capaz de soportar la mayor parte o hasta la totalidad de la masa corporal, lo que les llevó a concluir que *Glyptodon* tenía la capacidad de adoptar una postura bípeda. Análisis similares a estos se han realizado en diversos grupos de dinosaurios con el fin de inferir no solo postura y tipo de locomoción sino también velocidad máxima (por ejemplo, Alexander, 1989).

Diversos tipos de aproximaciones metodológicas se basan en la utilización de **índices** (véase Cuadro de texto). Estos se constituyen como el cociente entre dos medidas de los elementos del postcráneo. En general, no son meros cocientes o relaciones proporcionales entre medidas sino que (como veremos más adelante) pretenden reflejar un cierto aspecto biomecánico. Su aplicación ha sido criticada apelando a argumentos de naturaleza estadística (falta de independencia de las medidas, cociente de varianzas, etc.). Sin embargo, varios artículos han demostrado que los índices son muy útiles (por ejemplo, Samuels y Van Valkenburg, 2008) y poseen varias ventajas:

- Son adimensionales.
- Se calculan fácilmente.
- Se desarrollan tantos índices como sea necesario o como la información disponible lo permita.
- En general involucran medidas lineales tradicionales y fáciles de tomar con calibre u otros métodos.
- Se pueden aplicar a especímenes incompletos.
- Se pueden utilizar de diversas maneras, desde tablas comparativas sencillas y boxplots, hasta como variables para análisis multivariados como PCA, discriminante u otros. Incluso algunos autores, por ejemplo Carrano (2006), utilizan los índices como caracteres continuos para analizar patrones filogenéticos.

ÍNDICES FUNCIONALES UTILIZADOS PARA LA CARACTERIZACIÓN DE USO DE SUSTRATO

Índice del momento del hombro (*Shoulder Moment Index*; SMI): distancia entre la tuberosidad deltoidea y el extremo proximal del húmero dividido por el largo total del húmero ($DLH/HL \times 100$). Indica la ventaja mecánica de los músculos deltoides y pectoral mayor que actúan en la articulación del hombro. Aumenta desde las formas generalizadas a las especializadas en las que se enfatizan los movimientos poderosos del hombro (Vizcaíno y Milne, 2002).

Índice de robustez del húmero (*Humerus Robustness Index*; HRI): diámetro transversal del húmero dividido por el largo funcional del húmero ($TDH/HL \times 100$). Indica la robustez del húmero (Elissamburu y Vizcaíno, 2004).

Índice de habilidad fosorial (*Index of Fossorial Ability*; IFA): largo del proceso olecraneano dividido por el largo funcional de la ulna ($OL/(UL-OL) \times 100$). Da una medida de la ventaja mecánica de los músculos tríceps y dorsoepitrocLEAR en la extensión del codo. Es considerado un buen indicador de fosorialidad (Vizcaíno y Milne, 2002; Elissamburu y Vizcaíno, 2004).

Índice epicondilar (*Epicondyle Index*; EI): ancho epicondilar dividido por el largo funcional del húmero (DEH/HL×100). Da idea del espacio relativo disponible para el origen de los músculos flexores, pronadores y supinadores del antebrazo. Es considerado un buen indicador de fosorialidad (Hildebrand y Goslow, 2001; Lessa y Stein, 1992).

Índice braquial (*Brachial Index*; BI): largo funcional del antebrazo (diferencia entre el largo de la ulna y el largo del olécranon) dividido por el largo del húmero [(UL-OL)/HL]. Indica en qué medida la extremidad anterior está diseñada para el movimiento rápido (Howell, 1944; Fleagle, 1979; Vizcaíno y Milne, 2002).

Índice de robustez de la ulna (*Ulna Robustness Index*; Uri) es el diámetro transversal de la ulna, tomado en la mitad de la diáfisis, dividido por el largo funcional de la ulna (TDF/FUL×100). Brinda una indicación de la robustez del antebrazo y el espacio relativo disponible para la inserción de los músculos involucrados en la pronación y supinación del antebrazo y la flexión de la mano y dígitos (Elissamburu, 2010).

Índice de robustez del fémur (*Femur Robustness Index*; FRI): diámetro transversal, tomado en la mitad de la diáfisis, dividido por el largo funcional del fémur (TDF/FL×100). Da idea de la capacidad para sostener la masa corporal y resistir fuerzas verticales asociadas con el aumento de la velocidad (Biewener y Taylor, 1986; Demes *et al.*, 1994; Elissamburu, 2010).

Índice de la espina tibial (*Tibial Spine Index*; TSI): largo proximal de la tibia (largo de la cresta cnemial) dividido por el largo de la tibia (PT/TL×100). Da idea de la fuerza de la pierna y el área disponible para la inserción de los músculos gracilis, semitendinoso y semimembranoso, así como de los flexores del pie. Es importante en la flexión de la pierna durante la primera fase del paso. La inserción proximal se relaciona con una mayor velocidad durante el movimiento de propulsión inicial (Eftman, 1929; Elissamburu y Vizcaíno, 2004).

Índice de robustez de la tibia (*Tibia Robustness Index*; TRI): diámetro transversal, tomado en la mitad de la diáfisis, dividido por el largo de la tibia (TDT/TL×100). Da una indicación de la fuerza de la pierna y del espacio relativo disponible para el origen de los músculos que actúan a lo largo del tobillo (Elissamburu y Vizcaíno, 2004).

Índice crural (*Crural Index*; CI): largo de la tibia dividido por el largo funcional del fémur [TL/FL]. Da idea de en qué medida el miembro posterior está diseñado para velocidad (Howell, 1944; Fleagle, 1979; Bond *et al.*, 1995; Vizcaíno y Milne, 2002).

La literatura reciente provee ejemplos de uso de índices y su interpretación biomecánica (Figura VI.25).

Por ejemplo, retomando el **Índice de Habilidad Fosorial** (IFA, por su nombre en inglés *Index of Fossorial Ability*) descrito en capítulos precedentes, es útil no solo en la comparación entre formas que cavan con los brazos y formas que no cavan, sino también en todo contexto funcional donde la extensión del antebrazo sea relevante (por ejemplo Vizcaíno *et al.*, 2006a), por lo que es un índice que describe una función (extensión del antebrazo) más que una facultad (cavar) (véase Figura I.7). En su trabajo sobre la postura y locomoción de gliptodontes, Vizcaíno *et al.* (2011a) utilizaron índices funcionales en una doble aproximación. En primer lugar, estos índices se construyeron mediante el cociente de dos variables lineales que representan brazos de palanca. Pero además fueron analizados comparativamente con el conocimiento de las formas actuales más cercanamente emparentadas (armadillos), con el fin de testear su correlación con las características funcionales y la facultad. Cassini *et al.* (2012b) realizaron un estudio paleobiológico de los ungulados nativos de la Formación Santa Cruz, utilizando índices para inferir las capacidades funcionales de los distintos miembros del grupo en estudio. Además, discutieron estas inferencias funcionales mediante la comparación con el valor de los índices en una muestra comparativa de mamíferos actuales tales como roedores, carnívoros, elefantes y ungulados.

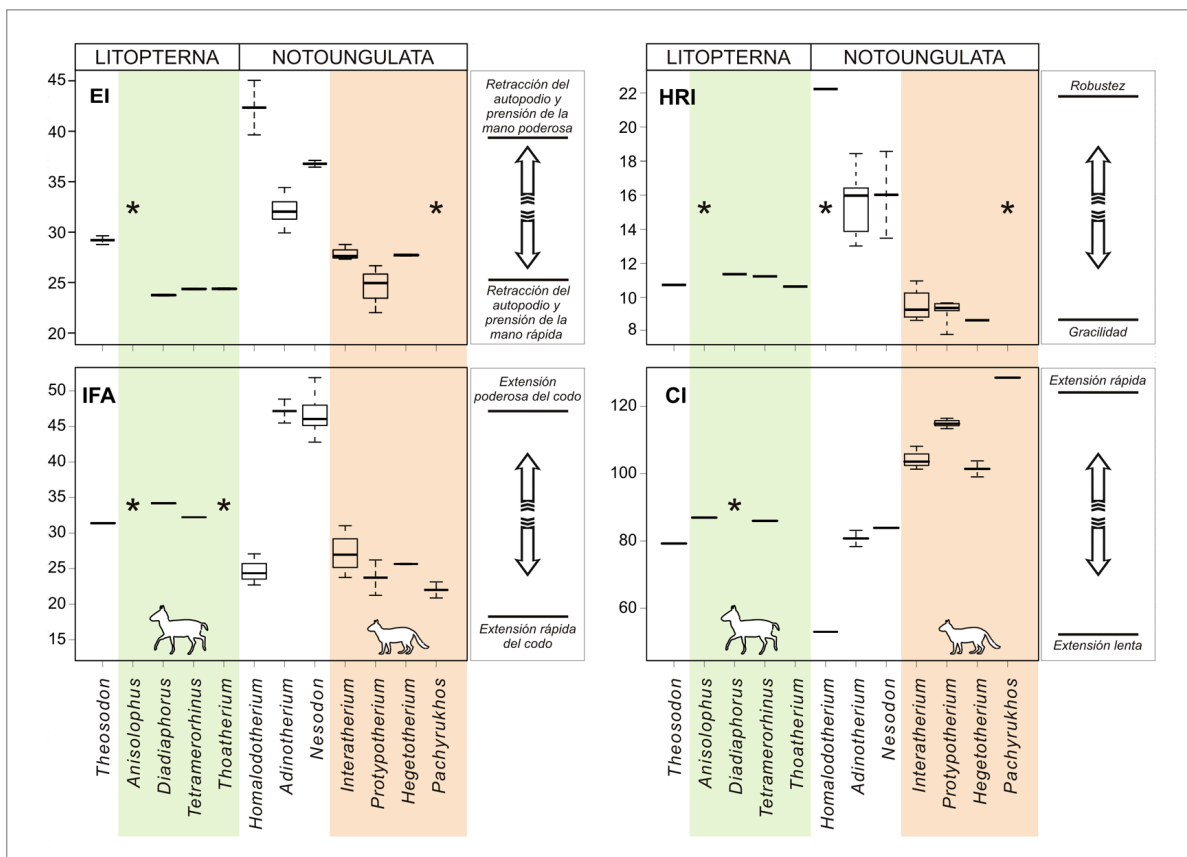


Figura VI.25. Utilización de algunos índices biomecánicos para realizar inferencias funcionales en ungulados tipoterios de la Formación Santa Cruz. Modificado de Cassini et al. (2012).

Como se vio en el Capítulo II, la **ecomorfología** estudia mediante análisis estadísticos el grado de correlación entre las variables métricas y las variables ecológicas a estimar: postura, preferencia de sustrato, etc. Un problema particular es que la mayoría de los tests estadísticos (ANOVA, Análisis de Discriminante y Análisis Canónico, por ejemplo) exigen trabajar con categorías fijas para la muestra de comparación. Esto obliga a clasificar a los taxones de la muestra y, como se mencionó, hacerlo de forma clara muchas veces es difícil. Una aproximación sencilla es utilizar en primera instancia la preferencia del sustrato y analizar si los taxones extinguidos son arborícolas, viven sobre el suelo o son acuáticos. Otra posibilidad es clasificar de acuerdo con la postura en bípedo o cuadrúpedo, plantígrado o digitígrado, esparrancado o parasagital, teniendo siempre en claro nuestras hipótesis y sin olvidar que muchos organismos son capaces de cambiar de postura de acuerdo con la actividad que estén realizando. Utilizar el tipo de marcha o el estilo locomotor es complicado porque, como ya vimos, la mayoría de los animales usan diferentes tipos de marcha y estilos de locomoción dependiendo de las circunstancias. Se puede repetir el análisis re-categorizando a los taxones: así se podría realizar un test categorizando al oso melero *Tamandua* como terrestre y otro test categorizándolo como arborícola, o uno como caminador cuadrúpedo y otro como trepador lento, o como cavador.

Por ejemplo, con el objetivo de inferir los hábitos locomotores de *Protypotherium* (Typotheria), un notoungulado del Mioceno de Patagonia, Croft y Anderson (2008) eligieron, partiendo de las estimaciones de masa publicadas, comparar con una muestra de mamíferos actuales de tamaño corporal similar. Utilizaron medidas e índices morfométricos empleados anteriormente para estudiar la función de los miembros en roedores caviomorfos (Elissamburu y Vizcaíno, 2004) como modelo para tipoterios (Elissamburu y Vizcaíno, 2005). Tanto las medidas como los índices fueron aplicados en Análisis de Componentes Principales (PCA) y de Discriminantes (DCA), categorizando como "arborícola", "saltador", "cursorial" y "semifosorial" a los taxones actuales y como "desconocido" a *Protypotherium*. Esta aproximación ecomorfológica puso a

prueba las hipótesis de locomoción que se generaron previamente mediante un análisis de morfología funcional, en el cual analizaron cualitativamente los rasgos óseos de los miembros (especialmente las articulaciones). Nótese que en el caso del PCA, por ser un análisis reductor de variables de tipo exploratorio, no es necesario categorizar a priori. Samuels y Van Valkenburg (2008) utilizaron también una aproximación con índices y análisis discriminante para encontrar patrones morfológicos comunes (morfortipos) en una muestra de roedores actuales con similares hábitos locomotores (saltadores, cursoriales, etc.). Luego recurrieron a estos resultados para inferir los hábitos locomotores en castores extinguidos a partir de su semejanza con los morfortipos “semiacuático” y “semifosorial”.

Otro ejemplo de un protocolo utilizando PCA es el trabajo de Toledo *et al.* (2012). Estos autores recurrieron a una serie de medidas del miembro anterior de una muestra de mamíferos actuales de tamaños, hábitos locomotores y grupos sistemáticos diversos para comparar con algunos géneros de perezosos santacruceses (Figura VI.26). Encontraron que, dentro del morfoespacio definido por las medidas del miembro anterior, los perezosos santacruceses tenían una afinidad de forma con los animales cavadores de la muestra (tanto arborícolas como habitantes del suelo), estando claramente separados de los perezosos actuales, los cuales presentaban una mayor afinidad morfométrica con los primates analizados.

Las inferencias funcionales de esta similitud en la forma fueron ponderadas utilizando índices como el IFA, entre otros, que permitieron proponer que los perezosos santacruceses eran formas capaces de cavar.

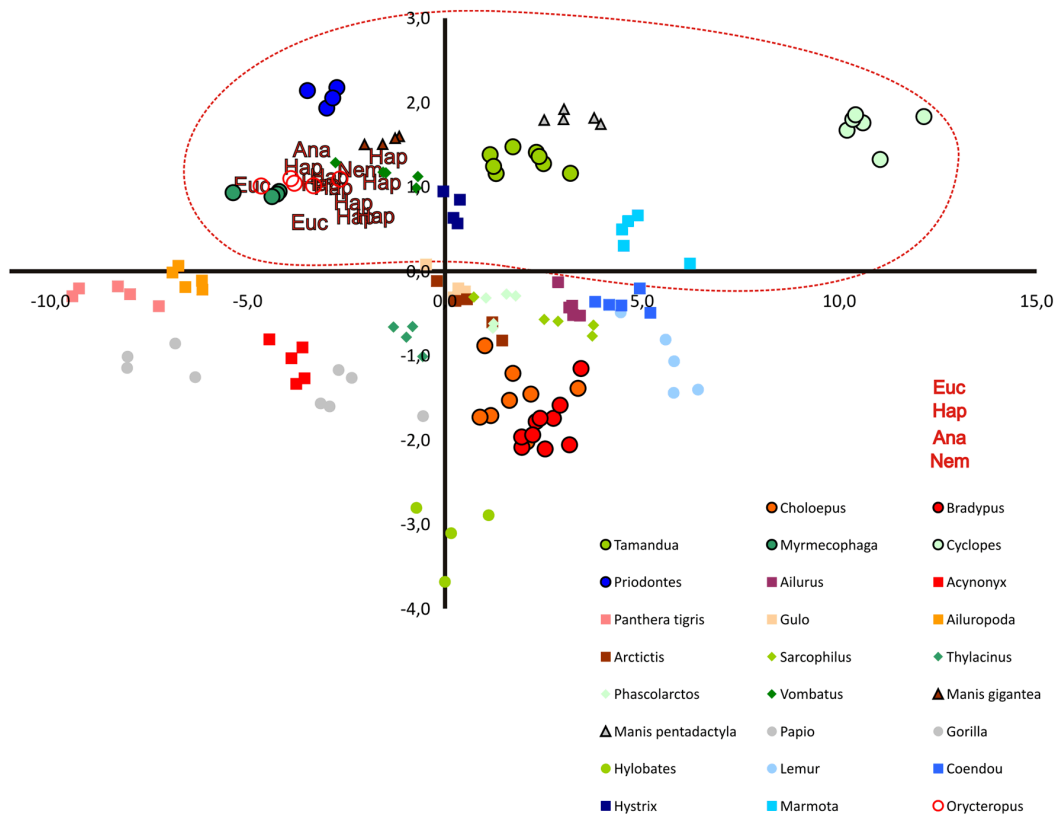


Figura VI.26. Análisis de Componentes Principales (PCA) con variables lineales del miembro anterior de perezosos de la Formación Santa Cruz y una muestra comparativa de mamíferos actuales. Los perezosos del Mioceno (*Eucholoeops* = Euc, *Hapalops* = Hap, *Analcitherium* = Ana y *Nematherium* = Nem) comparten un morfoespacio con formas cavadoras (línea roja punteada), mientras que los perezosos actuales *Bradypus* y *Choloepus* comparten el morfoespacio con primates como el gibón, el mandril y el lémur. Modificado de Toledo *et al.* (2012).

Bibliografía de referencia

- Alexander, R.McN. (1989). *Dynamics of dinosaurs and other extinct giants* (p. 129). Columbia University Press.
- Hildebrand, M. y Goslow, G. E. (2001). *Analysis of vertebrate structure* (p. 635). Wiley and Sons. 5ta Ed.
- Pough, F. H., Janis C. M. y Heiser, J. B. (2013). *Vertebrate Life* (p. 720). New York: Prentice Hall. 9^{na} Ed.
- Radinsky, L. B. (1987). *The evolution of vertebrate design* (p. 197). Chicago: University of Chicago Press.

ALIMENTACIÓN. DIVERSIDAD DE ALIMENTOS Y APARATOS BUCALES EN VERTEBRADOS

En capítulos anteriores se apuntó que a la hora de analizar la preferencia y/o el uso de sustrato deben considerarse diferentes actividades vitales que desempeñan los animales, entre ellas la búsqueda y adquisición de alimento. Mediante estas actividades los organismos extraen de forma activa sustancias nutritivas del ambiente (incluyendo otros organismos). En este sentido, los animales adquieren la mayoría de las biomoléculas (aminoácidos, azúcares, lípidos) a través de la ingestión de materia orgánica producida por otros seres vivos, lo que se conoce como **heterotrofia**. Las características de la selección de materiales en los que estas biomoléculas están empaquetadas en la naturaleza definen la **alimentación** (*feeding* en inglés), **dieta** o **hábitos** alimentarios de los organismos. En este capítulo y el siguiente nos centraremos entonces en este tercer atributo biológico esencial, sin perder de vista la estrecha relación con los otros dos.

Los vertebrados presentan alimentaciones muy variadas que pueden caracterizarse por el tamaño del ítem ingerido (desde partículas orgánicas microscópicas hasta organismos que superan en varias veces su propio tamaño), por su actividad (desde organismos sésiles o pasivos como plantas a muy activos como los artrópodos y vertebrados), por su valor nutritivo (desde aquellos ricos en nutrientes como tejidos animales, a los pobres como los tallos de las plantas), como así también por su disponibilidad en el ambiente, su grado de toxicidad u otras características. De hecho, cada biólogo podría seguir aumentando la lista según la problemática que deba enfrentar. Por tal motivo, hemos dedicado una sección importante de este capítulo a tratar la cuestión de la clasificación de los alimentos.

En los vertebrados (y la gran mayoría de los animales), la región del aparato digestivo que primero entra en contacto con el alimento es la boca, por lo que el estudio del aparato bucal es un tópico de suma importancia para entender la alimentación. El resto de este capítulo es una síntesis de la diversidad de tipos y funciones del aparato bucal de los vertebrados en un contexto evolutivo, de manera análoga a lo que se hizo en el Capítulo V con los tipos locomotores. A esta altura del libro, no sorprende que la variedad de dietas se refleje en múltiples diseños de los sistemas alimentarios y que exista tanto una gran diversidad de estos dentro de un mismo grupo como soluciones comunes en grupos filogenéticamente distantes. Los elementos anatómicos preservados en el registro fósil útiles para inferir las dietas de los organismos extinguidos son casi exclusivamente el cráneo y los dientes. El cráneo desempeña una gran variedad de roles biológicos, además de la alimentación que trataremos en este capítulo y el siguiente, que resultan en diferentes demandas funciona-

les que afectan su diseño, como las relaciones con los órganos de los sentidos (por ejemplo visión diurna o nocturna, visión binocular), el calentamiento del aire inspirado, defensa o luchas intraespecíficas (por ejemplo, astas y cornamentas), etc. Estas demandas potencialmente conflictivas afectan especialmente al complejo conformado por el neurocráneo y las quijadas superiores, por lo que son las mandíbulas las que regularmente muestran mayor ajuste a las exigencias propias de la dieta (Vizcaíno y Bargo, 1998). Los dientes, debido a su empleo en tomar y procesar el alimento y su resistencia a la abrasión y el desgaste ocasionado por su uso, permiten inferir desde la dieta, los movimientos masticatorios, la fisiología digestiva y el metabolismo, hasta aspectos específicos del uso del hábitat.

CLASIFICACIONES DE ALIMENTOS Y TIPOS DE ALIMENTACIÓN

En paleobiología de vertebrados, uno de los enfoques más difundidos en las aproximaciones morfofuncionales y ecomorfológicas es clasificar los organismos por su dieta para ubicarlos en distintos gremios (por ejemplo, autótrofos y heterótrofos, consumidores primarios y secundarios o herbívoros, carnívoros y omnívoros, según las circunstancias) e inferir las redes tróficas de la paleocomunidad. El paso siguiente suele ser resolver cómo partieron el uso del recurso en esa paleocomunidad las especies de un mismo gremio. Esto implica la necesidad de utilizar otras clases dietarias dentro de cada gremio con criterios diferentes al de la primera clasificación; por ejemplo, las propiedades mecánicas del alimento (blandos, duros, turgentes, quebradizos, fibrosos, etc.) o la forma de obtención del mismo (depredador, carroñero, etc.) o el momento de la alimentación (diurno, nocturno) entre otros.

Diferentes disciplinas y aun diferentes ramas dentro de cada disciplina, incluso en ecología, de la cual se nutren los estudios ecomorfológicos, siguen criterios disímiles, por lo que no existe una clasificación única de tipos de alimentos o de alimentación.

Ante la necesidad de categorizar dietas de la manera más precisa posible para estudios del tracto gastro-intestinal de mamíferos, Langer y Chivers (1994) realizaron una intensa recopilación bibliográfica dentro de distintas disciplinas (ecología, nutrición, anatomía funcional, fisiología y biología evolutiva). El principal resultado de esta investigación fue una tabla de términos que pueden ser utilizados para clasificar alimentos. Los autores reconocieron que no podían insistir en que otros siguieran esa lista como clasificación, pero esperaban que contribuyera a establecer una terminología ampliamente aplicable. Hasta donde hemos podido indagar, este consenso aún no ha sido logrado. En esta sección intentaremos aportar a las expectativas de Langer y Chivers (1994), utilizando como base su trabajo para desarrollar la siguiente síntesis (véase Cuadro de texto).

TÉRMINOS QUE SE PUEDEN UTILIZAR PARA CLASIFICAR LOS ALIMENTOS SEGÚN LANGER Y CHIVERS (1994)

1. GENERALISTA: polífago; omnívoro
 2. CONSUMIDOR ESPECIALISTA: oligófago
 - 2.1. Consumidor de materia animal: zoófago; faunívoro. Estos se pueden subdividir en varios tipos de alimentos:
 - Invertebrados (microfaunívoro)
 - Artrópodos: hormigas (mirmecófago), insectos (insectívoro),
 - Crustáceo (crustívoro; cancrívoro).
 - Moluscos (moluscívoro; malacófago): calamar, almeja, mejillón.
 - Zoo-plancton (planctonívoro)
 - Vertebrados (macrofaunívoro)
 - Vertebrados no-mamíferos: peces (piscívoros)
 - Mamíferos (carnívoro)
 - Sangre (sanguinívoro; hematófago)
 - 2.2. Consumidor de materia vegetal: fitófago; florívoro. Estos se pueden dividir en tres tipos de consumidores de acuerdo al grado de selección del alimento:
 - Consumidores a granel (o al bulto) y forraje
 - Consumidores selectivos
 - Consumidores intermedios
- El alimento vegetal en cuestión incluye:
- Hongos (micófago)
 - Líquenes (liquenófago)
 - Musgo (briofitófago)
 - Madera (xilófago)
 - Corteza
 - Ramas
 - Raíces
 - Órganos de almacenamiento subterráneo: bulbos, cormos, tubérculos
 - Diásporas: frutas (frugívoros), nueces, granos de cereales (granívoro); semillas, cáscaras
 - Tumores
 - Exudados: savia, gomas, resinas
 - Capullos/flores
 - Polen
 - Néctar (nectarívoro)
 - Ramoneo (ramoneador)
 - Legumbres
 - Angiospermas no leguminosas
 - Ramitas
 - Hierbas (herbívoros)
 - Hierbas no graminoideas (forbs): brote; hoja (folívoro); tallo de la hoja o pecíolo; yema
 - Pasto (pastador, poéfago, graminívoro): tallo; vaina; hoja

Aunque es poco frecuente en paleobiología de vertebrados, una primera aproximación para clasificar dietas es la que describe la variedad de alimentos que un animal puede ingerir.

Consumidor Generalista – polifagia (*generalist feeder - polyphagy* en inglés): se refiere a los animales que incluyen una amplia variedad de alimentos, siendo el término omnívoro un ejemplo de este tipo.

Consumidor Especialista - Oligofagia (*specialist feeder - oligophagy* en inglés): animales que se especializan en o hacen uso de una menor variedad de recursos alimentarios. Dentro de esta categoría podríamos incluir a los **monófagos**, casos extremos que toleran un único tipo de alimento, por ejemplo el koala *Phascolarctos cinereus*, que solo se alimenta de hojas de eucaliptos, o el panda gigante *Ailuropoda melanoleuca* que consume brotes de bambú exclusivamente.

Independientemente de esta primera clasificación, lo más habitual en los estudios de dieta es clasificar a los organismos de acuerdo con el tipo de alimento que consumen, en referencia a su grupo taxonómico o al tipo de partes corporales, tejidos, etc. de que son consumidos. En lo tratado a continuación encontraremos tanto oligófagos como monófagos.

Una práctica común en estudios de dieta en invertebrados es discernir entre el consumo de materia no viviente (incluyendo organismos muertos en descomposición), del consumo de organismos vivos (ya sean estos vágiles o sésiles). Si bien no se ha propuesto un nombre que agrupe estas dos grandes categorías, el consumo de materia no viviente incluye heces (coprófagos), materia orgánica desestructurada en descomposición (detritívoros), tierra con su componente inorgánico (geófagos), de huesos (osteófagos u osífragos) y carroña o tejidos animales muertos (carroñeros). En los vertebrados hay ejemplos de monófagos como los murciélagos desmodontinos (*Desmodus*, *Diaemus*, *Diphyllano*) que son sanguívoros, pero no se conocen monófagos que se alimenten exclusivamente de materia no viviente, aunque algunos (aves, mamíferos) la incorporan en su dieta en menor o mayor proporción.

Cuando el alimento incluye organismos vivos puede ser de origen animal o vegetal. Para aquellos organismos que se alimentan de otros animales *sensu lato*, Langer y Chivers (1994) encontraron que el término más utilizado es **zoófago** o faunívoro (dependiendo de la raíz griega o latina, respectivamente). En algunos trabajos se utiliza el término animalívoro para describir la dieta de armadillos (*Xenarthra*) que prefieren consumir tejidos animales (en inglés *animal matter feeder*, “consumidor de materia animal”), desde insectos a carroña de grandes animales (Vizcaino *et al.*, 2004; Vizcaino, 2009). El razonamiento detrás de esta decisión es que es conceptualmente diferente a faunívoro ya que la palabra fauna refiere al conjunto completo de animales de un área determinada, o sea que se alimentaría de todos los animales, no de cualquiera. Más allá de esta sutil diferencia, es muy común denominar carnívoros a los zoófagos, aunque algunos autores sugieren reservar el término para aquéllos que se alimentan de mamíferos. Los zoófagos a su vez pueden dividirse y subdividirse para llegar a categorías monófagas; en primera instancia pueden dividirse entre los que se alimentan de invertebrados y los que lo hacen de vertebrados.

Microfaunívoros: para los animales que se alimentan de invertebrados se aplican nombres distintivos a los que se alimentan de artrópodos, por ejemplo insectívoros (insectos), mirmecófagos (hormigas o termitas), cancrívoros o crustácívoros (crustáceos), etc., de moluscos, por ejemplo moluscívoros (caracoles, almejas, mejillones, etc.) en general o teutófagos (calamares) en particular, y de zoo-plancton (planctonívoros; conformado a su vez en gran parte por larvas de cefalópodos, bivalvos y crustáceos).

Macrofaunívoros: se utiliza este término para animales que se alimentan de vertebrados; por ejemplo, piscívoros (peces), ofidiófagos (serpientes), etc.

Los zoófagos muchas veces se alimentan solamente de un tipo de tejido de origen animal y se los clasifica basándose en ello; por ejemplo, hematófagos (sangre), lepidófagos (escamas de peces), oófagos (huevos), etc. Aquéllos que se alimentan de animales con valvas o animales con exoesqueletos resistentes se denominan durófagos y en este caso se hace referencia no a la dureza misma del alimento sino a las barreras (propias de la presa) que el consumidor debe superar para acceder a los tejidos y órganos más blandos que son digeribles (músculos, grasa, vísceras).

Langer y Chivers (1994) usaron **fitófagos** o florívoros (en relación a flora) para los animales que se alimentan de plantas en sentido amplio. Serían consumidores de materia vegetal (*plant matter feeder* en inglés). Dentro de los fitófagos, incluyen a los que se alimentan también (pero no exclusivamente) de hongos (micófagos), de líquenes (liquenófagos) y de musgo (briofitófagos), debido principalmente a un sesgo hacia la clasificación de dieta en los mamíferos. Los fitófagos se alimentan de una o más partes de la planta: de madera (xilófagos); de corteza, ramas; raíces y órganos de almacenamiento

subterráneos como bulbos o tubérculos; de diásporas (o diseminulos) como frutos (frugívoros), núculas y semillas (granívoros); exudados como savia, goma y resinas (exudatívoros); de capullos y flores (florívoro, en este caso en relación a la flor; podría usarse antófago para evitar confusiones), de polen (palinívoros) o del néctar (nectarívoros). Langer y Chivers (1994) agruparon el resto de los fitófagos en ramoneadores, incluyendo a los herbívoros, es decir que comen plantas de hábito herbáceo. A estos se los diferencian en dos grandes grupos, los consumidores de hierbas no graminoideas, incluyendo sus hojas, brotes y tallos (excluye a las pasturas), y los pastadores o graminívoros que consumen pastos (gramíneas), incluyendo sus hojas, vainas y tallos. Para estos últimos Werner (1961) propuso el término “poéfagos” derivado del grupo taxonómico Poaceae derivado del griego *πόα* “grama de la pradera” (*meadow grass* en inglés).

Es muy común encontrar entre la bibliografía de mamíferos herbívoros, particularmente en ungulados, los términos ramoneador (*browser* en inglés) y pastador o pacer (*grazer* en inglés) usados con significados parcialmente diferentes a los de Langer y Chivers (1994). Los términos por sí solos no son totalmente explícitos ya que las definiciones aportadas por el Diccionario de la Real Academia Española con relación al ganado no reflejan límites nítidos. La de ramonear es “pacer las hojas y las puntas de las ramas de los árboles, ya sean cortadas antes o en pies tiernos de poca altura”, la de pacer es “comer en los campos, prados, montes y dehesas” y la de pastar es “comer hierba u otros vegetales cortándolos con los dientes en el lugar en que se crían”. Algo similar ocurre en la lengua inglesa. Por ejemplo, la utilización de *browse* en el siglo XV refería a “que se alimenta de los brotes” con origen en el francés antiguo *brost* “brote joven, ramita” y/o probablemente del protogermánico *brust-* “brote, retoño”. En el caso del término *graze*, este deriva del inglés antiguo *gæs* “hierba, planta, grama, pasto” y este del protogermánico *grasan* “brote joven” cuya raíz se relaciona con “crecer” y “verde”.

En un intento por resolver la ambigüedad de estos términos aplicados a los ungulados rumiantes, Hofmann y Stewart (1972) propusieron una clasificación particular de los hábitos alimentarios de los rumiantes de África Oriental. Así, los clasificaron en 1) consumidores de forraje al bulto (*bulk and roughage eaters* en inglés), los que comen pastos y forrajes incluyendo las partes frescas y las partes secas; 2) consumidores selectivos (*concentrate selectors* en inglés), los que se alimentan del follaje y frutas de árboles y arbustos de dicotiledóneas; y 3) consumidores intermedios (*intermediate feeders* en inglés), que se alimentan de pastos y plantas herbáceas y arbustos y follaje de los árboles. Según Langer y Chivers (1994) estas tres categorías no proveen una clasificación sin ambigüedades para los materiales alimentarios.

En un trabajo sobre la dieta de rumiantes extintos del Viejo Mundo y de América del Norte, Solounias y Moelleken (1993), indicaron que los términos pastador (*grazer*) y ramoneador (*browser*) deben utilizarse específicamente para expresar tipos de vegetación consumida y no para distinguir entre consumidores selectivos y no selectivos. Posteriormente, Spencer (1995) propuso utilizar categorías basadas en la composición de la dieta de bóvidos africanos y los dividió en cuatro clases: dietas basadas en pasturas (*grass* en inglés), en dicotiledóneas (*dicots* en inglés) y dos dietas mixtas, una de ellas con preferencias sobre pasturas (*mixed preferring grass* en inglés) y la otra sobre dicotiledóneas (*mixed preferring dicots* en inglés).

En sus estudios sobre ungulados rumiantes y no-rumiantes actuales y fósiles Mendoza y Palmqvist (2006, 2008) mantuvieron las categorías ramoneadores (1) y pastadores (2) pero incluyeron otras tres categorías: dietas intermedias (3), frugívoros (4) y omnívoros (5). Estos autores indicaron claramente que estas categorías describen la composición sistemática de los ítems consumidos y están subordinadas al tipo de ambiente (*i.e.*, abiertos, mixtos y cerrados). Si bien esta clasificación es de utilidad en los ungulados, teniendo presente el esquema presentado para vertebrados más arriba, las categorías podrían anidarse de modo que las 1 a 4 incluyeran tanto formas oligófagas como monófagas por oposición a la 5 polífagas (omnívoras), las categorías 1 a 3 incluyendo formas herbívoras por oposición a la 5 (frugívoras) y por último la categoría 2 podría llamarse “poéfagos”.

En la literatura paleontológica de América del Sur, los términos ramoneador y pastador han sido largamente aplicados a las faunas de mamíferos cenozoicos, pero casi nunca se definió claramente el significado que se le otorgaba. Cabe señalar que durante esa época hubo escasísimos ungulados rumiantes en el continente y el rol de herbívoro de más de una tonelada estuvo ocupado mayormente por xenartros y secundariamente por ungulados nativos (Vizcaíno *et al.*, 2012b). Bargo y Vizcaíno (2008) señalaron que una revisión de la literatura disponible sobre el tema revela que cada término refleja dos criterios diferentes de clasificación refiriéndose uno de ellos al modo de adquisición de alimentos y el otro al tipo de alimentos ingeridos; es decir, “ramonear” puede referirse a alimentación selectiva de cualquier tipo de alimentos, así

como comer dicotiledóneas; “pastar” denota que comen pastos, incluyendo dicotiledóneas además de gramíneas. Bargo y Vizcaíno (2008) ejemplificaron esta ambigüedad utilizando como ejemplo el venado de las pampas *Ozotoceros bezoarticus*. Señalaron que este cérvido de talla mediana, aunque se alimenta principalmente de pastos, arranca solo pequeños trozos nutritivos de plantas de ciertas especies. Es decir que sería un ramoneador desde el punto de vista de la selección del ítem y un pastador considerando solo el grupo sistemático del alimento ingerido. En consecuencia, si el uso de estos términos no está claramente definido, cuando se aplican a un organismo extinto, no queda claro si se refieren a un modo de adquisición de alimentos seleccionados por forma (tamaño y figura) del ítem (independiente de la naturaleza taxonómica), o a la selección específica de taxones independiente de la forma, o a un grado incierto de combinación de ambos.

Quizás una forma de resolver el dilema sea utilizar el término ramoneador para distinguir a los que se alimentan selectivamente de brotes y ramas de pastos y/o arbustos, de los pastadores, consumidores al bulto de pasturas (gramíneas). De cualquier manera persiste el hecho de que ambas clases (y no categorías) están definidas sobre criterios diferentes. Además, la correlación entre la morfología del consumidor y el consumo de una entidad taxonómica determinada (gramíneas) es indirecta. Lo que en realidad se evalúa es la correlación entre la morfología y ciertas características físicas, mecánicas y ecológicas expresadas en conjunto en un taxón y solo puede confirmarse con la observación directa en actuales o la confrontación de información química en paleobiología (ver Paleontología Isotópica, Capítulo IX). Como veremos en los capítulos siguientes, los tipoterios, pequeños ungulados nativos de América del Sur, desarrollaron una variedad exagerada de la morfología considerada propia de ungulados pastadores actuales. Sin embargo, estudios recientes de fitolitos (biomineralizaciones de origen vegetal) de las formaciones geológicas en las que se registran los tipoterios, demuestran que esta morfología se desarrolló antes que la generalización de las comunidades de gramíneas en el continente y la morfología de los tipoterios podría responder a una combinación de factores ambientales y una dieta basada en otros taxones con ciertas propiedades físicas congruentes con las de las gramíneas (Strömberg *et al.*, 2013). En el trabajo mencionado más arriba, Bargo y Vizcaíno (2008) prefirieron utilizar la correlación entre morfología y las características físicas de los alimentos que definirían el estilo de toma de alimento para proponer hipótesis sobre la alimentación de los perezosos terrestres pleistocenos de la región pampeana (ver Capítulo VIII).

En suma, la discusión sobre la clasificación de alimentación más apropiada para aplicar en paleobiología de vertebrados aún no está resuelta, quizás nunca lo esté y probablemente no sea menester consensuarla por cuanto siempre dependerá de las necesidades del paleobiólogo qué tipo de clasificación deba aplicar en su trabajo. Lo que sí parece imprescindible es, una vez más, que en los trabajos sobre paleobiología se aclare el significado específico que se le da a los términos. Asimismo, resulta recomendable no basar una interpretación de dieta en una única variable morfológica, sino en la evaluación de la consistencia de la propuesta con el conjunto funcional que representa lo que se conozca del organismo, otras líneas de evidencia (como micro y meso desgaste, Capítulo VIII) e información contextual (registro paleobotánico, ambiente sedimentario, etc.; Capítulo IX).

DIVERSIDAD DE APARATOS BUCALES EN VERTEBRADOS

En el hipotético vertebrado ancestral marino que se alimentaba por filtración de partículas orgánicas descrito por Radinsky (1987), que se mencionó en el Capítulo V, el órgano más grande en el cuerpo sería la faringe, la cual actuaría fundamentalmente en la alimentación y la respiración (Figura VII.1).

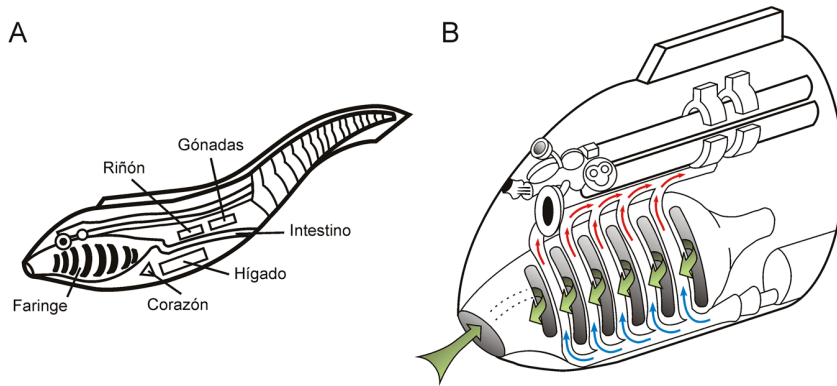


Figura VII.1. Vertebrado ancestral hipotético. A, anatomía general; B, detalle de la región cefálica, nótese la dirección de las corrientes de agua (flechas verdes) al pasar por la canastilla branquial y la circulación de sangre carbo-oxigenada (flechas azules) que experimenta hematosis al pasar por las branquias (flechas rojas). Modificado de Radinsky (1987).

El agua cargada de barro conteniendo materia orgánica en suspensión ingresaría a la boca por la succión generada por la acción de músculos entre las aberturas laterales de la faringe, que expandiría el volumen de esta cavidad.

La contracción de musculatura antagonista reduciría el volumen de la cavidad faríngea, aumentando la presión y forzando al agua a salir por las aberturas laterales. Durante el proceso, el barro y la materia orgánica ingeridos serían retenidos en la faringe y pasarían posteriormente al intestino para la digestión y absorción de los nutrientes.

La aparición de las mandíbulas representa el avance evolutivo más importante en la historia de los vertebrados (Romer, 1962), por cuanto permitió acceder a fuentes de comida que no son asequibles sin ellas y favoreció el desarrollo de formas de mayor tamaño. Con mandíbulas accionadas por músculos y armadas con dientes existe un agarre firme a los objetos. Pero la acción de las mandíbulas no se limita a la captura y desmenuzamiento de nuevas presas sino que abre un abanico de posibilidades a través de la manipulación de objetos. Se trataría entonces de una herramienta polifuncional para cavar, mover elementos para construir nidos, retener a la pareja durante el cortejo, sostener o movilizar las crías, etc. (Figura VII.2).

Los vertebrados con mandíbulas constituyen un grupo monofilético denominado Gnathostomata que incluye a la gran mayoría de los vertebrados actuales y fósiles. Su nombre (del griego *gnathos* –mandíbula- y *stoma* –boca-) alude a su característica más destacable, la presencia de mandíbulas endoesqueletales y una diversidad de elementos exoesqueletales para agarrar, perforar, raspar, moler o cortar, como dientes y huesos dérmicos. Los vertebrados actuales se agrupan en dos clados mayores, Chondrichthyes (tiburones, rayas y quimeras) por un lado y Osteichthyes (peces óseos, tanto de aletas radiadas como lobuladas y todos los vertebrados terrestres) por el otro. Se reconocen además otros dos grandes clados de gnatostomados acuáticos fósiles (Placodermi y Acanthodii).

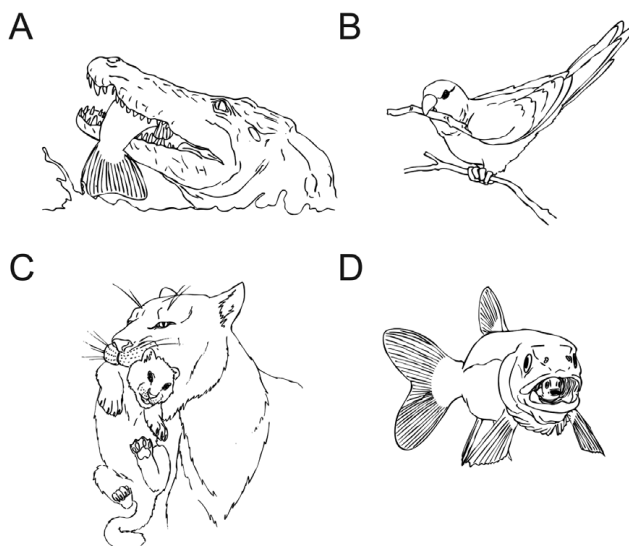


Figura VII.2. Roles biológicos de las mandíbulas. A, captura y muerte de presas por parte de un cocodrilo (obtención y manipulación del ítem alimentario); B, manipulación de objetos del entorno por un loro (construcción del nido); C y D, traslado y protección de las crías (león y gobio).

En el medio acuático, la apertura de las mandíbulas no cuenta con asistencia significativa de la fuerza de gravedad, sino que se produce fundamentalmente por acción de músculos (musculatura hipobranquial). La diferencia de presión que se establece entre el interior de la cavidad orofaríngea y el agua circundante, por el brusco aumento de volumen de esta cavidad al abrirse la boca rápidamente, genera un componente de succión que la mayoría de los peces aprovechan en mayor o menor grado al momento de alimentarse, especialmente aquellos en los que el tamaño del ítem alimentario es bastante menor que el del animal consumidor. En este sentido, la presencia de una suspensión mandibular móvil (**hiostilia**), que permite a las quijadas moverse hacia adelante con cierta independencia del resto del cráneo, favorece el aumento de volumen de la cavidad y la consecuente generación de succión. En los tiburones y otros peces depredadores activos, la protrusión de las quijadas juega un papel importante en la mordida de la presa. El sistema de piezas articuladas que forman la boca protrusible de muchos peces óseos, así como su musculatura asociada, constituyen una estructura sumamente compleja y de gran plasticidad funcional (Figura VII.3).

La alimentación por succión no es posible en el medio terrestre por la escasa densidad del aire (el agua es 900 veces más densa y 80 veces más viscosa que el aire). En los tetrápodos las quijadas están preparadas para un fuerte agarre de la presa. La suspensión mandibular es **autostílica** (la quijada superior está vinculada de forma inmóvil al neurocráneo) y el aparato branquial, que se torna inútil para sus funciones originales (filtración y respiración), se recicla en nuevas estructuras. La apertura de la boca se realiza por un músculo depresor de la mandíbula, asistida por la gravedad. Como novedad, se desarrollan las **glándulas salivales**, las cuales intervienen en la lubricación del ítem alimentario y en el procesamiento químico del mismo durante su paso por la boca. En ciertos grupos (los ofidios por antonomasia) las glándulas salivales pueden modificarse en glándulas venenosas, en algunos casos muy desarrolladas. En los tetrápodos aparece también la **lengua**, órgano muscular que se desarrolla en el piso de la cavidad bucofaríngea, sostenida por el **aparato hioideo**. La lengua desempeña un rol fundamental en la toma, transporte y deglución del alimento (Figura VII.4).

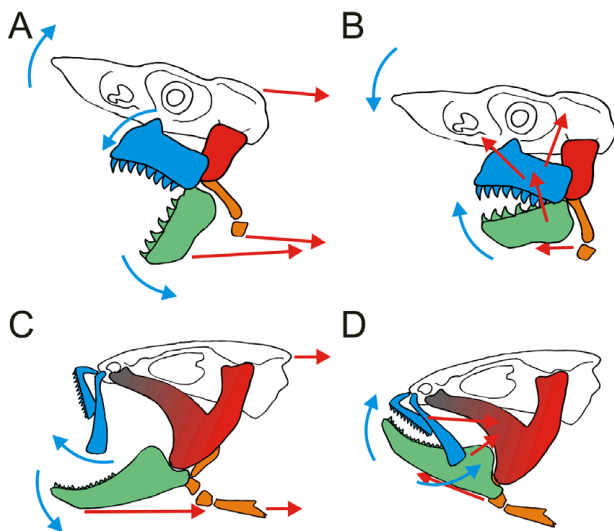


Figura VII.3. Mecánica mandibular en vertebrados con suspensión hiostílica. A y B, movimientos del esplanocráneo durante la apertura y el cierre de la boca en un tiburón neoseláceo idealizado; C y D, movimientos del esplanocráneo durante la apertura y el cierre de la boca en un pez teleósteo idealizado. En azul quijada superior, en verde quijada inferior, en rojo hiomandibular (en el teleósteo fusionado a otros elementos -gris- formando el suspensorio) y en naranja elementos restantes del arco hioideo. Las flechas azules indican dirección aproximada del movimiento; las flechas rojas indican líneas de acción de la musculatura involucrada. Modificado de Hildebrand y Goslow (2001), Liem *et al.* (2001) y Kardong (2007).

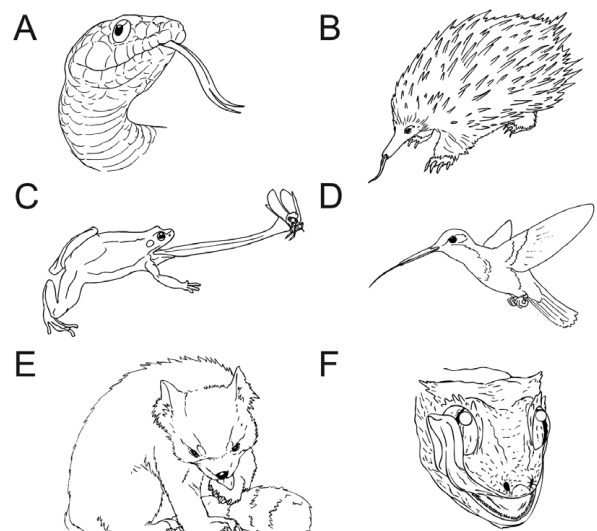


Figura VII.4. Roles biológicos de la lengua. A, como órgano táctil y quimiosensitivo (la mayoría de los tetrápodos; representado aquí por un ofidio). B, C y D, como órgano de selección y toma del alimento: insectos en el equidna (B) y el sapo (C) y néctar en el colibrí (D). E y F, como órgano de autolimpieza: en el panda rojo (E) y el geko (F).

La evolución de los **amniotas** primitivos coincidió con la diversificación de los insectos como fuente alimenticia, lo que implicó el desarrollo de mecanismos mandibulares más específicos. Muchos desarrollaron una movilidad intracraneal, la **cinesis** (Hildebrand y Goslow, 2001), mecanismo de movimiento relativo entre distintas partes del cráneo que permite la disipación de tensiones estructurales generadas por la toma del alimento. Este sistema puede estar compuesto, por ejemplo, por cuatro unidades móviles en los escamados, donde el cuadrado se articula de manera móvil con el neurocráneo (**estreptostilia**) y la cinesis craneana aumenta de acuerdo con la aparición de otros puntos de articulación móvil en la quijada superior y el cráneo facial. La complejidad de este sistema alcanza su máxima expresión en las serpientes, especialmente en las endoglifodontas (elápidos -cobras y corales- y vipéridos -crótalos y yararás) con ocho unidades (Figura VII.5). En estas, los sistemas óseo, muscular, digestivo y tegumentario tienen adaptaciones para facilitar el ingreso de la presa.

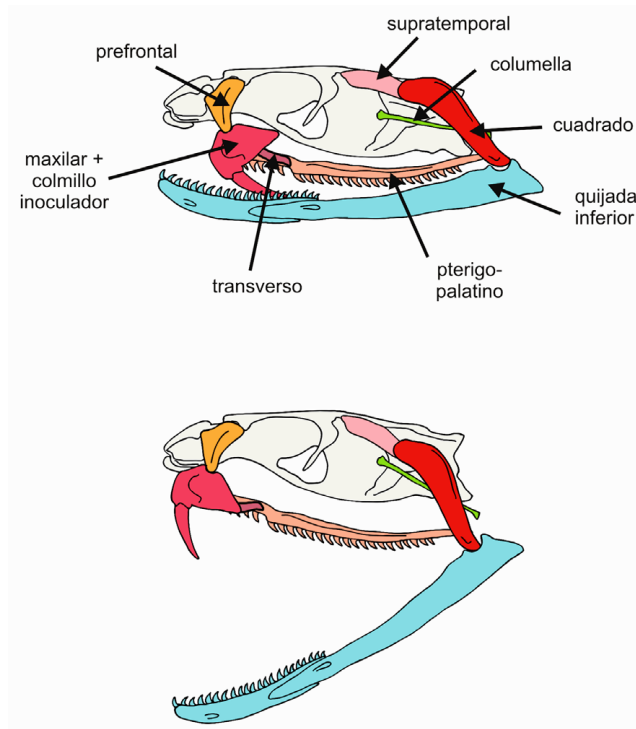


Figura VII.5. Cinesis craneana en un ofidio vipérido idealizado durante la apertura de la boca. El sistema de elementos óseos articulados produce la erección de los colmillos inoculadores para la mordida. Modificado de Liem *et al.* (2001) y Kardong (2007).

Los quelonios y los diápsidos que poseen un cráneo **acinético** (cocodrilos entre los arcosaurios y tuataras entre los lepidosaurios) presentan un cuadrado fuertemente soldado a la base del cráneo (**monimostilia**). En contraposición con los cráneos cinéticos de escamados y aves, en estos animales la robustez de la estructura craneal resiste las tensiones mecánicas de la alimentación. El cráneo también se refuerza con la aparición de un **paladar secundario** separando la cavidad bucal del vestíbulo nasal. Esta estructura es incipiente en quelonios y presenta el máximo desarrollo en cocodrilos, en los que premaxilares, maxilares, palatinos y pterigoides se unen en la línea media ventral.

En los osteíctios en general, la mandíbula está compuesta por un elemento endocondral (articular) y seis dérmicos (dentario, esplenial, angular, suprangular, prearticular y coronoides) que pueden estar fusionados en distinto grado. Las tortugas presentan un pico córneo en sus quijadas edéntulas. Entre los diápsidos, las tuataras poseen dientes fusionados por su base (**acrodoncia**), a diferencia de los dientes de implantación lateral (**pleurodoncia**) del resto de los escamados. Los cocodrilos y la mayoría de los grupos de arcosaurios extinguidos tienen dientes implantados en alvéolos robustos (**tecodoncia**) (véase Apéndice).

En los reptiles, la musculatura mandibular está muy diferenciada respecto de los anfibios. Los músculos aductores son los más importantes; se originan en los huesos de sustitución de la caja craneana y el cuadrado y se insertan en la mandíbula, inervados por el nervio trigémino. La lengua de los reptiles es más compleja que la de los anfibios, incorporándose las glándulas y la musculatura geniohioidea.

En la boca de las aves modernas es característica la ausencia de dientes y la presencia de un pico cubierto por un estuche córneo, con morfología muy diversa. El cinetismo craneano de las aves también alcanzó un alto grado de desarrollo durante la radiación adaptativa del grupo, permitiendo cierto movimiento independiente del pico con respecto a la caja craneana. También existen especializaciones de la lengua para la captura del alimento (por ejemplo en el pájaro carpintero o en los colibríes; Figura VII.6).

Como en los cocodrilos, en el estómago hay una porción muscular, la molleja, que reduce el tamaño de las partículas por trituración y está especialmente desarrollada en las aves herbívoras con una dieta rica en fibras (Figura VII.7).

Las características anatómicas de los mamíferos se desarrollaron en diferentes grupos de terápsidos desde el Pérmico al Triásico y sus funciones originales no fueron necesariamente las mismas que en los mamíferos actuales. Entre los cinodontes no mamíferos (Figura VII.8) los dientes postcaninos tenían cúspides accesorias a la cúspide principal con facetas de desgaste que indican capacidad de desgarrar y cortar, lo que les habría permitido reducir el alimento a porciones más pequeñas antes de tragarlo. La musculatura aductora diferenciaría un masetero superficial que habría fortalecido el cierre de las quijadas. Aunque retenían la articulación entre cuadrado y articular, estos huesos estaban reducidos y posiblemente cumplían una función en la transmisión de vibraciones al oído medio. Un mayor desarrollo del dentario permitiría mejorar el soporte de las cargas sobre las mandíbulas durante la masticación.

En los mamíferos el cráneo posee paladar secundario y la mandíbula está conformada solo por el dentario (Figura VII.9). El paladar óseo (paladar duro) constituido por premaxilares, maxilares y palatinos, se prolonga posteriormente por un pliegue músculo-conjuntivo (paladar blando) sostenido por los pterigoides. El paladar puede tener excrecencias córneas para raspar el alimento, que en las ballenas forman las barbas filtrantes.

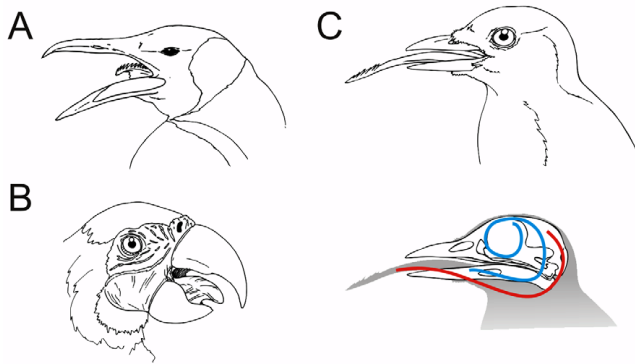


Figura VII.6. Especializaciones de la lengua en las aves. A, lengua espiniscente del pingüino emperador (Spheniscidae) para la ingesta de crustáceos; B, lengua muscular de un guacamayo (Psittacidae), utilizada para posicionar dentro de la boca frutos de cáscara dura; C, lengua en forma de dardo del pájaro carpintero (Picidae); debajo se muestra la disposición del arco hioideo cuando la lengua está retraída (azul) y cuando se extiende (rojo). Modificado de Liem *et al.* (2001) y de Kardong (2007).

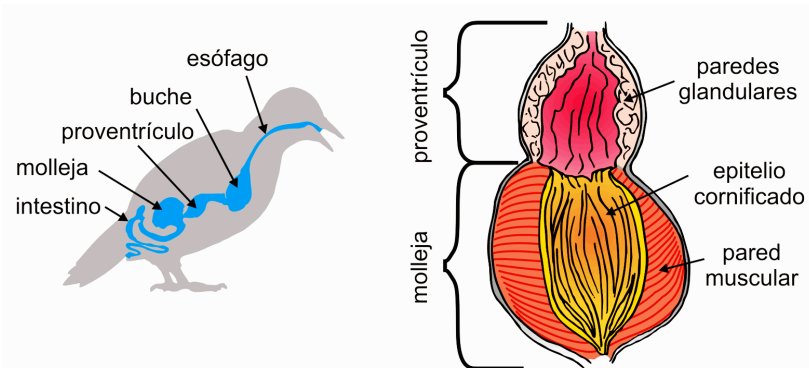


Figura VII.7. Especializaciones del aparato digestivo en aves. A la izquierda, esquema general de un ave granívora idealizada, notándose la presencia de un buche ubicado al final del esófago, donde se almacenan y humedecen los alimentos. A la derecha, detalle de las especializaciones del estómago: una porción glandular (proventrículo) donde se realiza la digestión química del alimento, seguida por una porción muscular (molleja) para la trituración del alimento.

La boca queda delimitada por los **labios** y las **mejillas** musculosas, novedades evolutivas de los terios (Theria): marsupiales (Metatheria) y placentarios (Eutheria). Estas estructuras blandas, junto con los cartílagos nasales, dan forma al hocico y son vitales para la toma del alimento (incluyendo la lactancia), la masticación y la producción de sonidos (Figura VII.10). En algunos roedores las mejillas pueden poseer bolsas (abazones) para almacenar alimento. La lengua, muy móvil, rica en papilas gustativas y generalmente cornificada, colabora en la toma del alimento y en ubicarlo entre los dientes superiores e inferiores para que sean triturados.

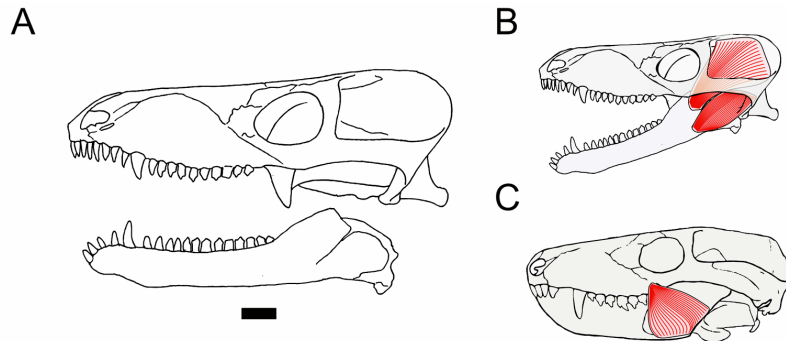


Figura VII.8. Cinodontes. A, *Procynosuchus* sp., los dientes anteriores son de forma simple y caniniforme y los dientes post-caninos de corona más compleja (Escala = 1 cm); B, reconstrucción de la musculatura aductora mandibular (externa) de *Procynosuchus* sp. formada por el temporal y el masetero profundo. En cinodontes más avanzados (C, *Thrinaxodon*), se desarrollaría un paquete adicional, el músculo masetero superficial. Modificado de Kemp (1979) y Abdala y Damiani (2004).

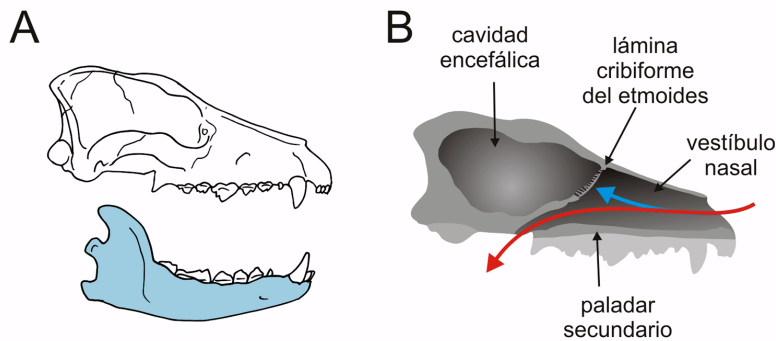


Figura VII.9. Cráneo idealizado de un perro. A, el dentario como única osificación mandibular y B, corte sagital esquemático que muestra el paladar secundario separando la cavidad oral del vestíbulo nasal, lo que permite que el flujo de aire entrante circule hasta la laringe sin pasar por la cavidad bucal (en rojo flujo de aire respiratorio; en azul flujo dirigido a las terminales sensoriales olfatorias).

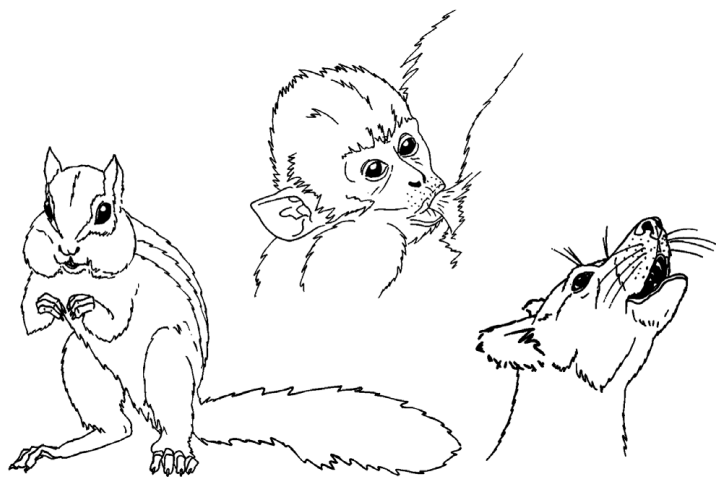


Figura VII.10. Labios y mejillas en mamíferos. A la izquierda, rol de las mejillas (abazones) como depósito temporal de alimento en una ardilla; en el centro, las mejillas y los labios musculosos permiten al neonato lactar (chimpancé); derecha, las mejillas y los labios participan en la modulación de sonidos producidos por la glotis (perro doméstico aullando).

Los dientes de los mamíferos son en general más complejos que en el resto de los gnatostomados (véase Apéndice). Son esenciales para la toma del alimento y la masticación, aunque no son sus únicas funciones. Por ejemplo, los cerdos (*Artiodactyla*, *Suidae*) usan sus caninos agrandados para excavar el suelo en busca de comida (raíces, tubérculos), las morsas (*Pinnipedia*) sus masivos caninos como piquetas para subir al hielo desde el agua y los elefantes (*Proboscidea*) sus colmillos (incisivos) para el ataque y la defensa o para sostener las ramas que atraen con la trompa (Figura VII.11).

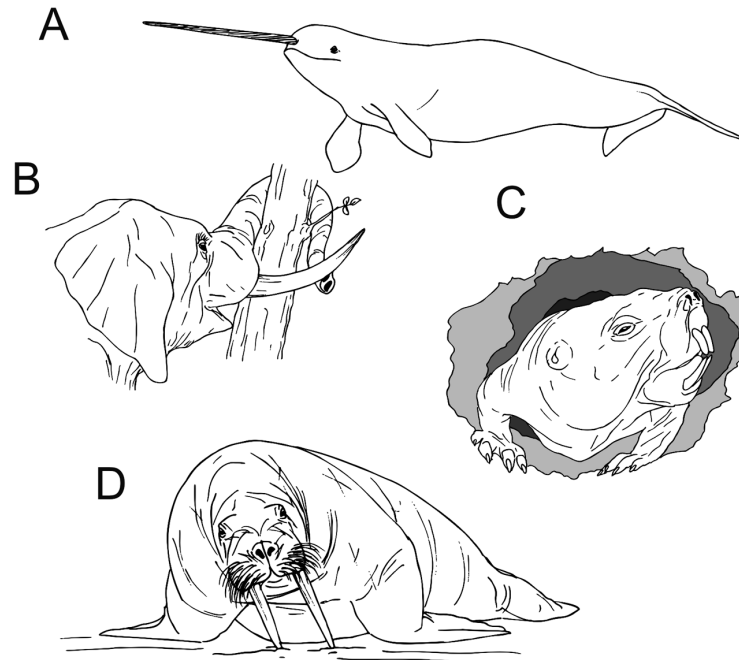


Figura VII.11. Dientes especializados de mamíferos. A, narval (*Monodontidae*) mostrando un canino superior hipertrofiado; B, elefante empujando un tronco con sus colmillos (incisivos hipertrofiados); C, rata-topo (*Bathyergidae*) con incisivos hipertrofiados para cavar y como arma defensiva; D, colmillos hipertrofiados en la morsa (*Odobenidae*), utilizados para afianzarse sobre el hielo y para practicar orificios en el mismo.

Bibliografía de referencia

- Chivers, D. J. y Langer, P. (1994). *The digestive system in mammals: Food, form and function* (p. 400). New York: Cambridge University Press.
- Hildebrand, M. y Goslow, G. E. (2001). *Analysis of vertebrate structure* (p. 635). Wiley and Sons. 5ta Ed.
- Kardong, K. (2007). *Vertebrados: Anatomía Comparada, Función y Evolución* (p. 800). Madrid: McGraw-Hill- Interamericana de España. 4ta Ed.
- Pough, F. H., Janis C. M. y Heiser, J. B. (2013). *Vertebrate Life* (p. 720). Benjamin Cummings. 9na Ed.
- Schwenk, K. (Ed.) (2000). *Feeding. Form, Function and Evolution in Tetrapod Vertebrates* (p. 537). San Diego: Academic Press.

ALIMENTACIÓN. ANÁLISIS DEL APARATO ALIMENTARIO CEFÁLICO

La alimentación, entendida como la incorporación de alimento que se utiliza para generar y reparar tejidos y obtener energía, ocurre en etapas más o menos definidas que incluyen tanto actividades mecánicas como químicas. Una vez que el alimento ha ingresado a la boca (**ingestión**) es sometido a procesos mecánicos para disgregarlo en porciones de tamaño pequeño que facilitan el pasaje hacia la faringe (**deglución**) y de allí al tracto intestinal, en donde se lo somete a diferentes procesos químicos (**digestión**). Los procesos mecánicos y químicos (especialmente estos últimos) iniciados en la boca se completan en el tracto intestinal, transformando los alimentos formados por moléculas complejas en moléculas más sencillas (nutrientes) que pasan del sistema digestivo a los capilares circulatorios y linfáticos (**absorción**) y de allí al resto del cuerpo. Finalmente, los materiales no digeridos son expulsados del tracto digestivo (**egestión**).

La cavidad oral está involucrada en la **selección y toma del alimento** (el acto de separar el ítem alimentario del medio ambiente y la ingestión), el **procesamiento pre-deglución del alimento** (incluida la **masticación**) y la **deglución** (entendida aquí simplemente como el acto de tragar). Por lo tanto, la morfología de sus distintos componentes tiene relación con las características de los alimentos que por ella pasan y aporta información sobre aspectos de la alimentación de organismos extinguidos. Inclusive, aunque más indirectamente, los dientes también pueden dar idea de cuestiones particulares de la fisiología digestiva, específicamente del procesamiento en el tracto intestinal. Puesto que en la deglución están involucrados casi exclusivamente tejidos blandos, en las próximas secciones trataremos solo las dos primeras etapas.

SELECCIÓN Y TOMA DEL ALIMENTO

Como fue mencionado, en el medio acuático los vertebrados pueden recurrir a la succión para tomar el alimento. Los tiburones abren la boca levantando la cabeza por acción de la musculatura epaxial, mientras la mandíbula es tirada hacia atrás por la musculatura hipobranquial (Wilga *et al.*, 2000). La mayoría puede además protruir la quijada superior a la vez que agrandar el volumen de la boca y la faringe, lo que produce succión que arrastra a la presa al interior de la cavidad oral (véase Capítulo VII, Figura VII.3A,B).

En los osteíctios avanzados el acortamiento de las quijadas y el desacople o liberación de la quijada superior de los huesos del opérculo, sumados a profundas modificaciones en los ligamentos y los músculos, permiten una rápida expansión de la cavidad oral y protrusión de las quijadas, amplificando el efecto de succión (véase Figura VII.3C,D). Sobre esta base se desarrolla una gran diversidad morfológica (Figura VIII.1), desde formas que maximizan la fuerza (como aquellas que arrancan alimento de sustratos duros) hasta las que maximizan la velocidad en el cierre de las quijadas (depredadores, mayormente de otros peces).

Entre los tetrápodos, las formas acuáticas de los anfibios, incluyendo los renacuajos de los anuros, también pueden aprovechar la succión en la toma del alimento (Figura VIII.2A, B). Sin embargo y como se mencionó en el capítulo anterior, la succión es impracticable fuera del agua. En el resto de los tetrápodos la toma del alimento es llevada a cabo por diferentes estructuras como la lengua, dientes, picos y labios. En esta sección trataremos especialmente a la lengua (y su anclaje esquelético) como un órgano importante en la ingestión del alimento (Figura VIII.2C, D; Figura VIII.3).

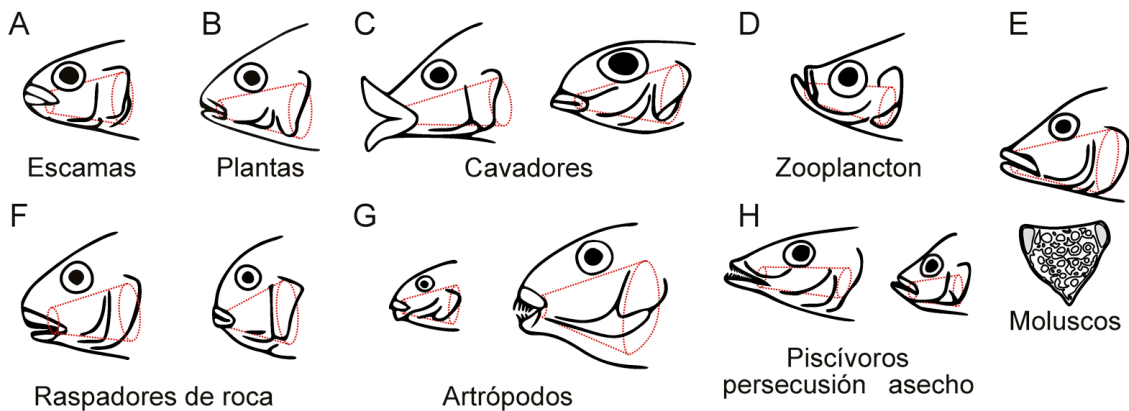


Figura VIII.1. Diversidad morfológica y funcional de la cavidad bucal de los cíclidos del lago Tanganika (África). La cavidad bucal se indica en líneas de puntos rojos. A, *Perissodus*; B, *Limnotilapia*; C, *Lobochilotes* y *Xenotilapia*; D, *Haplotaxodon*; E, *Lamprologus* (debajo su placa dentaria faríngea); F, *Petrochromis* y *Simochromis*; G, *Eretmodus* y *Tanganicodus*; H, *Bathybates* y *Lamprologus*. Modificado de Liem (1991b).

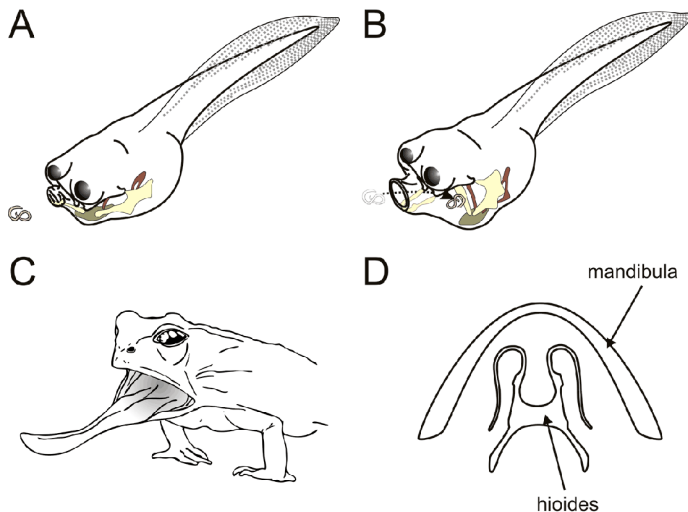


Figura VIII.2. Funcionamiento del aparato bucal en anuros. A y B, en los renacuajos la extensión de la boca y los movimientos hiobranquiales amplían la cavidad orofaríngea a gran velocidad, lo que disminuye la presión interna generando succión. El cartilago de Meckel (mandíbula) y los ceratohioides se indican en amarillo, la cópula (basibranquial) en verde y los ceratobranquiales en marrón. C, en los adultos, durante la alimentación la boca se abre mientras que la lengua pegajosa, que está inserta en la parte anterior del piso de la cavidad oral, rota hacia adelante para atrapar la presa; D, el hioides deriva del arco hioideo y otros elementos branquiales larvales (vista ventral).

La lengua es un órgano muscular ubicado en el piso de la cavidad bucofaríngea, sostenido por el **aparato hioideo**. Los elementos constituyentes de este arco son más o menos los mismos en todos los vertebrados, si bien en mamíferos aparecen algunas piezas de homología discutida. En general, consiste en un elemento ventral e impar, el **basihioides**, que sostiene la lengua primaria de todos los tetrápodos no-mamíferos y una serie de elementos pares que se encadenan a cada lado hasta articular en la región ótica del cráneo mediante distintos elementos dependiendo del grupo (Figura VIII.2; Figura VIII.3). En los tetrápodos, aunque se puede discernir un patrón básico, la musculatura del aparato hioideo es compleja y su nomenclatura y relaciones de homología varían entre los grupos y según los autores considerados. Existe un grupo de músculos que se disponen uniendo las piezas del arco hioideo con la cara interna de ambas hemimandíbulas, formando el piso de la boca. Un segundo grupo de músculos se extiende entre el arco hioideo y el esternón. Por último, algunos músculos vinculan el arco hioideo con la base del cráneo y las diferentes piezas entre sí. En las formas que poseen una lengua muscular y más móvil, existe una serie de músculos que van desde el arco hioideo hasta la base de la lengua. Animales que se alimentan mediante “lamidas”, por ejemplo las aves y mamíferos nectarívoros, las aves que extraen invertebrados de la corteza y los osos hormigueros, poseen lenguas y arcos hioideos sumamente desarrollados.

En los anuros adultos, la lengua permite la captura e ingestión de los insectos y otros invertebrados que conforman mayormente su dieta. La presencia de abundante mucosidad facilita la captura y en muchos taxones la lengua es extensible. Las lenguas de las tortugas y los cocodrilos no son extensibles. En los escamados, especialmente en las serpientes, son mucho más desarrolladas. En algunas formas como los camaleones, son tan largas como el cuerpo (cuando están extendidas) y pegajosas, permitiéndoles capturar insectos. Mientras las lenguas de los agámidos e iguánidos son cortas, las del resto son largas, estrechas y bifidas, muy móviles y capaces de retraerse en una vaina. Cumplen un rol muy importante en la toma y transporte de partículas al órgano de Jacobson (quimiorreceptor), ubicado en el paladar. En las aves la lengua está revestida por una mucosa tegumentaria, muy cornificada. La morfología de la lengua y del arco hioideo acompaña la diversidad de picos asociados a dietas diferentes: los pájaros carpinteros y colibríes tienen lenguas largas, que salen del pico con movimientos rápidos y con una saliva pegajosa para atrapar insectos o néctar; la punta de la lengua de ciertos loros tiene cornificaciones en forma de cepillo para absorber el néctar por capilaridad; las aves que se alimentan de peces tienen papilas aserradas para sostener la presa sin que se resbale; las aves rapaces tienen un epitelio muy queratinizado para raspar la carne de sus presas y la lengua de los patos y aves filtradoras termina en sus bordes con forma de barbas para dejar salir el agua y retener las partículas sólidas. En los mamíferos la lengua participa no solo de la toma del alimento, sino también de su manipulación dentro de la cavidad oral durante la masticación, de la deglución y de la producción de sonidos. En muchos ungulados, la lengua junto con los incisivos es utilizada para tomar y arrancar brotes o manojos de pasturas. Las jirafas (*Giraffa giraffa*) usan sus lenguas para tomar hojas de los árboles y el oso hormiguero (*Myrmecophaga tridactyla*) y otros especialistas en alimentarse de hormigas y termitas tienen lenguas largas y viscosas en las que se adhieren sus presas.

En los reptiles en general los dientes o un estuche córneo cumplen con la tarea de tomar el ítem alimentario. En las aves este estuche cubre un pico de diferentes morfologías que se correlacionan con distintos hábitos dietarios, evidenciando una plasticidad morfológica notable (Figura VIII.4).

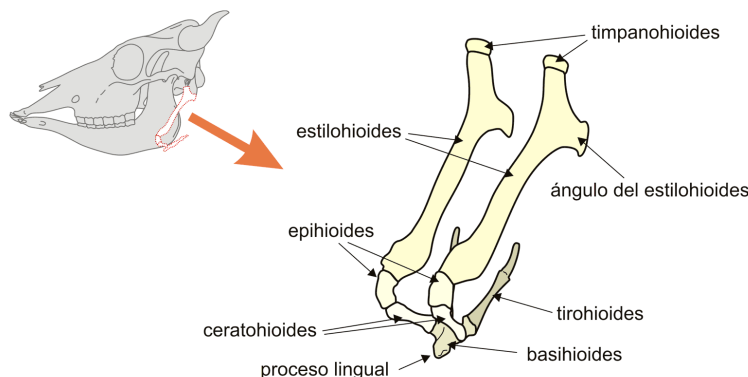


Figura VIII.3. El aparato hioideo de los mamíferos, ejemplificado en la vaca (*Bos taurus*). Modificado de Barone (1976).

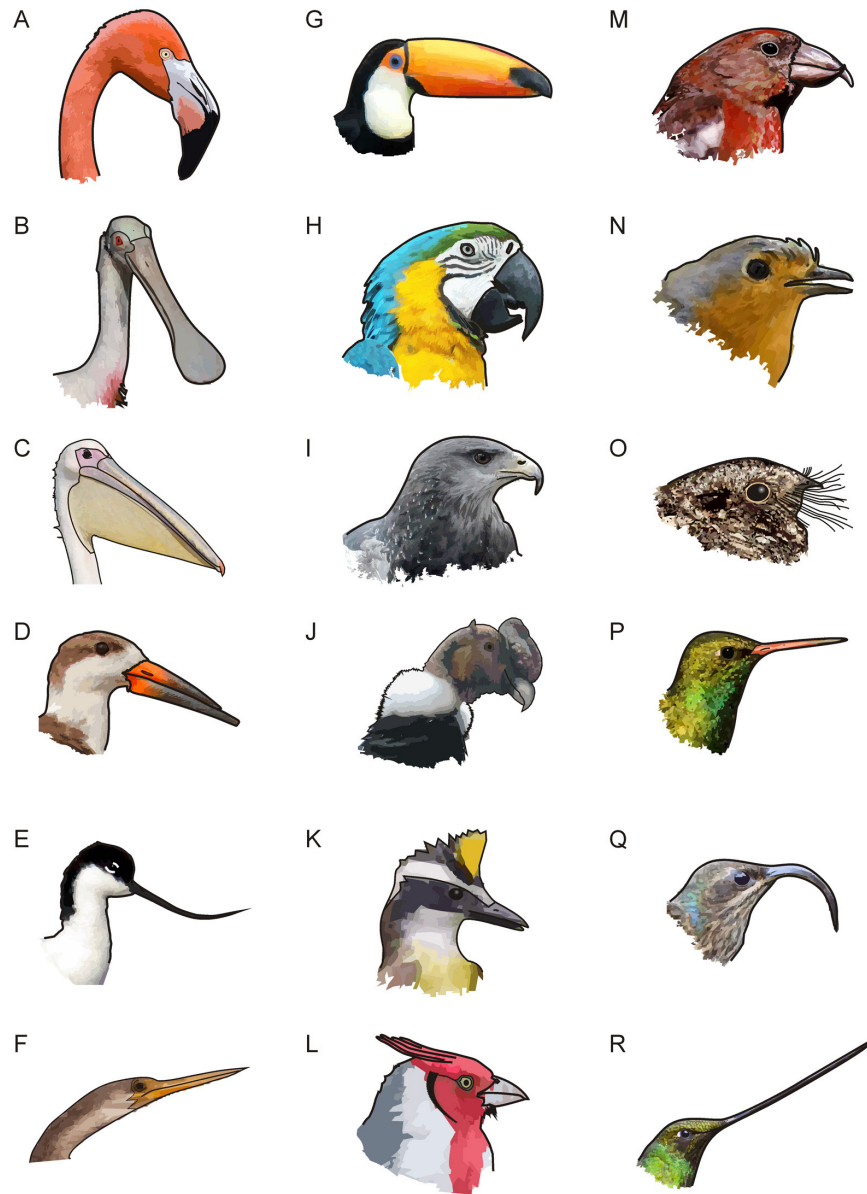


Figura VIII.4. Diversidad de picos de ave. A, flamenco (*Phoenicopterus ruber*); B, espátula rosada (*Platalea ajaja*); C, pelicano (*Pelecanus onocrotalus*); D, rayador (*Rynchops niger*); E, avoceta (*Recurvirostra avosetta*); F, anhinga o pato aguja (*Anhinga anhinga*); G, tucán (*Ramphastotoco*); H, guacamayo azul y amarillo (*Ara ararauna*); I, aguilamora (*Geranoaetus melanoleucus*); J, cóndor (*Vultur gryphus*); K, benteveo (*Pitangus sulphuratus*); L, cardenal colorado (*Paroaria coronata*); M, piquituerto (*Loxia megaplaga*); N, petirrojo (*Erithacus rubecula*); O, ataja caminos (*Caprimulgus longirostris*); P, picaflor común (*Chlorostilbon aureoventris*); Q, colibrí pico de hoz (*Eutoxeres aquila*); R, colibrí picoespada (*Ensifera ensifera*).

Muchos mamíferos utilizan sus dientes anteriores para tomar el alimento. Además, la boca está delimitada por los **labios y mejillas** que dan forma al hocico. Accionados por musculatura facial, resultan fundamentales para succionar leche en los lactantes y en la selección y toma del alimento de muchos adultos (Figura VIII.5). Un ejemplo extremo es la trompa de los elefantes; otro más sutil es el rinoceronte negro, *Diceros bicornis*, cuyo labio superior, grueso y cónico, forma una estructura prensil que es utilizada para seleccionar plantas o partes de plantas (hojas, brotes) de las que se alimenta. Los cartílagos nasales y la musculatura del hocico tienen una relación muy estrecha con los huesos craneales. Los huesos del rostro alrededor de los cartílagos nasales presentan marcas, surcos y contornos que permiten inferir, hasta cierto punto, la forma y el tamaño de los cartílagos nasales y muchos de los músculos del hocico que se originan en ellos dejando entesis discernibles.

En suma, además de los dientes frontales, la morfología de los huesos de la región anterior del rostro y del aparato hioideo son elementos que pueden aportar información muy útil para reconstruir tejidos blandos que son relevantes para la selección y toma del alimento en tetrápodos.

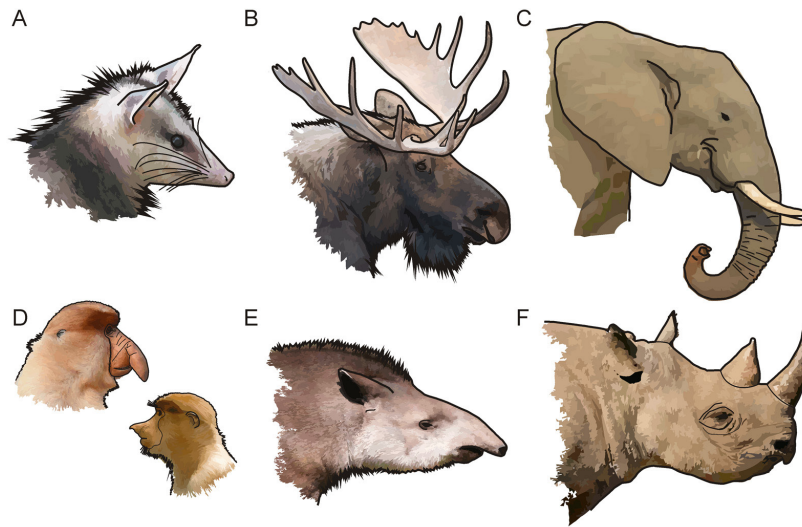


Figura VIII.5. Diferentes morfologías de hocicos de mamíferos: A, comadreja overa (*Didelphis albiventris*); B, alce (*Alces alces*); C, elefante africano (*Loxodonta africana*); D, mono narigudo (macho y hembra; *Nasalis larvatus*); E, tapir americano (*Tapirus terrestris*) y F, rinoceronte negro (*Diceros bicornis*).

Aplicaciones en paleobiología

El aparato masticatorio de los perezosos gigantes del Pleistoceno (*Megatherium*, *Scelidotherium*, *Myodon*, *Glossotherium* y *Lestodon*) ha sido objeto de estudios desde el punto de vista morfofuncional y biomecánico (Bargo, 2001; Bargo y Vizcaíno, 2008). Para inferir sus probables hábitos alimentarios y definir sus nichos en un contexto paleoecológico, Bargo *et al.* (2006) abordaron la reconstrucción del hocico de estos perezosos para comprender los distintos estilos de toma del alimento, muy relevante en los perezosos por sus variadas morfologías y la naturaleza edéntula del hocico. Para ello, los autores realizaron reconstrucciones de los cartílagos nasales y la musculatura facial con la información disponible de taxones actuales cercanamente emparentados (perezosos y osos hormigueros), así como de grupos de herbívoros artiodáctilos y perisodáctilos utilizados como análogos funcionales (Figura VIII.6). En el caso de *Megatherium*, en el que algunos especímenes preservan el tabique nasal calcificado, la reconstrucción fue más ajustada. Con estas reconstrucciones de tejidos blandos como base, los autores llevaron a cabo un análisis morfofuncional del hocico. Mediante un índice que refleja el ancho relativo del hocico (RMW, por su nombre en inglés *relative muzzle width*) y el análisis de su contorno (premaxilares + maxilares) clasificaron a los perezosos en dos grupos funcionales: formas con hocico angosto, que selec-

cionaban el alimento (*selective feeders* en inglés) y formas con hocico ancho, que se alimentaban al bulto (*bulk feeders* en inglés) (Figura VIII.7).

Con esta información y la obtenida a partir de la reconstrucción de la musculatura facial (en particular la musculatura retractora de los labios), propusieron que los perezosos de hocico angosto (*Megatherium*, *Scelidotherium* y *Myiodon*) tenían un labio grueso y cónico, prensil, que le ayudaba a seleccionar el alimento (partes de plantas), mientras que los de hocico ancho (*Glossotherium* y *Lestodon*) tenían un labio cuadrangular, no prensil, por lo que se alimentaban al bulto, probablemente de pastos (Figura VIII.6). Puesto que el tamaño corporal y algunas características del hocico de los perezosos actuales no cubren la diversidad de los perezosos pleistocénicos, para esta interpretación se recurrió a análogos funcionales actuales: el rinoceronte blanco *Ceratotherium simum*, de hocico ancho y el rinoceronte negro *Diceros bicornis*, de hocico angosto.

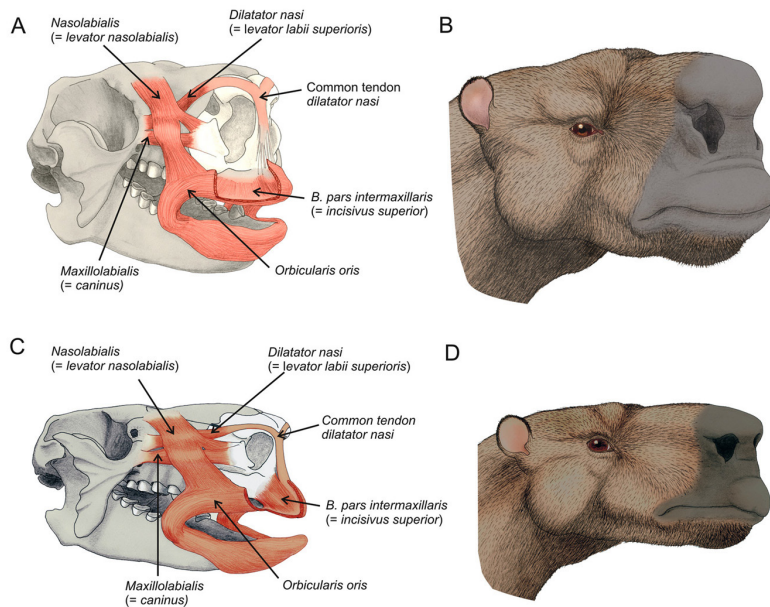


Figura VIII.6. Interpretación de los cartílagos nasales y la musculatura facial en dos perezosos del Pleistoceno y sus respectivas reconstrucciones en vida realizadas por N. Toledo. A y B, *Glossotherium robustum*, especie de hocico ancho que se alimentaba al bulto; C y D, *Scelidotherium leptocephalum*, especie de hocico angosto y alimentación más selectiva (modificado de Bargo *et al.*, 2006; véase también Figura VIII.7).

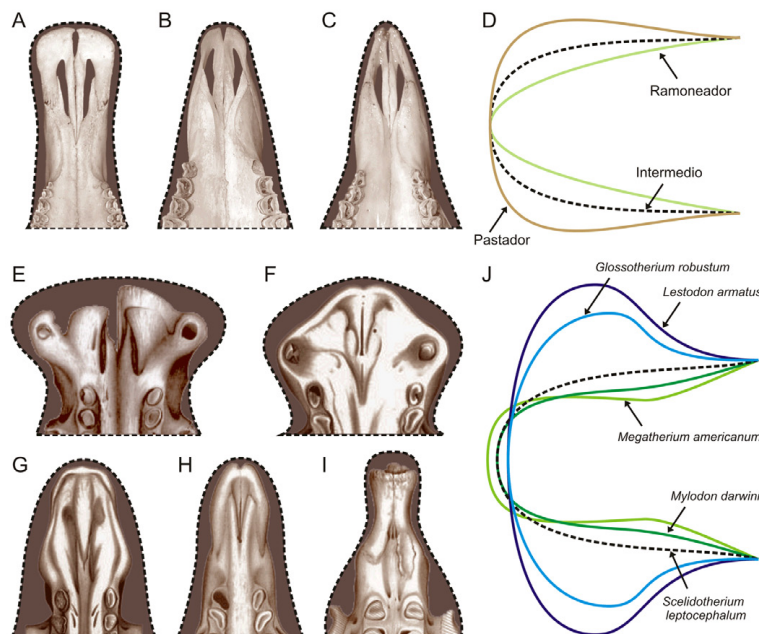


Figura VIII.7. Categorías dietarias inferidas a partir del contorno del hocico. Ungulados actuales: A, ñu, *Connochaetes taurinus*, pastador; B, impala, *Aepyceros melampus*, de alimentación intermedia o mixta; C, gacela jirafa o generuc, *Litocranius walleri*, ramoneador (modificado de Solounias y Moelleken, 1993). D, contornos de A-C realizados mediante digitalización de la forma de los premaxilares. Perezosos terrestres del Pleistoceno: E, *Lestodon armatus*; F, *Glossotherium robustum*; G, *Myiodon darwini*; H, *Scelidotherium leptocephalum*; I, *Megatherium americanum* (modificado de Bargo *et al.*, 2006). J, contornos de los perezosos terrestres: azules= alimentación al bulto, línea de puntos= alimentación mixta y verdes= alimentación selectiva.

El ancho relativo del hocico también permitió distinguir dos formas principales de alimentación en el linaje de los gliptodontes (Vizcaíno *et al.*, 2011b): los relativamente pequeños propalaehoplóforidos (masas corporales entre 80 y 100 kg) del Mioceno temprano, de hocico angosto, se alimentarían de forma selectiva, mientras que las formas grandes post-miocenas, de una tonelada o más y hocico ancho, lo harían al bulto. Con su hocico angosto, *Glyptodon* del Pleistoceno aparece como una excepción, que implica una reversión a una conducta de alimentación selectiva.

Pérez *et al.* (2010) realizaron un análisis de morfología funcional del arco hioideo de varios xenartros fósiles, perezosos de variados morfotipos y tamaños corporales, armadillos y gliptodontes, en los que se preservó el arco hioideo más o menos completo. El enfoque fue similar a otros trabajos de morfología funcional, realizándose descripciones detalladas y reconstrucciones musculares basadas en el conocimiento de las formas actuales emparentadas y de otros mamíferos (Figura VIII.9). Se infirieron las líneas de acción, orientaciones y longitudes relativas de algunos de los principales músculos vinculados con la movilidad de la lengua.

Los autores concluyeron que en algunos taxones el arco hioideo estaba restringido en su movilidad en sentido anteroposterior, con lo cual la lengua no poseería gran capacidad de protrusión. Por ejemplo, para los perezosos gigantes mencionados previamente, propusieron que aquellos que poseían la región preorbital corta (por ejemplo *Glossotherium*), que presentaban a su vez hocico ancho y labios cortos, tenían una lengua considerablemente móvil, mientras que aquellos con regiones preorbitales más largas (como el caso de *Scelidotherium* y *Megatherium*; Figura VIII.8), formas de hocico angosto y labios más largos, cónicos y prensiles, tenían menos capacidad de protrusión de la lengua. Este análisis permitió poner en duda las clásicas reconstrucciones de *Megatherium* en las que se lo representaba alimentándose mediante una larga lengua protrusible. Como evidencia adicional describieron un ejemplar de este taxón con el arco hioideo fracturado y soldado en vida del animal, otro indicador de que la movilidad de la lengua no era un factor imprescindible para la alimentación.

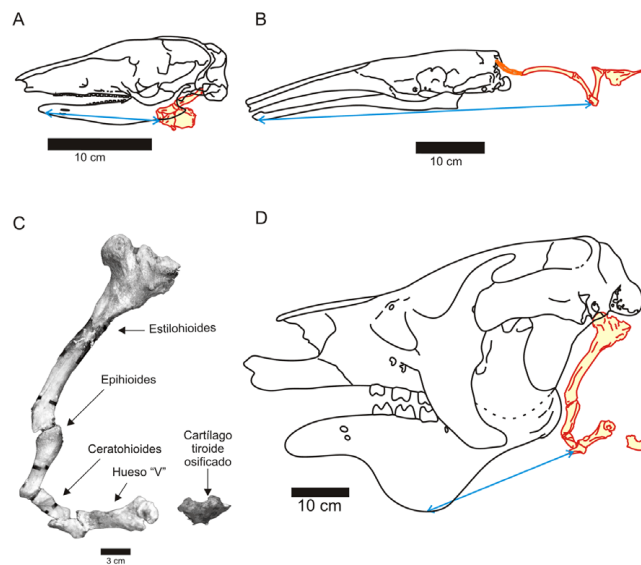


Figura VIII.8. Aparato hioideo en xenartros actuales y fósiles. A, tatú carreta *Priodontes maximus*; B, oso hormiguero *Myrmecophaga tridactyla*; C, Elementos del aparato hioideo de *Megatherium americanum* (MNHN PAM 297; Muséum National d'histoire Naturelle, Paris, Francia) en vista lateral (reflejado); D, cráneo de *M. americanum* con el aparato hioideo. Modificado de Pérez *et al.* (2010). La flecha azul indica la dirección de contracción del músculo genioides, que se origina en la espina mentoniana inferior de la mandíbula, cerca de la sínfisis, y se inserta en la base del aparato hioideo (basihioides). Su función es tirar de la lengua y el hioideo hacia adelante.

PROCESAMIENTO PRE-DEGLUCIÓN DEL ALIMENTO

Aquellos vertebrados que no tragan el ítem alimentario entero realizan un procesamiento pre-deglución del alimento en el que lo disgregan en tamaños más pequeños para exponer más superficie de reacción durante la digestión.

Entre los peces, los condriictios durófagos (aquellos que se alimentan mayormente de invertebrados con valvas) tienen dientes aplanados y el mecanismo de trituración de la presa es distinto del de mordida y transporte por succión (Wilga y Motta, 2000). Este mecanismo de trituración se lleva a cabo prolongando la duración de la actividad del músculo aductor mandibular y modificando la cinemática de mordida por la adición de una segunda fase de cierre de las mandíbulas. La diversidad de morfología dentaria de los condriictios ha sido utilizada para predecir el tipo de alimentación de este grupo. Los dientes largos y finos (perforantes; *piercing* en inglés) permitirían sostener la presa, los dientes puntiagudos, más anchos (*cortantes*; *slicing* en inglés) servirían para cortar y rebanar los tejidos mediante las sacudidas laterales aplicadas a la presa y los que presentan muescas en la mitad evitarían que el diente se ancle en la presa (véase Hildebrand y Goslow, 2001; Whitenack y Motta, 2010). Sin embargo Whitenack y Mota (2010) sostienen que las funciones atribuidas son más bien cualitativas y no han sido probadas biomecánicamente. Aunque en su artículo estos autores identificaron algunos patrones relacionando la morfología más o menos puntiaguda (Figura VIII.9) con la función y su eficacia, concluyeron que sus resultados ofrecen un sustento limitado a la creencia de que la morfología de los dientes de los elasmobranquios es un buen predictor de la función biológica.

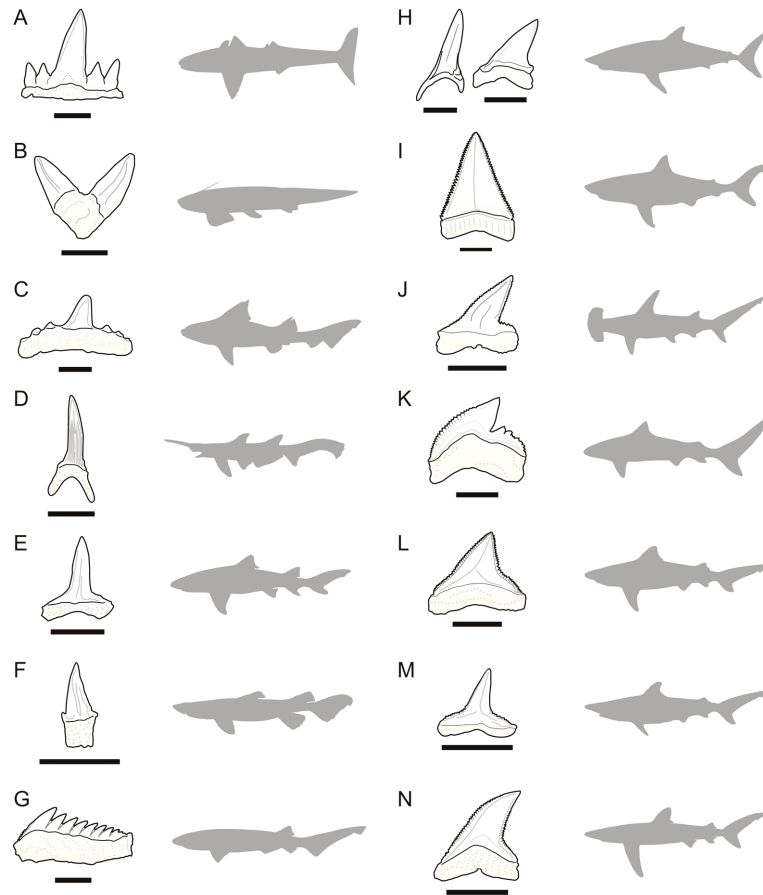


Figura VIII.9. Diversidad dentaria de seláceos. A, *Cladodus occidentalis*; B, *Xenacanthus compressus*; C, *Hybodus* sp.; D, *Scapanorhynchus lewisi*; E, *Negaprion brevirostris*; F, *Scymnodon ringens*; G, *Hexanchus griseus*; H, *Isurus oxyrinchus* (izquierda diente anterior, derecha diente lateral); I, *Carcharodon carcharias*; J, *Sphyrna mokarran*; K, *Galeocerdo cuvier*; L, *Carcharhinus leucas*; M, *Carcarinus limbatus*; N, *Prionace glauca* (modificado de Whitenack y Motta, 2010). Escala de los dientes = 1 cm; las siluetas no están en escala.

En las aves la cinesis craneal habría permitido mejorar ampliamente la manipulación del alimento por las quijadas; por ejemplo, en las especializadas en abrir semillas y extraer su contenido, como los loros. Sin embargo, muchas aves engullen el alimento entero (o casi entero) y la trituración se realiza en la molleja. Estas aves suelen ingerir piedras que quedan alojadas en la molleja, contribuyendo a la reducción del alimento. El hallazgo de piedras asociadas en restos de reptiles extintos como dinosaurios y plesiosaurios permitió proponer para ellos un mecanismo similar.

La **masticación** es característica de los mamíferos y ha tenido una profunda influencia en el diseño del cráneo que incluye una gran variedad de formas con diferentes especializaciones tróficas. Implica fundamentalmente una oclusión muy precisa entre los dientes superiores e inferiores, lo que permite disgregar la comida de manera más efectiva. Los reemplazos dentarios, generalmente múltiples en los otros vertebrados (polifiodoncia y oligofiodoncia), se reducen a dos en relación con las demandas por el procesamiento de alimento (difiodoncia y hemifiodoncia). La oclusión precisa no es factible en la mandíbula en crecimiento y, por ende, los molares no completan su aparición hasta que la mandíbula está definitivamente desarrollada. La solución para la alimentación en esta situación de carencia de dientes trituradores es la aparición de la lactancia en juveniles. Otras características asociadas a la masticación son la formación de un paladar secundario que refuerza el cráneo, musculatura aductora muy desarrollada y una gran variedad en la morfología de las mandíbulas.

El proceso de la masticación está condicionado por las **propiedades físicas del alimento** (Lucas, 2004). La efectividad de las fuerzas que actúan sobre el alimento cuando el diente entra en contacto con él depende de las características del alimento (Figura VIII.10). Estas incluyen los **atributos físicos externos** (contorno y tamaño de la partícula, volumen total y propiedades de la superficie de las partículas: rugosidad, suavidad, adherencia) y las **propiedades mecánicas internas** (la resistencia del alimento a la formación de nuevas superficies). Estas últimas incluyen el **módulo de Young**, **fuerza** (*strength* en inglés) y **resistencia** (*toughness* en inglés). El ritmo al cual las partículas de alimento se reducen de tamaño depende de distintas variables, tanto anatómicas como fisiológicas. Pero llevado a un nivel conceptual, puede considerarse simplemente como el resultado de dos sucesos: la probabilidad que tiene una partícula de ser golpeada y la fragmentación que se produce en dicha partícula cuando es alcanzada. Las probabilidades de golpear y fragmentar una partícula de alimento con un diente son mayores si el diente es más grande (aumento de **tamaño del diente**). En contraste, el efecto de la fuerza que el diente ejerce sobre esa partícula depende de la configuración de la superficie oclusal del diente (**shape**: contorno o figura del diente).

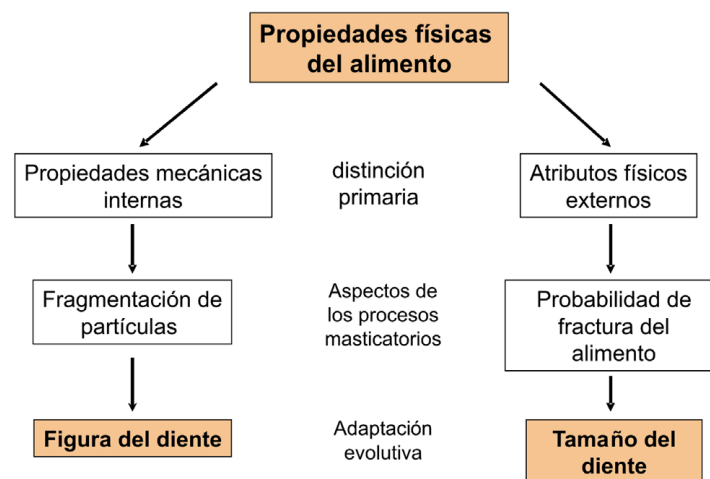


Figura VIII.10. Modelo binario de las propiedades físicas de los alimentos. Muestra las diferencias entre los atributos de la superficie externa (columna de la derecha) y aquellos que actúan para prevenir la ruptura del alimento en partículas de menor tamaño (columna de la izquierda). Modificado de Lucas (2004).

De acuerdo con las propiedades mecánicas internas del alimento, se pueden resumir los principios mecánicos del diseño de los dientes implicados en la masticación en mamíferos. Se reconocen tres patrones básicos (Figura VIII.11):

1. Un sistema de cuchillas para cortar comida blanda pero correosa o resistente (*soft tough* en inglés; *i.e.* músculo y piel), como en el molar carnicero de carnívoros.
2. Una serie de crestas bajas y filosas que actúan como una máquina moledora (crestas de esmalte y surcos de dentina) para alimentos fibrosos y resistentes (*tough fibrous* en inglés; *i.e.* pastos), como ocurre en los molares de roedores y ungulados.
3. Un sistema de mortero adecuado para moler alimentos duros y quebradizos (*hard and brittle* en inglés; *i.e.* nueces) o pulposos (*turgid* en inglés; *i.e.* pulpa de frutos), por ejemplo los molares bunodontes de un omnívoro.

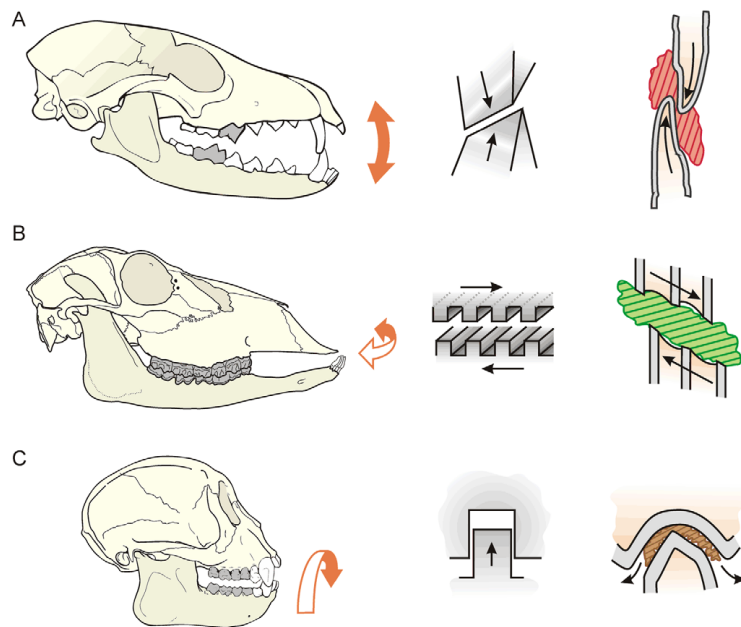


Figura VIII.11. Masticación en mamíferos. Principios mecánicos del diseño de los dientes. A, cráneo de un carnívoro (zorro pampeano) mostrando la posición de los dientes carniceros (sombreados en gris) que actúan como hojas cortantes, a modo de tijeras, mediante movimientos ortales o verticales. B, cráneo de un ungulado herbívoro (venado de las pampas) mostrando la posición de los dientes de molienda (sombreados); la superficie corrugada (con crestas cortantes) muele alimentos fibrosos mediante movimientos laterales. C, cráneo de un primate omnívoro (mono capuchino) mostrando la posición de los dientes compresivos (sombreados) que actúan machacando el alimento tipo mortero. Modificado de Kardong (2002).

Movimientos masticatorios

La masticación en mamíferos se caracteriza (excepto en algunas formas altamente especializadas) por los siguientes rasgos:

1. Trituración del alimento de un lado de la mandíbula por vez (*working side* o “lado operante”; el lado opuesto es el *balancing side* o “lado en balanceo”).
2. Presencia de movimientos transversos (= lateromediales) de la mandíbula contra el maxilar (mínimo en los carnívoros y máximo en algunos herbívoros).
3. Molares superiores e inferiores con superficies oclusales complejas y cúspides (molar tribosfénico; véase Apéndice) que encajan perfectamente durante la oclusión.

En mamíferos cuyas quijadas superiores e inferiores tienen distinto diámetro transversal, especialmente en el área de los molares (**anisognatos**), hay **masticación unilateral**. En pocos mamíferos (roedores y el humano) en los que el diámetro transversal de ambas quijadas es el mismo (**isognatos**) se da una **masticación bilateral**, o sea, la trituración del alimento ocurre en ambos lados al mismo tiempo.

La masticación requiere una ubicación muy precisa de los dientes inferiores con respecto a los superiores y esta posición puede variar a medida que se incorpora alimento y se procesa. Hay mamíferos que tienen un tipo de masticación **mixta** (por ejemplo primates incluyendo los humanos, cerdos) debido a que la articulación craneomandibular es bastante móvil y permite a la mandíbula describir una combinación de movimientos verticales, laterales y antero-posteriores. Muchos roedores tienen un tipo de masticación predominantemente **propalinal** (antero-posterior). En ellos, la fosa glenoidea forma una muesca extendida en sentido antero-posterior, dentro de la cual se deslizan las mandíbulas hacia delante permitiendo triturar la vegetación con sus lóbulos orientados transversalmente, o sea, en sentido perpendicular al movimiento predominante. El desplazamiento de la mandíbula hacia delante produce que los incisivos superiores e inferiores contacten para roer; el retroceso hace que los molares ocluyan para triturar el alimento. Incisivos y molares no ocluyen al mismo tiempo. Los elefantes también muelen el alimento mediante movimientos propalinales.

Otros herbívoros practican masticación predominantemente **lateral** y han desarrollado dientes con distintas adaptaciones para ingerir y triturar alimentos fibrosos y resistentes (pastos, hojas, brotes, raíces). La mayoría aplasta y muele el alimento con los molares y los dientes anteriores se especializan en cortar, roer o arrancar. Generalmente este aparato anterior (corte) está separado de los dientes yugales (machacado) por un espacio sin dientes llamado **diastema**. Los premolares y molares de los herbívoros están diseñados para moler o triturar y son muy similares entre ellos (todos tienen aspecto de molar) y muchas veces son hipsodontes (véase Apéndice), lo que los hace funcionales por más tiempo a pesar del desgaste. Poseen además una superficie oclusal amplia, relativamente plana pero rugosa, lo que permite moler más eficazmente. El esmalte forma pliegues entre la dentina, creando una sucesión de "colinas y valles". El patrón de repliegues es específico para cada especie y varía ampliamente entre ellas. Los valles pueden estar rellenos con cemento (caballos, elefantes) o estar abiertos (ciervos, guanacos). Debido a que el esmalte es más duro que la dentina y el cemento, es más resistente al desgaste y sobresale por sobre estos a medida que el diente se desgasta, formando una superficie rugosa o una batería de láminas para moler. Otros herbívoros, particularmente los perezosos entre los xenartros, tienen dentición homodonta, reducida en número, con dientes que carecen de esmalte y son de crecimiento continuo (euhipsodontes). En estas formas la dentina se diferencia en durodentina (análoga funcional del esmalte) y vasodentina.

En los carnívoros hay caracteres opuestos a los de los herbívoros. La fosa glenoidea puede tener rebordes anteriores y posteriores que limitan el movimiento del proceso articular de la mandíbula a una rotación sobre su eje transversal. Estos animales tienen una masticación de tipo **ortal**, es decir, restringida a movimientos verticales, útiles para cortar/desgarrar carne y triturar huesos. Para ello se valen de dientes **secodontes**, como la cuchilla carnífera formada por el cuarto premolar superior y el primer molar inferior en Canidae y Felidae, con cúspides puntiagudas y crestas filosas bien desarrolladas para cortar (véase Apéndice). Los mamíferos marinos que se alimentan de peces y calamares tienen dientes cónicos. Entre los Carnívora hay también formas herbívoras (el panda *Ailuropoda melanoleuca*) u omnívoras (mapaches - Procyonidae, osos - Ursidae) que tienen premolares molarizados y molares muy desarrollados.

En todos los vertebrados terrestres, los movimientos mandibulares ocurren en ciclos más o menos complejos. A los fines descriptivos, el **ciclo masticatorio** en mamíferos se divide en fases de apertura y cierre y cada una de ellas, a su vez, puede subdividirse basándose en las diferencias de velocidad de la mandíbula. De esta manera un ciclo masticatorio generalizado consta de cuatro etapas: 1) apertura lenta, 2) apertura rápida, 3) cierre rápido (*closing stroke* en inglés) y 4) cierre lento o golpe de mordida (*power stroke* en inglés). Vista de frente, en la mayoría de los mamíferos la mandíbula describe una órbita en la que la dirección de apertura inicial es vertical, pero apenas comienza la fase de cierre la mandíbula se desplaza lateralmente hacia uno de los lados (el lado operante) para que las partículas de alimento puedan ser trituradas (Figura VIII.12). El esquema general de todos los ciclos estudiados es comparable, pero su duración y amplitud son altamente variables en los distintos mamíferos, incluso durante el curso de una secuencia masticatoria simple. Luego, si la comida es cortada, molida o una combinación de ambos depende de la forma de los dientes yugales.

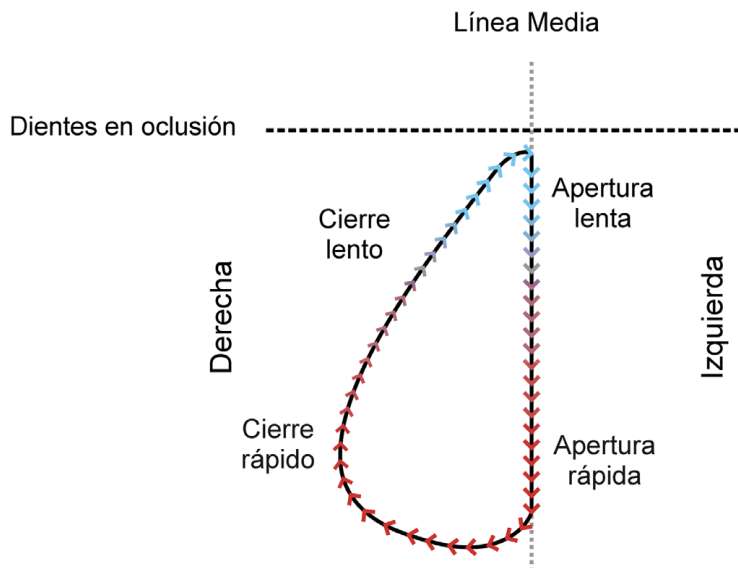


Figura VIII.12. Ciclo masticatorio generalizado en mamíferos. Los movimientos de apertura y cierre se subdividen en cuatro fases: apertura lenta; apertura rápida; cierre rápido, movimiento vertical que alinea a los molares inferiores y superiores, para la siguiente fase; cierre lento o golpe de mordida (*power stroke* en inglés), es el comienzo del contacto diente-comida-diente; en esta última etapa se produce la ruptura del alimento (Hiimeae, 1978; Hiimeae y Crompton, 1985).

En los mamíferos la apertura lenta ocurre mayormente por contracción del músculo digástrico y en esa fase el hioides se desplaza hacia delante. En la fase siguiente, de apertura rápida, los músculos hioideos intervienen activamente empujando la mandíbula hacia abajo. En la próxima etapa, de cierre rápido, la mandíbula se eleva rápidamente por contracción de los músculos masetero y pterigoides. La fase final, golpe de mordida, se caracteriza por contracciones fuertes de los músculos masetero, pterigoides y temporal, mientras que el hioides se mueve hacia atrás. Durante esta fase, que es la de mayor fuerza, el alimento es reducido a partículas pequeñas o triturado.

En los mamíferos actuales (zarigüeyas, musarañas, ardillas, algunos monos, gato, cerdo y humano) se han descrito dos tipos de ciclos en una secuencia masticatoria:

- 1. Ciclo de perforado-machacado** (*puncture-crushing cycle* en inglés): ocurre durante la primera etapa de la masticación; los dientes no ocluyen mientras el alimento es quebrado y aplastado (contacto diente-comida-diente); no hay corte ni trituración. Las puntas de las cúspides enganchan el alimento perforándolo, quebrándolo y aplastándolo, sin que las crestas cortantes entren en contacto. Esto resulta en un desgaste de las puntas de las cúspides principalmente. La dirección predominante del movimiento es vertical y la componente transversa está reducida.
- 2. Ciclo masticatorio s.s.** (*chewing cycle s.s.* en inglés): ocurre cuando el alimento tiene la consistencia y el tamaño de partícula apropiado. La comida es reducida por medio de una serie rítmica de ciclos masticatorios en los cuales los dientes se acercan progresivamente hasta alcanzar la oclusión completa. El desgaste se produce además por el contacto directo diente-diente.

Hay dos ejemplos de variaciones de este patrón que han sido extensamente estudiados. El cerdo tiene un ciclo perforado-machacado con dos etapas, debido a la naturaleza dura de su comida. A continuación le siguen ciclos masticatorios en los cuales raramente los dientes llegan a la oclusión completa. La rata y el conejo no pasan por el ciclo perforado-machacado del alimento, probablemente debido a la eficiencia de los incisivos para roer (cortar) el alimento hasta el tamaño adecuado para la masticación.

En los estudios paleobiológicos la aproximación más común al estudio de los movimientos y ciclos masticatorios es mediante el análisis de las **facetas de desgaste** y **estrías** (Greaves, 1973; Rensberger, 1973; Costa y Greaves, 1981). Existen dos tipos de áreas de desgaste: aquéllas que se forman por contacto diente-diente, en las que pueden aparecer estrías que indicarían la orientación, pero no la dirección del movimiento y aquéllas que son desgastadas solo por el alimento, es decir que los dientes no entran en contacto entre sí (diente-comida-diente). La evidencia de este último tipo de desgaste es la ausencia de estrías.

Este tipo de desgaste se estudió en dientes **selenodontes** (artiodáctilos y perisodáctilos), en los que la dirección del movimiento mandibular es desde afuera hacia dentro (lateromedial) y perpendicular a las crestas de esmalte. Durante

este movimiento se forman facetas de desgaste en las que el **borde de ataque** del diente (*leading edge* en inglés) -que se forma cuando los dientes ocluyen por primera vez- es filoso y el **borde de salida** (*trailing edge* en inglés) es redondeado (Figura VIII.13).

Una evidencia más clara aún de la dirección del movimiento queda reflejada en la **interfaz esmalte-dentina** de las facetas de desgaste; por ejemplo en ungulados, en el ectolofio de los molares superiores y en los lofos linguales de los molares inferiores. A medida que los molares se mueven en oclusión, en la **interfaz esmalte-dentina de ataque** (*leading interface* en inglés) se produce un desgaste parejo, debido a que la dentina es más blanda que el esmalte pero está protegida por el esmalte que la precede. En cambio, la dentina de la **interfaz esmalte-dentina de salida** (*trailing interface* en inglés) se desgasta por debajo del esmalte, resultando en la formación de una discontinuidad o escalón entre dentina y esmalte. Un patrón similar se da entre la durodentina y la vasodentina de los xenartros. Esto se debe probablemente a la acumulación de alimento en esta interfaz, es decir, las partículas de comida son retenidas por el tejido más resistente formando una discontinuidad. En consecuencia, observando dónde se localizan estas interfaces continuas y discontinuas, se puede indicar en qué dirección se mueven los molares superiores e inferiores entre sí durante el golpe de mordida.

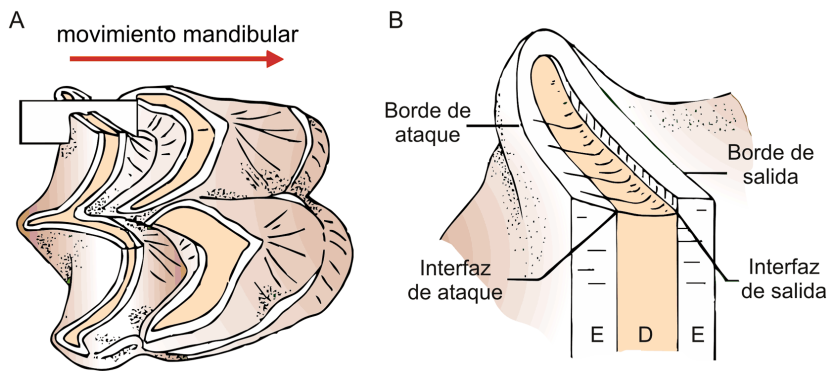


Figura VIII.13. Sección transversal de una faceta de desgaste y las interfaces esmalte-dentina, en el ectolofio de un molar superior de un artiodáctilo. A, muestra el plano del corte; la flecha indica la dirección en que se mueve el diente que ocluye. B, detalle de la faceta de desgaste; E= esmalte; D= dentina. Modificada de Greaves (1973).

Musculatura mandibular

La musculatura mandibular de los gnatostomados puede dividirse funcionalmente en dos grupos: la **musculatura abductora o depresora** mandibular (que abre las quijadas) y la **musculatura aductora** (que cierra las quijadas). Mientras que la musculatura que abre las quijadas varía en los diferentes grupos (grupo hipobranquial en peces, depresor mandibular en tetrápodos en general y digástrico en mamíferos), la musculatura aductora es constante y homóloga en todos los gnatostomados. En los peces consiste en un único paquete muscular que se hace mucho más complejo en tetrápodos, formando varios músculos que han recibido nombres diferentes de acuerdo con los grupos y los autores. Estos músculos suelen anclarse en el esqueleto del cráneo y las quijadas por medio de entesis visibles y bien definidas, tanto en los huesos del cráneo (maxilar, yugal, pterigoides, entre otros) como en los de la mandíbula (coronoides, gonial, dentario, etc.). Por ejemplo, en los mamíferos hay tres masas principales de músculos aductores: **músculo temporal** (origen: fosa temporal y cresta sagital; inserción: proceso coronoides de la mandíbula), **músculo masetero** o **masetérico** (origen: arco cigomático y a veces de la órbita o maxilar; inserción: proceso angular de la mandíbula) y **músculo pterigoideo** (origen: pterigoides, en la base del cráneo, detrás del paladar; inserción: parte medial del proceso angular de la mandíbula). Estas masas musculares se dividen en dos paquetes: uno formado por los músculos temporal y masetero profundo, responsable de los movimientos verticales de la mandíbula; el otro formado por los músculos masetero superficial y pterigoideo,

responsable de una combinación de movimientos de elevación, hacia adelante y atrás y laterales. El principal músculo abductor (depresor mandibular) es el **músculo digástrico**.

La reconstrucción de la musculatura mandibular en organismos extintos puede ser relativamente accesible y en muchos casos es un paso necesario para realizar estudios funcionales (por ejemplo, Vizcaíno *et al.*, 1998; De Iuliis *et al.*, 2000; Bargo, 2001; Vizcaíno y De Iuliis, 2003; Bargo y Vizcaíno, 2008; Desojo y Vizcaíno, 2009; Herrera, 2012; Cassini y Vizcaíno, 2012).

Como fue mencionado anteriormente en este libro, la reconstrucción de partes blandas se realiza analizando los especímenes de forma cualitativa y apelando a un conocimiento anatómico lo más exhaustivo posible de las formas actuales, fundamentalmente mediante disecciones. Esto permite la reconstrucción de los músculos aductores (cierre) y abductores o depresores (apertura) de la mandíbula, cuya contracción y relajación sincronizada permite el movimiento de la mandíbula.

Biomecánica del movimiento mandibular

Desde un punto de vista biomecánico, el sistema formado por las mandíbulas y la musculatura asociada junto al pivote en la articulación craneomandibular es considerado un mecanismo de palancas que transmite fuerzas de un lugar a otro del sistema (Capítulo II). La fuerza de entrada (\vec{F}_e) que se aplica a la palanca está dada por la musculatura masticatoria y la fuerza de salida (\vec{F}_s) es la aplicada por los dientes sobre el alimento (Figura VIII.14).

El tipo de palanca a considerar y las ventajas mecánicas del sistema dependerán del grupo bajo estudio. Por ejemplo, en los peces óseos el pivote está dado por la articulación cuadrado/articular; la fuerza de entrada la proveen dos de las tres subdivisiones del músculo abductor mandibular: el A1 se origina en el preopercular y se inserta en el maxilar, participando en el mecanismo de protrusión de la quijada superior; el A2 se inserta en el borde posterior del proceso coronoides del articular y el A3 sobre la cara medial del dentario en la fosa meckeliana (Westneat, 2003) (Figura VIII.15).

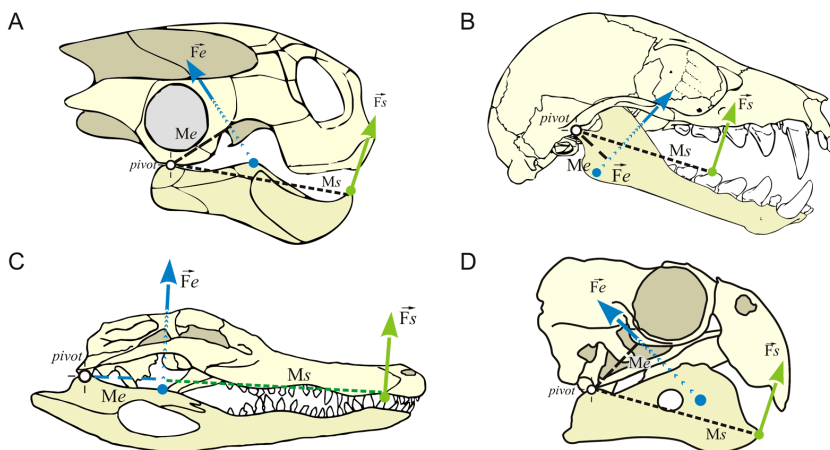


Figura VIII.14. Sistema de palanca de tercer orden ejemplificado en mandíbulas de tetrápodos indicando los brazos de momento de alguno de los componentes de la musculatura masticatoria que producen aducción mandibular. A, tortuga del barro (*Pelusios castaneus*), aductor mandibular externo (modificado de Lemell *et al.*, 2000); B, zorro volador (*Pteropus lylei*), músculo masetero (adaptado de Giannini *et al.*, 2006). C, aligador (*Alligator sp.*), pseudotemporal (aductor mandibular interno; modificado de Desojo y Vizcaíno, 2009); D, loro plioceno (*Nandayus vorohuensis*), aductor mandibular externo superficial (siguiendo a Carril *et al.*, 2014). Abreviaturas: Fe, fuerza de entrada; Fs, fuerza de salida; Me, brazo de entrada; Ms, brazo de salida.

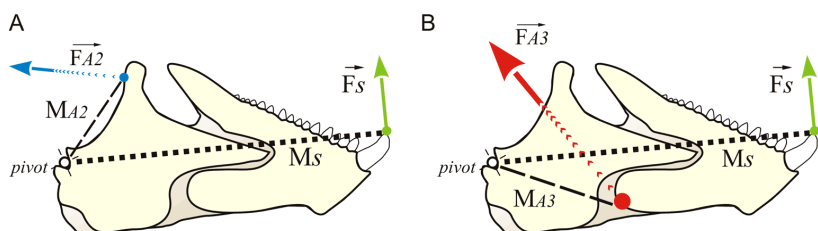


Figura VIII.15. Sistema de palancas de la mandíbula inferior del lábrido de triple cola (*Cheilinus trilobatus*; Perciformes). A, mecanismo de palancas del músculo A2, que se inserta en el borde posterior del proceso coronoides; B, mecanismo de palancas de músculo A3, que se inserta sobre la cara medial del dentario. FA2 y FA3 fuerzas de entrada de los músculos A2 y A3 respectivamente; Fs, fuerza de salida; MA2 y MA3, brazo de entrada de los músculos; Ms, brazo de salida. Modificado de Westneat (2003).

En los testudines y lepidosauriomorfos, el pivote está dado también por la articulación cuadrado/articular (como en todos los gnatostomados no-mamíferos) y la fuerza de entrada está dada principalmente por el aductor mandibular que desliza sobre el cartílago *transiliens* (elemento que funciona como tróclea aumentando la eficacia del músculo), aunque también participa el músculo pterigoides (Herrel *et al.*, 1999; Lemell *et al.*, 2000). El aductor mandibular está dividido en tres aductores: el externo, el interno y el posterior. Estos a su vez pueden ser unidades discretas con mayor o menor desarrollo que actúan juntas, como en las tortugas (Lemell *et al.*, 2000), o subdividirse en varios cuerpos como en los escamados (Haas, 1973; Figura VIII.16).

En mamíferos, el pivote está dado por la articulación escamoso-dentario (debido a la migración del cuadrado y articular al oído medio) y los músculos analizados son el temporal, masetero y pterigoides (Maynard Smith y Savage, 1959; Vizcaíno y Bargo, 1998; Cassini y Vizcaíno, 2012). Carnívoros y ungulados herbívoros representan dos modelos claramente diferenciados que explicaremos a continuación (Figura VIII.17).

En los carnívoros el cóndilo articular mandibular se ubica casi en el mismo plano horizontal de la serie dentaria, lo cual es efectivo para cortar alimento porque los molares se acercan como las hojas de una tijera. El molar carnicero, que está más cerca de la articulación, ocluye primero. La articulación cráneo-mandibular funciona como una bisagra; la mandíbula posee un cóndilo cilíndrico que encaja en una fosa glenoidea en forma de surco transversal, de manera que los movimientos anteriores y posteriores están restringidos. En los ungulados, en cambio, el cóndilo articular está ubicado por encima del plano oclusal. En consecuencia, todos los dientes yugales de un lado ocluyen casi al mismo tiempo y la fuerza de mordida se distribuye de manera más pareja a lo largo de la serie molar; esto resulta ventajoso para aquellos herbívoros que procesan grandes cantidades de alimento. El cóndilo mandibular y la fosa son relativamente chatos lo que permite una gran libertad de movimiento (en todos los sentidos), beneficiosa para moler el alimento.

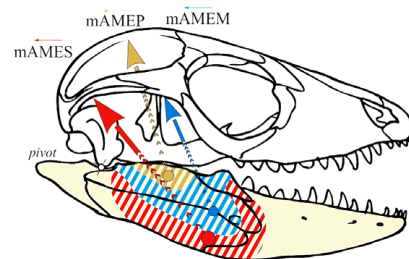


Figura VIII.16. Sistema de palancas del músculo aductor mandibular externo en el lagarto overo (*Tupinambis merrianae*). El músculo está dividido en tres porciones: el superficial (mAMES), el medio (mAMEM) y el profundo (mAMEP). Modificado de Gröning *et al.* (2013).

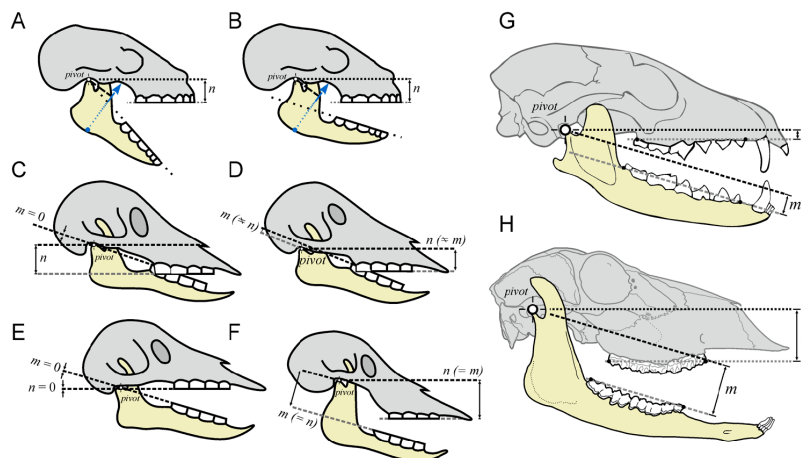


Figura VIII.17. Implicancias funcionales de la posición de articulación cráneo-mandibular (ACM). A, modelo de cráneo generalizado con la hilera dentaria inferior al mismo nivel que la ACM. B, la hilera dentaria está por debajo de ACM; los brazos de palanca de la musculatura masticatoria (vector azul) no cambian respecto a la situación en A. C y D, oclusión en corte a modo de tijeras cuando las distancias entre la ACM y los bordes cortantes de las hileras superior e inferior son distintas. E y F, oclusión simultánea cuando las distancias son iguales (A-F, modificadas de Greaves, 1974). G, ejemplo en un carnívoro generalizado en el que las distancias n y m son diferentes y se produce una oclusión tipo tijeras entre las cuchillas carnívoras conformadas por el cuarto premolar superior y el primer molar inferior. H, en un ungulado herbívoro las distancias n y m son iguales y la oclusión es simultánea.

En los carnívoros el músculo temporal está muy desarrollado y constituye más de la mitad de la masa aductora; se origina en la fosa temporal y se inserta en el proceso coronoides de la mandíbula, con un **brazo de palanca o momento** largo para el músculo temporal, lo que se traduce en una mayor ventaja mecánica sobre el masetero (Figura VIII.18A). La componente vertical de la línea de acción del músculo provee una mordida fuerte, mientras que la componente horizontal tira de la mandíbula hacia atrás, para mantener la integridad de la articulación. Esto último es muy importante porque compensa la gran fuerza generada en la parte anterior cuando el animal jala de la presa con los caninos. El masetero, más pequeño, y el pterigoides contribuyen en menor medida a la fuerza de mordida. Por otra parte, en los carnívoros puede constatarse que la fuerza relativa resultante de los brazos del masetero y temporal en el extremo del hocico es mayor en félidos que en cánidos. Los primeros poseen un diseño que mejora la fuerza de salida; en cambio los cánidos poseen una mayor velocidad en el cierre de la mandíbula, lo cual se correlaciona con las diferencias entre los dos modelos clásicos para la captura de presas entre los mismos (véase Christiansen y Adolfssen, 2005 y referencias allí citadas).

A diferencia de lo descrito para carnívoros, en los ungulados el masetero y el pterigoides están más desarrollados y forman la mayor parte de la masa muscular aductora. Se insertan en un proceso angular mandibular más expandido, poseen un mayor largo del brazo de palanca y, por consiguiente, una mayor ventaja mecánica sobre el temporal (Figura VIII.18B). La línea de acción del masetero provee grandes fuerzas laterales, sumada a una posición elevada del cóndilo articular y una oclusión simultánea de los dientes, permiten a la mandíbula desplazarse de lado a lado para moler el alimento.

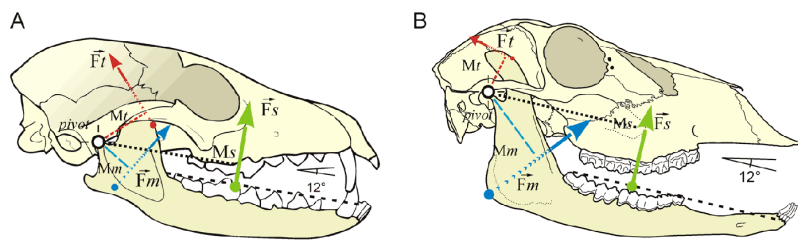


Figura VIII.18. Mecánica mandibular en carnívoros y ungulados herbívoros. A, zorro pampeano (*Lycalopex gymnocercus*); B, venado de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus*). Abreviaturas: Fm, fuerzas de entrada del masetero; Ft, fuerzas de entrada del temporal; Fs, fuerza de salida; Mm, brazos de momento de entrada del masetero; Mt, brazo de momento del temporal; Ms, brazo de salida. Angulo de apertura de las quijadas = 12°.

Aplicaciones en paleobiología

Movimientos masticatorios

Bargo *et al.* (2009) realizaron un estudio morfofuncional del aparato alimentario del perezoso mioceno *Euchloeops* (Megatherioidea, Megalonychidae) y sus resultados fueron comparados con otros perezosos megaterioideos contemporáneos. El análisis de las facetas de desgaste de los dientes les permitió inferir los movimientos oclusales y, por lo tanto, proponer el tipo de alimento que este perezoso era capaz de procesar y su probable dieta. Los autores generaron una nomenclatura dentaria, representada por "cúspides" (dientes superiores) y "cuspídes" (dientes inferiores), análoga a aquella utilizada en otros mamíferos, necesaria para describir los patrones de oclusión y los movimientos masticatorios (Figura VIII.19). El examen y mapeo de las facetas de desgaste permitió reconstruir dos movimientos mandibulares diferentes durante el cierre lento o golpe de mordida. El primero, movimiento A, es equivalente al mencionado previamente en este capítulo para los mamíferos de molar tribosfénico o derivado de él; un movimiento principalmente ortal (vertical), que resulta en perforado, desgarrado o cizalla y corte del alimento. El segundo, movimiento B, es un movimiento diferente y no relacionado del lado operante del cuerpo mandibular, caracterizado por un movimiento hacia arriba en dirección distal y levemente lingual, cuyo resultado principal es el corte.

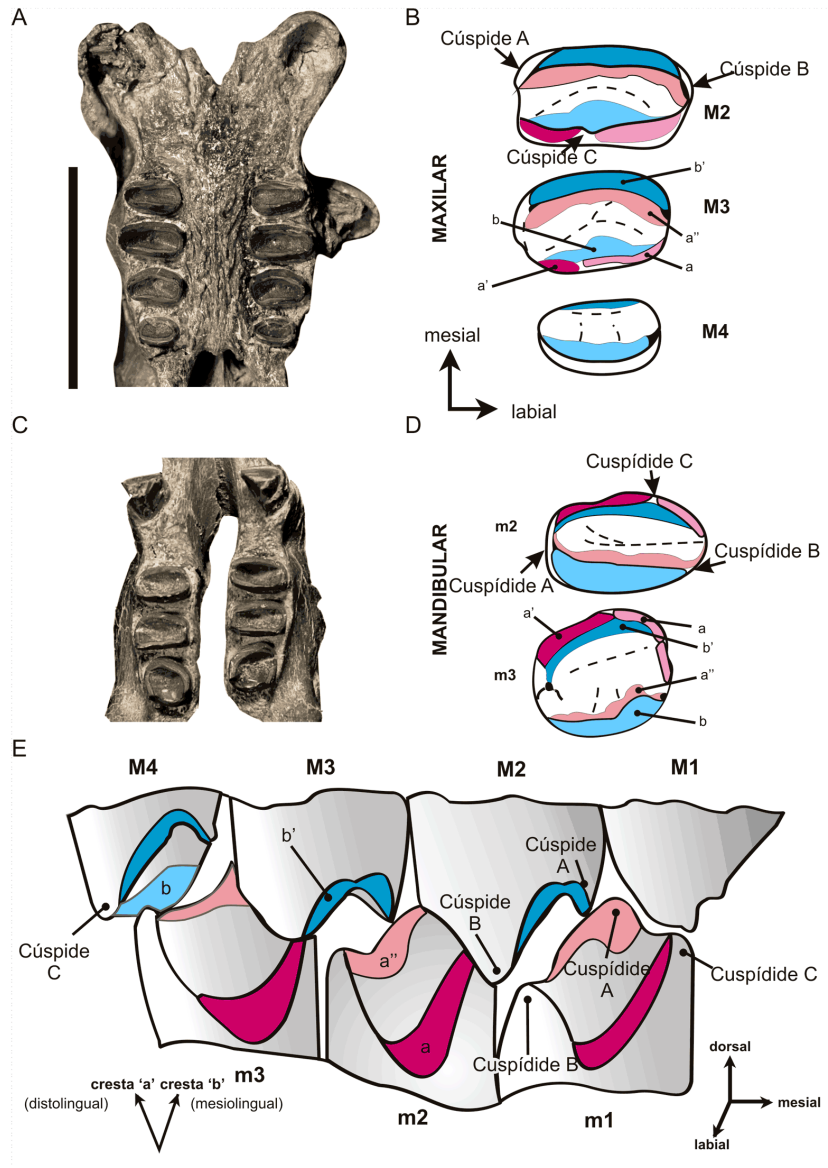


Figura VIII.19. Análisis de las facetas de desgaste del perezoso megaloníquido del Mioceno *Eucholoeops ingens* (MPM-PV 3401; Museo Regional Provincial P. M. J. Molina, Rio Gallegos). A, vista oclusal de la serie dentaria superior; B, mapeo de la superficie de desgaste (en distintos colores) en vista oclusal; C, vista oclusal de la serie dentaria inferior; D, mapeo de la superficie de desgaste en vista oclusal; E, vista lateral de las series dentarias en oclusión parcial, ilustrando cómo se posicionan los dientes al ocluir. M, molariforme superior, m, molariforme inferior; a, a', a'' y b, b', facetas de desgaste. Modificado de Bargo *et al.* (2009).

En suma, el análisis de las facetas de desgaste, combinado con la morfología de la articulación temporomandibular, la presencia de una sínfisis fusionada y de un músculo temporal muy desarrollado, permitieron a Bargo *et al.* (2009) concluir que la componente ortal era predominante durante la masticación, con suaves movimientos mediales o anteroposteriores. Asimismo, propusieron que *Eucholoeops* y probablemente la mayoría de los megaterioideos del Mioceno consumirían principalmente hojas, procesándolas mediante corte y cizalla, más que por molienda como ocurre en los ungulados.

Biomecánica

Vizcaíno *et al.* (1998) propusieron un modelo geométrico que permite calcular los brazos de momento promedios de cada músculo modelado. Conceptualmente, el modelo consiste en calcular brazos de momento sin la necesidad de hipotetizar la dirección de la línea de acción del músculo. Para ello, primero se deben reconocer lo más fielmente posible las áreas de origen e inserción de los principales músculos masticatorios (*i.e.*, temporal y masetero) que se van a evaluar y articular el cráneo y la mandíbula (si no es posible hacerlo manualmente con el material se puede producir digitalmente) manteniendo la oclusión dentaria. A continuación se trazan líneas desde la parte más anterior del origen del músculo a la más posterior de la inserción del mismo y viceversa. Luego, el ángulo formado por estas líneas se subdivide en cinco equidistantes y sobre estas líneas de acción hipotéticas se calculan los brazos de momento como la línea perpendicular al pivote (Figura VIII.20). Estos cinco valores obtenidos se promedian para cada unidad muscular bajo estudio (Tabla VIII.1). El método permite comparar directamente valores obtenidos para distintas especies desde fitófagos a zoófagos y no se necesita determinar previamente la línea de acción del músculo, lo que generalmente resulta equívoco. Este método se ha aplicado en distintos grupos de xenartros extintos (Vizcaíno *et al.*, 1998; De Iuliis *et al.*, 2000; Vizcaíno y De Iuliis, 2003; Bargo, 2001; Bargo y Vizcaíno, 2008).

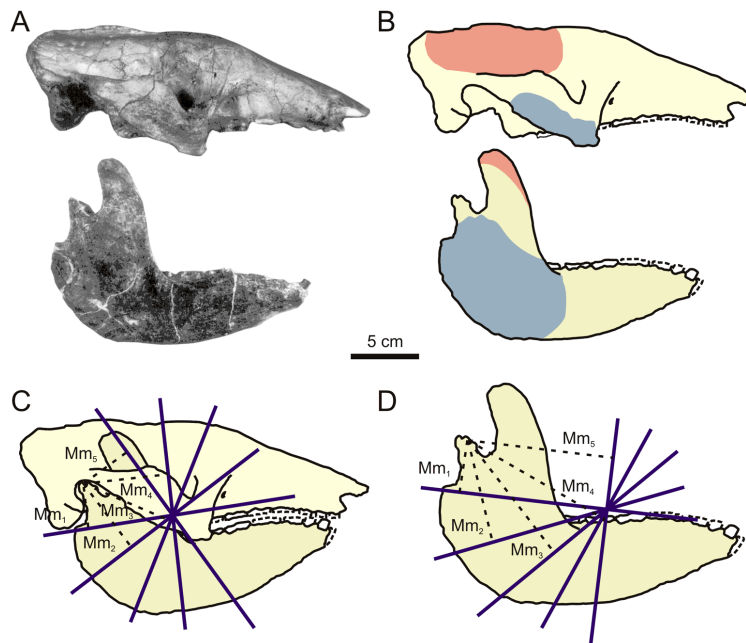


Figura VIII.20. Modelo geométrico para calcular los brazos de momento de la musculatura masticatoria, propuesto por Vizcaíno *et al.* (1998). A, cráneo y mandíbula del pampaterio *Vassallia máxima* (FMNH P14424; Field Museum of Natural History, Chicago, EEUU); B, reconstrucción de las áreas de origen e inserción de los músculos masticatorios masetero (gris) y temporal (rojo); C, brazos de momento (Mm1-5; líneas discontinuas) perpendiculares al pivote calculados desde la posición media del origen del masetero; D, lo mismo pero desde la posición más anterior del origen del masetero (cráneo excluido para mayor claridad). Modificado de Vizcaíno *et al.* (1998).

Taxón	Angulo	Sub-ángulo	M1	M2	M3	M4	M5	Σ	\bar{X}
Mm (posterior)									
<i>Vassallia</i>	105	26,25	17	26	30	26	18	117	23,24
<i>Holmesina</i>	120	30	15	22	22	17	8	84	16,8
<i>Euphractus</i>	75	18,75	8	6	9	5	1	29	5,8
<i>Dasytus</i>	90	22,5	7	10	12	12	9	50	10
Mm (medio)									
<i>Vassallia</i>	120	30	20	35	41	35	22	153	30,6
<i>Holmesina</i>	120	30	18	34	41	35	22	150	30
<i>Euphractus</i>	90	22,5	26	30	31	28	20	135	27
<i>Dasytus</i>	105	26,25	8	17	21	22	18	86	17,2
Mm (anterior)									
<i>Vassallia</i>	90	22,5	20	39	52	58	54	223	44,6
<i>Holmesina</i>	105	26,25	17	30	42	53	48	190	38
<i>Euphractus</i>	82	20,5	29	39	44	44	32	188	37,6
<i>Dasytus</i>	105	26,25	9	21	28	29	24	111	22,2

Tabla VIII.1. Brazos de momento (M1 a 5) del músculo masetero (Mm) generados desde el punto más posterior, medio y más anterior del origen del masetero en algunos xenartros cingulados, actuales y fósiles. Modificado de Vizcaíno *et al.* (1998).

En un estudio de la mecánica mandibular de aetosaurios, Desojo y Vizcaíno (2009) ampliaron la aplicación de este modelo a reptiles arcosaurios (Figura VIII.21). La musculatura masticatoria de los arcosaurios es más compleja que la de los mamíferos.

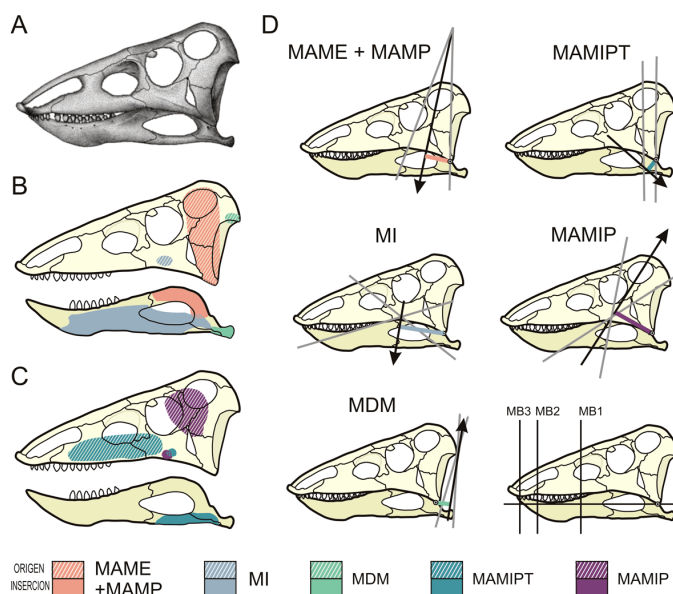


Figura VIII.21. Modelo geométrico para calcular los brazos de momento de la musculatura masticatoria aplicado a reptiles aetosaurios. A, cráneo restaurado de *Neoaetosauroides engaeus*; B y C, reconstrucción de las áreas de origen e inserción de los principales músculos mandibulares. D, brazos de momento y líneas de acción de los músculos aductor mandibular externo (MAME) y aductor mandibular posterior (MAMP) en conjunto, aductor mandibular interno pseudotemporal (MAMIP), intramandibular (MI), aductor mandibular interno pterigoideo (MAMIPT) y depresor mandibular (MDM) y brazos de momento de los puntos de mordida posterior, medio y anterior (MB1, MB2 y MB3). Modificado de Desojo y Vizcaíno (2009).

La reconstrucción muscular se dificultó además por la incertidumbre que genera la inserción de diferentes músculos en aponeurosis, no sobre huesos: por esta razón los autores debieron tomar algunas decisiones, basadas en disecciones de cocodrilos actuales, para modelar los brazos de palanca de los músculos abductores mandibulares externos, posterior e interno, pseudo-temporal, pterigoideos internos, el músculo intramandibular y el depresor mandibular. Los autores encontraron que el diseño de los cráneos de aetosaurios es más eficiente para proveer fuerza más que velocidad al cierre de las quijadas. También que los representantes del Hemisferio Norte morderían más fuerte y los del Hemisferio Sur más rápido, por lo que aquéllos tendrían mayor capacidad de procesar el alimento en la cavidad oral. Considerando otras diferencias morfológicas, tales como que los dientes no son aserrados y la ausencia de facetas de desgaste (presentes en los aetosaurios del Hemisferio Norte), concluyeron que *Neoaetosauroides* tenía una dieta relativamente blanda, no abrasiva y sin estructuras duras (por ejemplo, hojas suaves y/o larvas de insectos). Es posible que *Neoaetosauroides* representara una tendencia hacia hábitos de alimentación insectívora, explotando una fuente de alimento muy extendida en ambientes continentales durante todo el Triásico.

Utilizando un enfoque morfogeométrico, Cassini y Vizcaíno (2012) extendieron este método a un enfoque tridimensional. Mantuvieron la sencillez del modelo pero le incorporaron un paso metodológico de articulación digital entre cráneo y mandíbula, que lo hace más versátil para trabajar con organismos fósiles (Figura VIII.22). Validaron el modelo con una muestra de mamíferos actuales constituida por especies herbívoras, omnívoras y carnívoras. Los resultados obtenidos fueron coherentes con lo esperado para la mecánica masticatoria de los grupos considerados. Por ejemplo, al comparar la longitud del brazo de palanca de los dos principales músculos masticatorios, se observa que los herbívoros presentan un brazo de palanca para el masetero hasta dos veces mayor que para el temporal (Tabla VIII.2). A su vez, en los carnívoros, el brazo de palanca del temporal es igual o hasta 1,3 veces mayor que el del masetero. Luego de validar el modelo, los autores aplicaron esta metodología a un ensamble de ungulados del Mioceno temprano de Patagonia (véase Capítulo IX). Los resultados indicaron que solo el tipoterio *Pachyrhkos* se correspondía con la relación de brazos de palanca de los herbívoros actuales (*i.e.*, relación masetero temporal 2:1).

Para el resto, la relación entre estos dos grandes músculos resultaron similares pero con diferencias mínimas: mientras que en astrapoterios y litopternos predominaba el masetero, en los notoungulados lo hacía el temporal. Al considerar ambos músculos, los notoungulados (excepto *Pachyrhkos*) mostraron una mejor ventaja mecánica para la fuerza de mordida sobre los dientes que los astrapoterios y litopternos.

Estos resultados llevaron a Cassini y Vizcaíno (2012) a concluir que los notoungulados tendrían capacidad para procesar una dieta rica en materiales vegetales de mayor dureza (por ejemplo, pasturas o incluso corteza) en comparación con los litopternos (consumidores de materia vegetal menos dura, por ejemplo, dicotiledóneas). Estas conclusiones apoyarían parcialmente la hipótesis del incremento de hipsodancia en los notoungulados como respuesta a “un aumento en el esfuerzo masticatorio” propuesta por Billet *et al.* (2009).

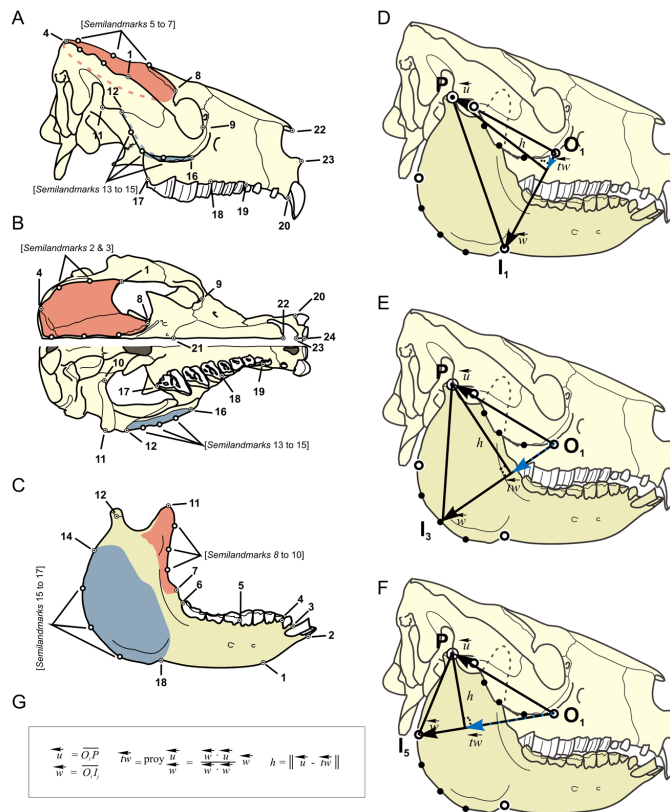


Figura VIII.22. Cálculo de brazos de momento en 3D según Cassini y Vizcaino (2012). A y B, cráneo de *Adinotherium* mostrando los landmarks sobre el lado derecho y la línea media; C, mandíbula con landmarks. Reconstrucción de las áreas de origen e inserción del masetero en gris y del temporal en rojo; D-F, pasos primero (D), intermedio (E) y último (F) para calcular los brazos de palanca del masetero. O1, origen ligamentoso del masetero; P, articulación craneomandibular; I1 a 5, inserción del masetero en el ángulo mandibular (del punto más anterior a más posterior); círculos negros, landmarks que indican los puntos más extremos del origen/inserción de los músculos; puntos negros, semilandmarks relajados representando puntos intermedios de las cicatrices musculares; G, definiciones de los vectores y fórmulas para calcular las distancias h : u , vector O1P; w , vector O1I1; tw , proyección ortogonal de u sobre w ; h , distancia entre el pivote (P) y el vector w perpendicular a este último, resultante de calcular la norma de la resta entre los vectores u y tw , la que se interpreta como el brazo de palanca para la línea de acción hipotetizada.

Género	<i>M. massetericus</i>	<i>M. temporalis</i>	<i>Infradentale</i>	Primer premolar	Premolar / Molar	Último molar
<i>Astrapotherium</i>	88,537 ± 15,438	84,300 ± 16,770	432,322 ± 56,354	252,075 ± 41,708	224,656 ± 46,193	113,744 ± 6,564
<i>Diadiaphorus</i>	38,194 ± 4,485	37,550 ± 5,765	187,325 ± 6,825	166,822 ± 5,130	106,461 ± 2,841	55,220 ± 5,731
<i>Tetramerorhinus</i>	34,772	31,210	150,901	128,956	83,915	47,412
<i>Theosodon</i>	40,847 ± 2,852	40,684 ± 8,309	235,001 ± 13,953	197,941 ± 9,337	124,959 ± 10,270	57,961 ± 10,132
<i>Adinotherium</i>	45,042 ± 4,411	54,734 ± 6,031	186,611 ± 17,754	153,085 ± 18,214	110,847 ± 15,121	63,723 ± 3,309
<i>Nesodon</i>	90,108 ± 9,095	98,517 ± 20,025	348,412 ± 26,708	297,935 ± 24,819	237,035 ± 25,395	123,473 ± 15,904
<i>Protypotherium</i>	16,485 ± 2,007	20,155 ± 4,917	75,640 ± 8,154	62,094 ± 6,112	45,553 ± 7,598	25,160 ± 3,021
<i>Interatherium</i>	13,177 ± 2,866	16,111 ± 1,230	59,113 ± 5,197	44,439 ± 4,595	32,950 ± 4,742	20,125 ± 2,292
<i>Pachyrukhos</i>	16,118	8,242	60,621	46,070	35,357	20,609
<i>Chrysocyon</i>	30,306	39,422	172,513	132,494	79,629	58,958
<i>Puma</i>	44,975	39,043	138,990	102,222	64,605	62,767
<i>Hippocamelus</i>	49,589	28,375	232,277	138,933	101,294	56,609
<i>Camelus</i>	70,995	76,494	378,543	289,896	184,646	88,146
<i>Lama</i>	65,219	42,028	242,890	144,349	125,494	64,346
<i>Sus</i>	50,148	37,943	297,257	193,707	143,735	80,026
<i>Equus</i>	125,506	65,746	450,010	321,065	224,809	140,132
<i>Tapirus</i>	75,864	61,265	285,885	193,457	122,558	64,897

Tabla VIII.2. Estadísticos descriptivos [Media ± desvío estándar] de los brazos de palanca (en milímetros) para las fuerzas de entrada proporcionada por los músculos masticatorios y las fuerzas de salida (mordida) en distintos puntos de la mandíbula.

DIENTES Y FISIOLÓGIA DIGESTIVA

Ya hemos mencionado que las probabilidades de golpear y fragmentar una partícula de alimento con un diente son mayores si el diente es más grande; estrictamente, si el diente posee mayor superficie oclusal. Ante la ausencia de otras adaptaciones, un animal que necesita procesar más su alimento en la cavidad oral tendrá dientes con una superficie oclusal mayor que otro animal del mismo tamaño que requiera menos tiempo de procesamiento en la cavidad oral. Esto abre la posibilidad de inferir aspectos de la fisiología digestiva en el tracto intestinal a partir de elementos de la cavidad oral, al menos para mamíferos.

Utilizando la longitud de los dientes de mejilla o yugales (premolares y molares) como descriptor (*proxy* en inglés) de su área de superficie oclusal (OSA, por su nombre en inglés *Occlusal Surface Area*), varios autores (Janis, 1990, 1995; Janis y Constable, 1993; Mendoza *et al.*, 2002) señalaron que tanto entre fitófagos placentarios (ungulados) como marsupiales (canguros), OSA es mayor en los pastadores que en los ramoneadores. Por ejemplo, los ungulados monogástricos, como los perisodáctilos, tienen hileras de premolares molarizados más largas que los artiodáctilos rumiantes y los molares de los primeros son también más grandes y más cuadrangulares, lo que puede deberse a diferentes estrategias alimentarias en relación con las diferencias en la fisiología de la digestión (Janis, 1988, 1995; Janis y Constable, 1993). Puesto en otras palabras, en comparación con las vacas, que rumian, los caballos pasan más tiempo masticando y también mastican más cuando comen alimentos con alto contenido de fibra.

Vizcaíno *et al.* (2006b) volvieron a abordar el tema midiendo OSA como la proyección bidimensional de una estructura tridimensional, usando fotografías digitales de las superficies oclusales de las filas de dientes yugales superiores (Figura VIII.23). Posteriormente Vizcaíno *et al.* (2011b) refinaron el enfoque midiendo OSA como el área total de la superficie oclusal de los dientes de mejilla, teniendo en cuenta las invaginaciones del contorno del diente.

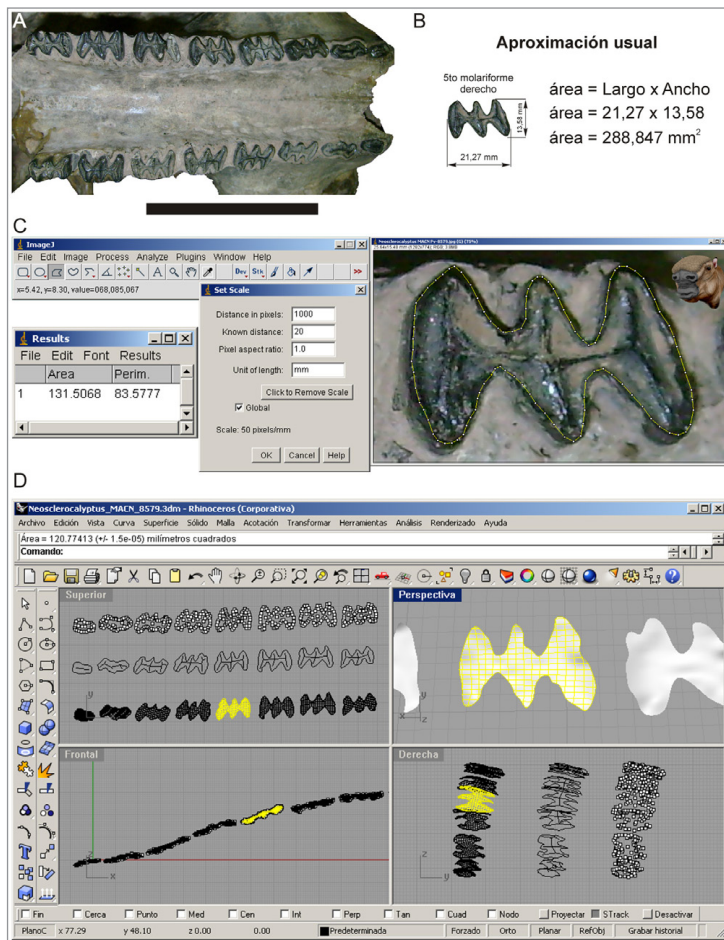


Figura VIII.23. Diferentes métodos para el cálculo de OSA. A, series dentarias del espécimen del gliptodonte pleistoceno *Neosclerocalyptus* (MACN PV 8579, Museo Argentino de Ciencias Naturales B. Rivadavia; escala 5 cm); B, aproximación usual multiplicando largo x ancho; C, utilización de la proyección ortogonal de la superficie de desgaste dentario, según Vizcaíno *et al.* (2006); D, cálculo tridimensional, según Vizcaíno *et al.* (2011).

Para ello digitalizaron el contorno y crestas interiores de cada diente superior con un digitalizador tridimensional. Convirtieron los puntos de datos obtenidos a una superficie de malla para calcular el área con un software específico (Figura VIII.23).

Para contrastar los valores de OSA resultantes con este método, compararon con los obtenidos en las mismas muestras por Vizcaíno *et al.* (2006b). El valor absoluto (módulo) de la diferencia media obtenida fue de solo 38 mm² (es decir, menos de 5%). Por lo tanto, los resultados son comparables con los de Vizcaíno *et al.* (2006b) sin necesidad de recalculer toda la muestra de actuales. Evaluaron la relación alométrica entre OSA y la masa corporal calculando las líneas de regresión por el método de mínimos cuadrados, utilizando el logaritmo de OSA como la variable dependiente y el logaritmo de la masa corporal como la variable independiente. Pusieron a prueba estadísticamente la desviación de la pendiente observada respecto a la predicha por isometría y la predicha por la ley de Kleiber (1932) (0,66 y 0,75 respectivamente; Tabla VIII.3).

Taxón	Rango de tamaño (kg)	Nro de spp.	R ²	Ordenada BM =1kg	Pendiente	Residuos	Isometría
Mammalia	0,084 - 4637	54	0,958	1,470	0,701	E > X	pos
Epitheria	0,084 - 4637	47	0,967	1,585	0,664	P > A	iso
Xenarthra	1,175 - 3780	24	0,931	1,334	0,620	C > F	iso
Cingulata	1,175 - 1061	14	0,978	1,336	0,681		iso
Folivora	1,937 - 3780	10	0,918	1,274	0,599		iso
Rodentia	0,084 - 50,07	8	0,924	1,567	0,630		iso
Artiodactyla	12,17 - 3729	18	0,937	1,640	0,602		neg
Dasypodidae	1,175 - 1637	5	0,940	1,336	0,683		iso
Glyptodontidae	73,40 - 1061	8	0,955	1,182	0,729		iso
Ruminantia	12,01 - 450,6	12	0,955	1,610	0,603		iso

Tabla VIII.3. Relación alométrica entre OSA y la masa corporal. Resultados de las regresiones lineares simples de cada grupo. Los parámetros más comunes, valor R-cuadrado y los estimadores de los coeficientes de regresión están marcados en negrita. Se incluyen los resultados del análisis de residuos cuando el par de comparaciones es estadísticamente significativo ($p < 0.01$). E, Epitheria; X, Xenarthra; P, Perissodactyla; A, Artiodactyla; C, Cingulata; F, Folivora.

Vizcaíno *et al.* (2006b) encontraron que dentro de los ungulados, los artiodáctilos (especialmente los artiodáctilos rumiantes) se distribuyen debajo de la línea de regresión con valores de OSA inferiores, mientras que las formas monogástricas (es decir, no rumiantes) se encuentran por encima de la línea de regresión; o sea, sus valores de OSA son más grandes de lo esperado para su tamaño corporal (Figura VIII.24). Esto está de acuerdo con las conclusiones de Janis (1988, 1995) mencionadas arriba. Asimismo, entre los perisodáctilos, los équidos, que son principalmente pastadores y viven en hábitats abiertos, tienen mayores OSA que los tapires, que son ramoneadores y viven en hábitats más cerrados. Del mismo modo, dentro de los artiodáctilos, los bóvidos y camélidos, que son consumidores intermedios o pastadores, tienen OSA más grandes que los cérvidos y giráfidos ramoneadores. Esto sugiere que en los ungulados el área oclusal disponible para masticar también se relaciona con el valor nutricional de los alimentos: los ramoneadores consumen hojas suculentas, mientras que los pastadores ingieren forraje que es de menor calidad y muy abrasivo para los dientes. Dentro de los rumiantes Texera (1974) observó que los individuos subadultos del cérvido *Hippocamelus* pasan más tiempo masticando que los adultos, un comportamiento atribuido a la OSA menor de subadultos en los que aún no erupcionó el tercer molar. Un caso notable es el hipopótamo, cuyos dientes son inusualmente pequeños para un mamífero pastador tan grande, una condición probablemente relacionada con su tasa metabólica baja (Owen-Smith, 1988).

Puesto que el interés de Vizcaíno *et al.* (2006b) era analizar faunas fósiles en las que abundan los xenartros, trataron especialmente a este grupo. Encontraron que los xenartros tienen menos OSA disponible para triturar alimentos que otros euterios de tamaños similares. Esto podría relacionarse con las bajas tasas metabólicas basales de los xenartros actuales, que se encuentran entre el 40% y el 60% de las esperadas para su masa de acuerdo con la ley de Kleiber (1932) respecto a los mamíferos placentarios (McNab, 1985). Esto implica que los xenartros tienen requisitos energéticos menores que otros terios y, por lo tanto, para un tipo específico de alimento, requieren consumir menos que otros terios de masas corporales similares.

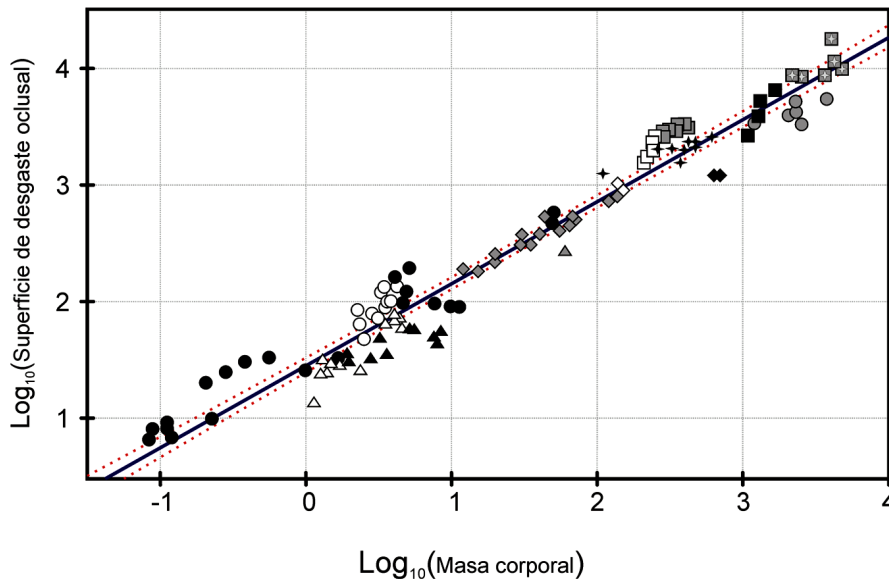


Figura VIII.24. Regresión de las áreas de las superficies oclusales dentarias (OSA) contra la masa corporal en mamíferos vivos ($n = 125$). Símbolos: triángulos blancos, Dasypodidae; triángulos negros, Bradyrodidae; triángulos grises, Tubulidentata; círculos negros, Caviomorpha; círculos blancos, Hyracoidae; cuadrados blancos, Tapiridae; cuadrados grises, Equidae; cuadrados negros, Rhinocerotidae; rombos grises, Cervidae; rombos blancos, Bovidae; rombos negros, Giraffidae; círculos grises, Hippopotamidae; cruces, Camelidae; cuadrados grises con cruces, Elephantidae; línea punteada roja, intervalo de confianza del 95%.

Aplicaciones en paleobiología

Vizcaíno *et al.* (2006b; 2011b) investigaron las relaciones entre OSA de los molariformes, la masa corporal, la dieta ingerida y otros factores biológicos en diferentes xenartros extinguidos. Además de tener OSA menores que otros terios, encontraron que, entre los xenartros, los perezosos milodóntidos del Pleistoceno (la mayoría de más de una tonelada) mostraron OSAs extremadamente bajas (Figura VIII.25), lo que se interpretó como una indicación de pobre eficiencia en el procesamiento de alimentos en la cavidad oral, probablemente compensada por una alta fermentación en el tracto digestivo (Vizcaíno *et al.*, 2006b). Sorprendentemente, el megaterido pleistoceno *Megatherium americanum* tenía la OSA esperada para un mamífero de su tamaño (comparable a un elefante), mucho mayor que la de los milodóntidos. Si se asume un paralelismo con los ungulados, los milodóntidos pueden ser inferidos como fermentadores en el intestino anterior, mientras que *M. americanum* habría sido un fermentador en el intestino posterior, lo que a su vez refleja dietas de calidades nutricionales inferior y superior, respectivamente (Alexander, 1996). Sin embargo, la ausencia de un ciego en xenartros actuales podría indicar que *M. americanum* no era un fermentador intestinal posterior. En ese caso, la gran diferencia en los valores de OSA entre *M. americanum* y los milodóntidos podría sugerir que el primero tenía cámaras estomacales (presentes en perezosos actuales) menos desarrolladas en número y/o tamaño que en los milodóntidos. Si bien la anatomía del estómago, excepto en algunos casos excepcionales, no se puede comparar entre los taxones fósiles, es evidente que *M. americanum* estaba mejor preparado para procesar el alimento en la cavidad oral que los milodóntidos. Esto está de acuerdo con otra evidencia morfológica y biomecánica discutida ampliamente por Bargo (2001).

Por su parte los cingulados (xenartros acorazados), también tienen valores de OSA más altos que los perezosos (excepto *M. americanum*), lo que también sugiere un mayor procesamiento de los alimentos en la cavidad oral. Vizcaíno *et al.* (2011b) encontraron desviaciones en la correlación entre la OSA y la masa corporal, especialmente en gliptodontes post-miocenos y en particular entre la megafauna del Pleistoceno (es decir, con una masa corporal adulta por encima de

1000 kg). Mientras los especímenes de *Glyptodon* cayeron sobre la línea de regresión de los gliptodontes, lo que significa que tienen OSA esperada para gliptodontes de su tamaño, *Panochthus* se ubicó muy por encima de la línea de regresión y *Doedicurus* muy por debajo, indicando los valores más altos y más bajos de lo esperado por sus masas corporales respectivamente (Figura VIII.25). Esto sugiere que estas dos formas siguieron caminos evolutivos divergentes.

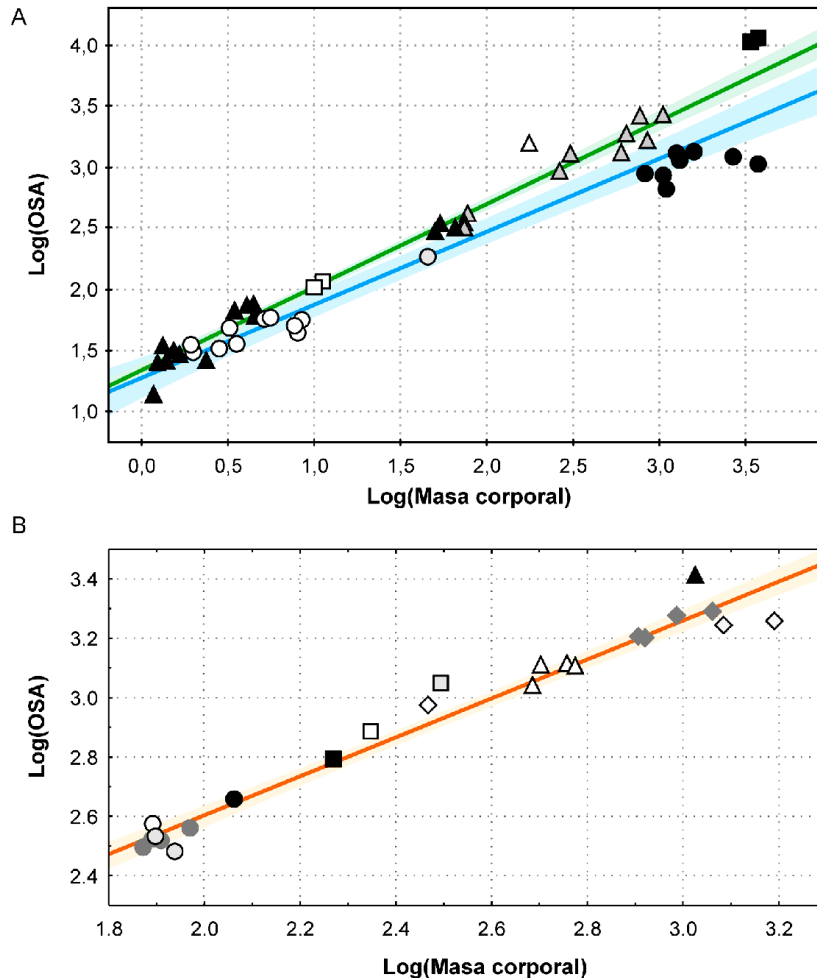


Figura VIII.25. Relación entre el área de la superficie oclusal dentaria y la masa corporal en xenar-tros. A, xenar-tros actuales y extintos. Línea verde, regresión para los Cingulata; línea azul regresión para los Folivora. Símbolos: triángulos negros, cingulados dasipódidos; triángulos grises, cingu-lados pampatéricos; triángulos blancos, cingula-dos gliptodóntidos; círculos blancos, tardígrados actuales; círculos grises, *Eucholoeops* (tardígrado Mioceno); cuadrados blancos, *Hapalops* (tardígrado Mioceno); cuadrados negros, *Megatherium*; círculos negros, milodóntidos. Modificado de Vizcaino et al. (2006). B. Gliptodontes. Línea roja, regresión. Símbolos: círculos blancos, *Asterostemma* (Mio-ceno); círculos grises con borde negro *Cochlops* (Mioceno); círculos negros *Eucinepeltus* (Mioceno); círculos gris oscuro, *Propalaeohoplophorus* (Mioceno); cuadrado blanco, *Hoplophractus* (Mio-Plioceno); cuadrado gris *Neuryurus* (Plioceno temprano), cuadrado negro, *Eosclerocalyptus* (Mio-Plioceno), triángulos blancos, *Neosclerocalyptus* (Pleistoceno); triángulo negro, *Panochthus* (Pleistoceno); rombo blanco, *Urotherium* (Pleistoceno), rombos grises con borde negro, *Doedicurus* (Pleistoceno); rombos gris oscuro, *Glyptodon* (Pleistoceno). Modificado de Vizcaino et al. (2011). Áreas som-breadas alrededor de las líneas de regresión = in-tervalo de confianza del 95%.

APROXIMACIONES ECOMORFOLÓGICAS

Como se vio en el Capítulo II, las aproximaciones ecomorfológicas convergen en cuantificar la variación de forma y evaluar los factores que explican la variación focalizándose en aspectos históricos (ontogenia, filogenia) y ambientales (ecológicos). En tal sentido se requiere de un marco de referencia conocido (una muestra de animales actuales) para aplicar los patrones detectados a los organismos extinguidos. No podríamos hacer una síntesis de toda la literatura sobre aproximaciones ecomorfológicas en el estudio de comunidades de vertebrados actuales, porque sería muy extensa. Solo citaremos algunos artículos relevantes tanto para el estudio de determinados grupos como para la disciplina en general, como los de Janis (1990) sobre ungulados, Van Valkenburgh y Wayne (1994) sobre mamíferos carnívoros, Klingenberg y Ekau (1996) sobre peces y Herrel et al. (1998) sobre reptiles escamados.

Los ungulados artiodáctilos y perisodáctilos han sido estudiados frecuentemente desde una perspectiva ecomorfológica (Gordon y Illius, 1988; Solounias et al., 1988; Janis y Ehrhardt, 1988; Janis, 1990, 2008; Spencer, 1995; Pérez-Barbería y

Gordon, 2001; Mendoza *et al.*, 2005; Mendoza y Palmqvist, 2006, 2008; Fraser y Theodor, 2011, entre otros). Los primeros trabajos cuantitativos de Janis y Solounias tomaron como punto de partida el artículo de Boué (1970), quien analizó cualitativamente la morfología de los incisivos de los ungulados con relación a la dieta para caracterizar a las formas ramoneadoras (incisivos centrales más anchos que los laterales) y pastadoras (todos los incisivos subiguales). En el capítulo anterior se discutió la ambigüedad del uso de estos términos. En la mayoría de los trabajos ecomorfológicos las categorías de dieta han sido definidas en función de la proporción que ocupan determinados ítems, por ejemplo gramíneas, en la dieta. En sus primeros trabajos Christine Janis partió de tres categorías dietarias: pastadores o *grazers* (más de 90% de gramíneas en su dieta), ramoneadores o *browsers* (menos del 10% de gramíneas en su dieta) y una categoría intermedia o *mixed feeders* para las proporciones entre 10 y 90% de gramíneas en la dieta. A pesar de que los estudios ecomorfológicos en ungulados llevan unas decenas de años en los que varios investigadores han analizado y encontrado algunas diferencias morfológicas, detectando patrones de variación entre los distintos grupos tróficos de ungulados (por ejemplo, Mendoza, 2005; Clauss *et al.*, 2008), aún es un terreno fértil para la aplicación de nuevas técnicas metodológicas y estadísticas.

Aplicaciones en paleobiología

Cassini (2013) utilizó morfometría geométrica para inferir el uso de hábitat y el tipo de dieta en un ensamble de ungulados nativos de América del Sur de Edad Santacrucense (Mioceno temprano de Patagonia; véase Capítulo IX). Este autor analizó una amplia muestra de cráneos y mandíbulas de mamíferos actuales, incluyendo ungulados artiodáctilos y perisodáctilos, damanes (Hyracoidea) y canguros (Diprotodontia Macropodidae). Evaluó el efecto de la filogenia mediante ecuaciones de estimación generalizada sobre los residuos de las regresiones y los escoreos de los Análisis de Componentes Principales, resultando que la morfología del cráneo reflejaba mayoritariamente señales filogenéticas, más que patrones ecológicos. En cambio detectó patrones de variación de forma en la mandíbula explicados por una interacción compleja entre el uso de hábitat y la composición de la dieta, a pesar de cierta variación de forma debida a ancestralidad común. También evaluó el efecto del tamaño mediante regresiones de la forma contra el tamaño del centroide (Figura VIII.26). Demostró que el tamaño tiene influencia en el tipo de dieta, tal como había sido sugerido en trabajos clásicos como el de Jarman (1974). Lo mismo ocurrió con el índice de hipsodoncia. Al igual que De Esteban-Trivigno (2011), Cassini (2013) encontró que la variación de la morfología de la mandíbula relacionada a los tipos de dieta estaba a su vez condicionada por la presencia de caninos o incisivos hipertrofiados (Figura VIII.27).

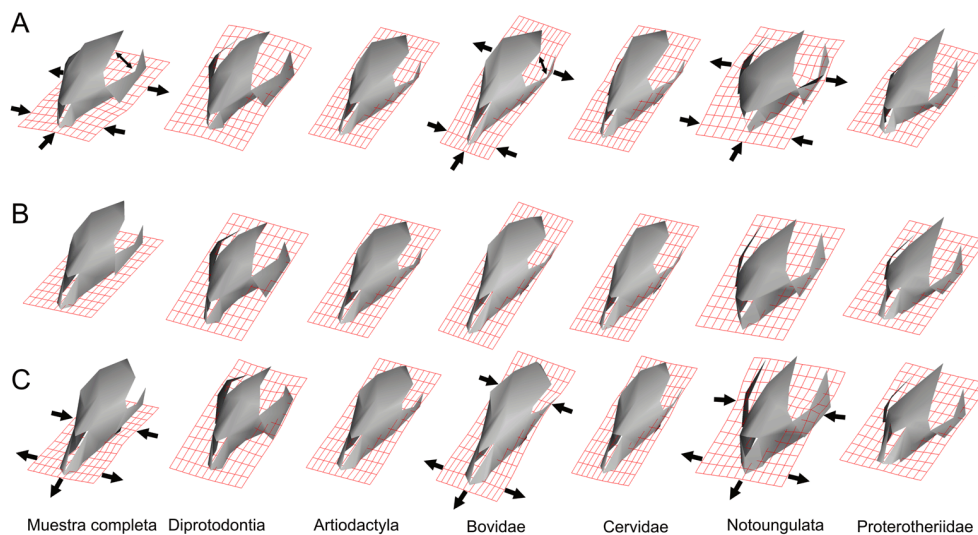


Figura VIII.26. Grillas de deformación de las regresiones de la forma del cráneo vs el logaritmo decimal del tamaño del centroide para ungulados nativos del Mioceno de Patagonia. A, formas pequeñas; B, consenso; C, formas grandes. Las flechas indican las principales direcciones de cambios en la forma. Reproducido de Cassini (2013).

Prevosti y Palmqvist (2001) investigaron las relaciones tróficas del cánido *Theriodictis platensis* del Pleistoceno de la Región Pampeana, para el cual se habían propuesto hábitos hipercarnívoros. Los autores re-analizaron un estudio ecomorfológico a partir de medidas lineales. Utilizando ecuaciones de regresión múltiple, ajustadas para cánidos y disponibles en la bibliografía, estimaron su masa corporal en 37 kg. Midieron longitudes cráneo-mandibulares y dentarias y las analizaron mediante estadística multivariada empleando Análisis de Componentes Principales y Análisis de Discriminantes. En el ACP las especies actuales hipercarnívoras (*i.e.*, con un porcentaje mayor al 70% de carne en la dieta) se separaron de las omnívoras ocupando el morfoespacio de valores positivos del segundo componente (Figura VIII.28).

En este morfoespacio las especies omnívoras (PC2 negativo) se caracterizaron por una mayor longitud del talónido del molar carnicero inferior y un rostro alargado, mientras que las especies hipercarnívoras (PC2 positivo) mostraron grandes caninos y mayor desarrollo del trigónido del molar carnicero en relación al talónido.

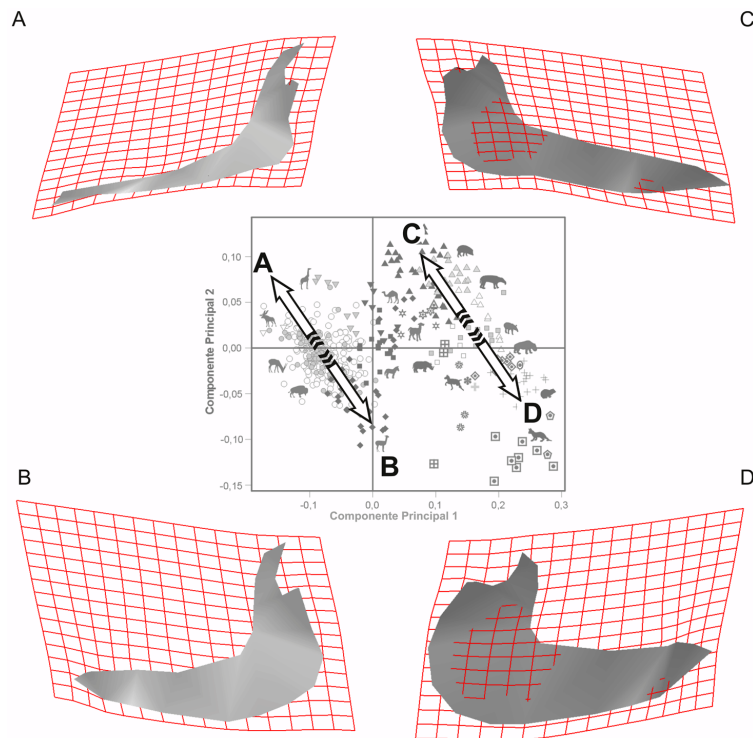


Figura VIII.27. Grillas de deformación en el morfoespacio de los dos primeros componentes del PCA de mandíbulas para la muestra completa. A, hacia *Litocranius*; B, hacia *Vicugna*; C, hacia *Hylochoerus*; D, hacia *Procavia*. Mamíferos actuales: ▴, Hyracoidea; ■, Equidae; □, Tapiridae; □, Rhinocerotidae; △, Hippopotamidae; ▲, Suidae; △, Tayassuidae; ▽, Tragulidae; ▽, Antilocapridae; ▽, Giraffidae; ◆, Camelidae; ○, Bovidae; ○, Cervidae. Ungulados Santacrucenses: Astrapotheria: ✱, *Astrapotherium*; Litopterna: ✱, *Anisolophus*; ✱, *Diadiaphorus*; ✱, *Tetramerorhinus*; ✱, *Thoatherium*; ✱, *Theosodon*, Notoungulata: □, *Interatherium*; ◆, *Nesodon*; ○, *Protypotherium*; ○, *Adinotherium*; ▽, *Hegetotherium*. Reproducido de Cassini (2013).

En consonancia con estos resultados, al aplicar una función discriminante que permite diferenciar a estos dos grupos de dieta en los cánidos actuales, se clasificó a *Theriodictis platensis* como un cánido hipercarnívoro. Los autores concluyeron que en *Theriodictis platensis* el consumo de carne de mamíferos representaría más del 70 % de su alimentación y que sus presas potenciales incluirían ungulados artiodáctilos como cérvidos, tayasuidos y camélidos y/o perisodáctilos como équidos de los géneros *Hippidion* y *Equus*, como así también ungulados nativos mesotéridos y roedores y armadillos de gran porte.

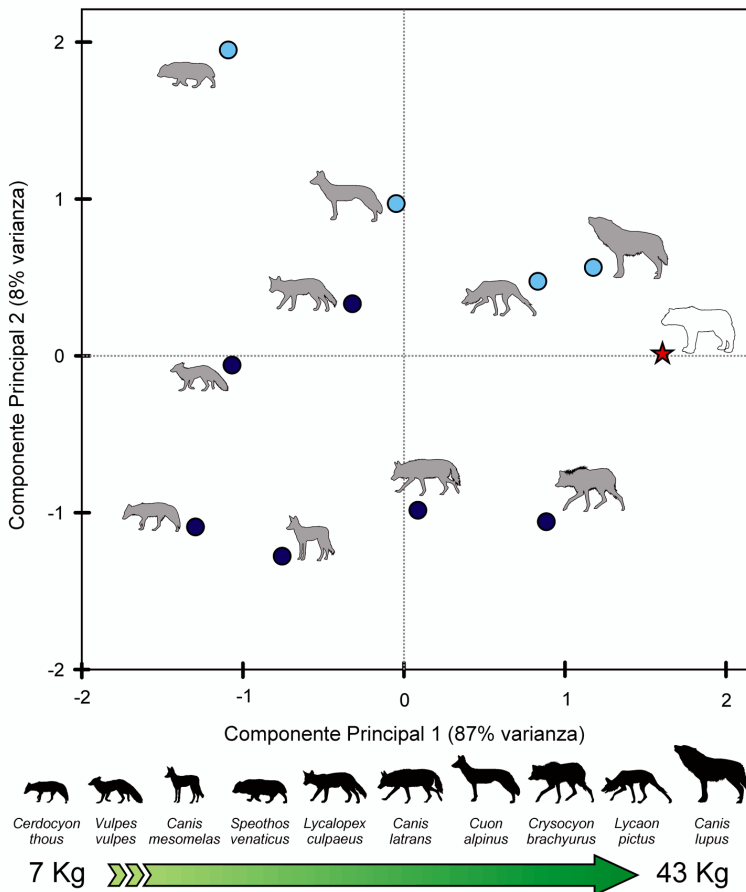


Figura VIII.28. Morfoespacio de los dos primeros componentes principales obtenido de variables craneodentarias de las especies de cánidos actuales (siluetas grises) y la especie pleistocena *Theriodictis platensis* (silueta blanca). Puntos azules cánidos omnívoros, puntos celestes cánidos hipercarnívoros, estrella roja *T. platensis*. Se observa un gradiente de masa corporal desde 7 kg (zorro cangrejero) a 43 Kg (lobo), el que se correlaciona positivamente con el primer componente principal. Modificado de Prevosti y Palmqvist (2001).

ANÁLISIS DE MICRO Y MESODESGASTE DENTARIO

Existen otras herramientas para la formulación de hipótesis sobre alimentación complementarias de la aproximación forma-función en paleobiología de vertebrados, como los análisis de micro- y mesodesgaste (*microwear and mesowear analyses* en inglés) dentario. Aunque se han aplicado mayormente a ungulados actuales y fósiles, su utilización se ha extendido a otros grupos de mamíferos (por ejemplo xenartros). Ambos métodos evalúan los rasgos físicos generados sobre el esmalte por la interacción diente-diente (desgaste; *attrition* en inglés) y diente-alimento (abrasión; *abrasion* en inglés) durante la masticación. Luego, comparando con especies actuales, se pueden proponer hipótesis sobre la dieta de un mamífero extinto según el patrón de microdesgaste que presente.

El **análisis de microdesgaste** se concentra en el estudio de los rasgos microscópicos (por medio de microscopio electrónico), por ejemplo surcos, rayas o estrías (*scratches* en inglés), cavidades u hoyos (*pits* en inglés) dejados en el esmalte por el alimento (Solounias *et al.*, 1994; Solounias y Semprebon, 2002). La información que se puede obtener corresponde a las últimas ingestas que realizó el individuo, por lo que no necesariamente informa sobre la alimentación regular del animal. El **análisis de mesodesgaste**, propuesto por Fortelius y Solounias (2000), se basó originalmente en los segundos molares superiores (M2) y posteriormente fue ampliado en équidos para incluir los últimos cuatro dientes superiores: P4-M3. El método ha probado ser robusto, brindando resultados consistentes para las tres categorías dietarias convencionales para ungulados: ramoneador, mixto y pastador o pacedor. Consiste en observar las cúspides bucales del diente (a ojo desnudo o con poco aumento) formadas sobre el ectolofo (cara labial del molar; Figura VIII.29), ya que se ha demostrado que el tipo de alimento (de acuerdo con sus propiedades físicas) influye en el desarrollo de estas cúspides.

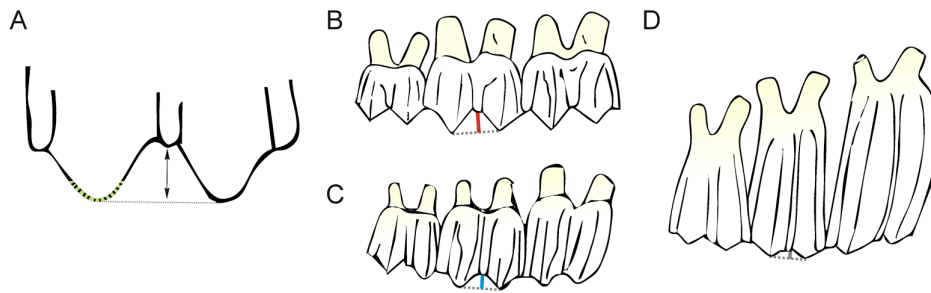


Figura VIII.29. Rasgos analizados en el método de mesodesgaste. A, altura del relieve oclusal (alto o bajo en relación a la longitud de las cúspides, indicado por la flecha) y contorno de las cúspides (agudas, redondeadas-línea punteada verde- o romas). Ejemplos en ungulados: B, ciervo de cola blanca (*Odocoileus virginianus*), dientes braquidontes con relieve alto y cúspides agudas; C, ciervo barasingha (*Cervus duvaucelli*), dientes mesodontes, con relieve alto y cúspides redondeadas; D, cabra (*Capra hircus*), dientes hipsodontes con relieve alto y cúspides agudas. Modificado de Fortelius y Solounias (2000).

A diferencia del microdesgaste, los efectos del alimento son acumulativos, por lo que informa sobre la dieta regular del animal a largo plazo después de la lactancia. Los alimentos abrasivos, como los pastos, tienden a redondear y eliminar las cúspides, en tanto que una dieta de plantas más suaves tiende a mantenerlas puntiagudas y prominentes. Las variables empleadas en el método de mesodesgaste son el relieve oclusal (alto o bajo) y el contorno de las cúspides (aguda -*sharp* en inglés-, redondeada -*rounded* en inglés- o roma -*blunt* en inglés).

Aplicaciones en paleobiología

En el trabajo en el que proponen el método de mesodesgaste, Fortelius y Solounias (2000) utilizaron una muestra de especies de ungulados actuales (2200 individuos, pertenecientes a 64 especies) para examinar la estabilidad del mesodesgaste durante la ontogenia y aplicaron este método como prueba piloto a équidos y bóvidos fósiles. El análisis de mesodesgaste resolvió satisfactoriamente el caso de estudio propuesto, una sucesión de pastoreo de Serengeti (sabana Africana), y demostró ser superior al análisis de microdesgaste en dos casos de ungulados fósiles en los que se había inferido dieta previamente mediante este análisis y la reconstrucción de los músculos masticatorios. Según los autores, los beneficios de la aplicación del análisis de mesodesgaste en los fósiles serían: 1) permitir ubicar a las especies extintas en el espectro alimentario de las actuales (*i.e.*, clasificar las especies fósiles en categorías alimentarias de actuales) y 2) comparar directamente entre especies fósiles en términos de las propiedades físicas del alimento (*e.g.*, "la especie extinta X tenía una dieta que causaba menos desgaste general pero más abrasión que la dieta de la especie extinta Y").

Solounias *et al.* (2010) estudiaron microdesgaste en una muestra de 561 ungulados del Mioceno tardío de Pikermi y Samos (Grecia) y 809 actuales, con el objetivo de inferir sus adaptaciones alimentarias y evaluar la fauna de ungulados del Bioma Pikermi. Concluyeron que los taxones analizados estaban significativamente adaptados para una alimentación ramoneadora y mixta, estilos alimentarios más consistentes con un hábitat de monte que de sabana. Encontraron además que la riqueza específica y la diversidad de los ungulados de las faunas de Pikermi y Samos eran mayores que las de los ungulados actuales de las sabanas, montes y bosques africanos, y que sus dietas eran más similares a las de ungulados de los de montes de India y, hasta cierto punto, de África (Figura VIII.30).

Green (2009a) realizó estudios de microdesgaste en xenartros actuales (armadillos y perezosos). Debido a que los dientes de los xenartros carecen de esmalte, los análisis deben realizarse en la dentina (ortodentina), que es más dúctil que el esmalte y puede registrar la textura del microdesgaste de manera diferente. Posteriormente lo aplicó a xenartros extintos con el fin de elucidar la probable dieta (Green 2009b). Analizó 255 dientes pertenecientes a 20 especies de xenartros actuales (armadillos y perezosos).

El análisis discriminante permitió diferenciar perezosos folívoros arborícolas y frugívoros-folívoros entre sí y de los armadillos omnívoros-carnívoros fosoriales e insectívoros. A continuación analizó al perezoso del Pleistoceno de América del Norte, *Nothrotheriops shastensis*, encontrando que sus patrones de microdesgaste resultaron más comparables a los de los folívoros actuales (Figura VIII.31).

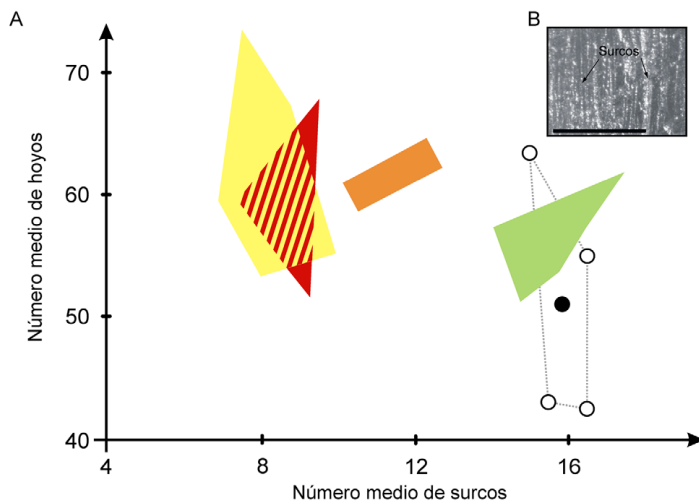
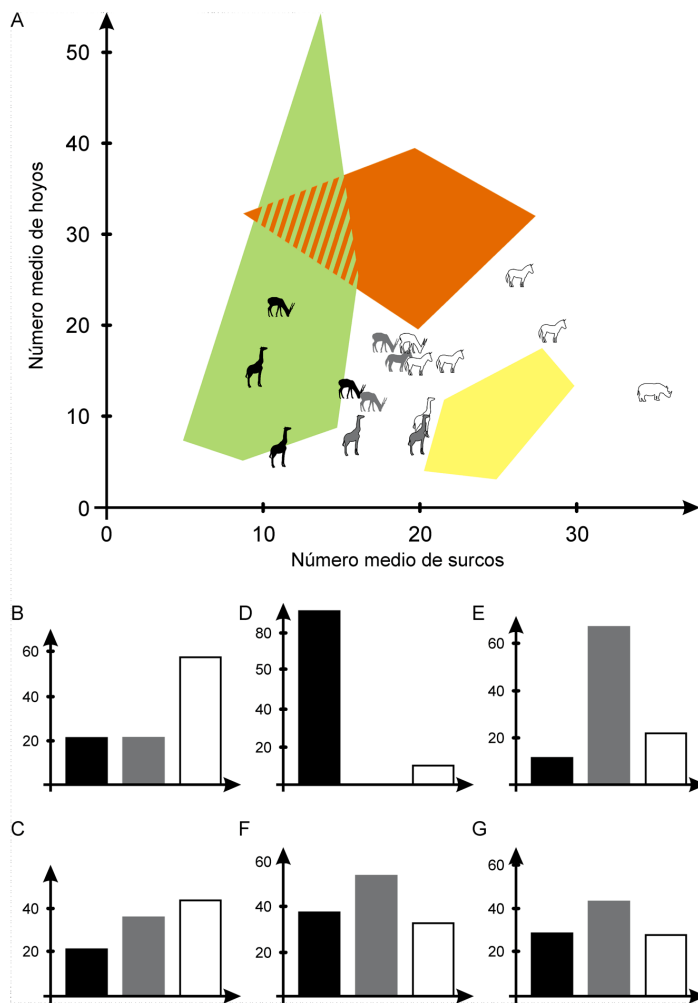


Figura VIII.30. A, Diagrama de dispersión del número promedio de hoyos (*pits* en inglés) versus número promedio de surcos o rayaduras (*scratches* en inglés) en ungulados vivos y representantes fósiles de Equidae, Rhinocerotidae, Giraffidae y Antilopini (ramoneadores en negro, de alimentación mixta en gris y pastadores en blanco) del Mioceno tardío de Pikermi y Samos (Grecia), a 35x aumentos. Los polígonos indican la distribución de los taxones actuales ramoneadores de hojas (verde), frugívoros (naranja), y pastadores (amarillo). B-G, comparación de porcentajes de taxones ramoneadores (negro), de alimentación mixta (gris) y pastadores (blanco) en algunos biomas actuales y en la fauna de ungulados de Pikermi y Samos. B, sabana de África; C, bosque de África; D, selva de África; E, bosque de India; F, Samos y G, Pikermi (excluyendo a *Hipparion*). Modificado de Solounias *et al.* (2010).

Figura VIII.31. Gráfico que representa el número promedio de hoyos versus número promedio de surcos en el perezoso terrestre pleistoceno *Nothrotheriops shastensis*, en relación a ecomorfos dietarios de xenartros actuales. Amarillo, insectívoros; rojo, carnívoro-omnívoros; naranja, frugívoro-folívoros; verde, folívoro; círculos blancos, especímenes de *N. shastensis*; círculo negro, promedio para la especie extinta. B, fotografía en bajo aumento de los patrones de microdesgaste en la dentina observados en *N. shastensis* (escala = 0,50 mm). Modificado de Green (2009b).

Bibliografía de referencia

- Chivers, D. J. y Langer, P. (1994). *The digestive system in mammals: food, form and function* (p. 400). New York: Cambridge University Press.
- Hildebrand, M. y Goslow, G. E. (2001). *Analysis of vertebrate structure* (p. 635). Wiley and Sons. 5^{ta} Ed.
- Lucas, P.W. (2004). *Dental functional morphology: how teeth work*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Maynard Smith, J. y Savage, R. J. G. (1959). "The mechanics of mammalian jaws". En *School Sciences Review*, 141 (289-301).
- Pough, F. H., Janis, C. M. y Heiser, J. B. (2013). *Vertebrate Life* (p. 720). Benjamin Cummings. 9^{na} Ed.
- Schwenk, K. (2000). *Feeding. Form, Function and Evolution in Tetrapod Vertebrates* (p. 537). San Diego: Academic Press.

Muchos paleontólogos entienden que la paleoecología es la disciplina que se ocupa de los fósiles como una herramienta para la reconstrucción de ambientes antiguos en los que estos vivieron, o se supone que vivieron; una visión más cercana a la geología que a la biología. En cambio, en su libro *Deciphering Earth History*, Gastaldo *et al.* (1996) aportaron una visión más prometedora, definiendo paleoecología, por extensión de la definición de ecología, como la investigación de los individuos, poblaciones y comunidades de organismos del pasado, sus interacciones con los cambios del entorno y las respuestas dinámicas a estos. Estos autores consideran a los ecosistemas modernos (un área física geográficamente definida con su complemento biológico) como una pequeña parte de los ecosistemas que han existido a lo largo de la historia geológica y un producto de las pruebas y tribulaciones a los que fueron sometidos los ecosistemas antiguos. Así, la perspectiva paleoecológica constituye una visión ampliada de la ecología, que considera cómo los organismos (sean individuos, poblaciones o comunidades) han respondido a factores abióticos y bióticos en intervalos de tiempo largos. La comprensión de la historia de estas asociaciones pasadas nos permite entender mejor cómo se configuró el presente y, eventualmente, prepararnos para el futuro.

Siguiendo con las analogías entre ecología y paleoecología, los estudios paleoecológicos pueden concentrarse en una sola especie (paleoautoecología) o en muchas especies (paleosinecología). Las investigaciones paleoautoecológicas comúnmente se refieren a las respuestas del organismo a su medio ambiente, las que pueden incluir adaptaciones morfológicas y fisiológicas que ayudan al organismo a cumplir con los requisitos mínimos para la supervivencia, rasgos de comportamiento del organismo adquiridos para explotar más eficientemente su entorno o el impacto del medio ambiente sobre el individuo. Puesto que los organismos suelen no funcionar como entes aislados sino como una parte de una población mayor de individuos que interactúan, los estudios de paleoecología de poblaciones también se encuentran dentro de los límites de la paleoautoecología. Algunos aspectos de las poblaciones fósiles son difíciles de evaluar a causa de la naturaleza fragmentaria del registro fósil y la promediación (pérdida de resolución temporal, *time-averaging* en inglés). Los estudios paleoautoecológicos se han centrado en la estructura y la evolución de las poblaciones del pasado, en lugar de en caracteres de esas poblaciones que pueden ayudar a interpretar paleoambientes. Los atributos de estas

poblaciones proporcionan información que refleja las adaptaciones orgánicas para la supervivencia dentro de las limitaciones abióticas (físicas) y bióticas (biológicas) impuestas durante su historia geológica.

Los estudios paleosinecológicos intentan evaluar el panorama más amplio que implican los ecosistemas (la biota total interactuando con su entorno abiótico) y los biomas (interacción de los climas regionales con componentes bióticos y abióticos que resulta en una gran unidad fácilmente reconocible). Las aproximaciones para investigar cada una de estas unidades ecológicas son similares, pero difiere la escala de la investigación. Las investigaciones paleosinecológicas se centran en describir, comprender e interpretar los organismos en el contexto de otros organismos coexistentes (biocenosis). La paleosinecología tiene que ver con las comunidades del pasado: asociaciones de organismos coexistentes preservados (tanatocenosis) dentro de un área determinada (generalmente se toma como un ambiente común). Las comunidades se diferencian utilizando varios criterios básicos: (1) características de composición taxonómica y estructura que separan el conjunto de otros en la escala de investigación, (2) homogeneidad interna, (3) límites geográficos fácilmente definibles y (4) la persistencia a través del tiempo y la repetición en la distribución geográfica.

Cabe aquí hacer una aclaración sobre la unidad de área de aplicación en paleoecología. En algunas circunstancias, y este libro es el caso, se hace referencia a la paleoecología de una formación geológica. Desde un punto de vista estrictamente geológico, las formaciones son cuerpos de roca con determinadas características, en tiempo presente. Los ambientes que aportaron y depositaron los sedimentos y los restos orgánicos pertenecen al pasado de ese cuerpo de roca, serían su parte histórica y formalmente no entran en la definición de formación que manejan los geólogos, por lo que se podría cuestionar la expresión "paleoecología de la formación tal...". En cambio, en las aproximaciones paleoecológicas se suele asumir que las formaciones son *proxies* (representantes) aceptables de los ambientes físicos que existieron en un área por cierto período de tiempo, incluyendo en el concepto de formación, aunque no esté formalizado, su parte histórica con toda su biota pasada.

La interpretación de los datos paleoecológicos, en el marco conceptual aquí definido, requiere un conocimiento práctico de biología e implica, en primera instancia, adhesión a los conceptos de parsimonia, uniformismo y analogía. La parsimonia, o simplicidad, un principio central de toda investigación científica, impone la elección de la explicación más parsimoniosa (más simple) para descifrar datos; entre dos o más alternativas (hipótesis) se selecciona aquella que implique menor cantidad de supuestos *ad hoc* para explicar las observaciones. El uniformismo se basa en el entendimiento de que los materiales, las condiciones y las tasas de procesos han permanecido relativamente constantes a través del tiempo. Este concepto ha jugado un papel importante en la interpretación de los datos paleoecológicos. La analogía (o actuopaleontología) involucra la aplicación de características de los organismos modernos a organismos antiguos. Este principio se puede aplicar a los individuos (en cuanto a forma y función), a la estructura de la comunidad (diversidad de especies, estructura organizativa y trófica) y a la dinámica de la población (respuesta a factores ambientales independientes del tiempo).

Ciertamente se puede, y se debe, utilizar el presente como una guía para el pasado, pero solo cuando estamos razonablemente seguros de que las formas extinguidas son muy similares morfológica, fisiológica y filogenéticamente a las formas existentes con las que comparamos. Sin embargo, muchos organismos extinguidos son muy diferentes de sus parientes cercanos o incluso pueden exhibir una morfología general no representada en la actualidad, por lo que se dice que no tienen análogos modernos. Un ejemplo entre los mamíferos (que trataremos más adelante) es el de los perezosos (*Xenarthra*, *Folivora*). Mientras las pocas especies actuales son animales arborícolas de menos de 10 kg, adaptados a desplazarse y permanecer largas horas suspendidos de las ramas con el dorso hacia abajo, la gran diversidad de taxones extinguidos supera en hasta tres órdenes de magnitud esa masa corporal y sus miembros son más parecidos a los de animales de otros linajes, como los osos hormigueros (*Xenarthra*, *Vermilingua*), wombats (*Marsupialia*, *Vombatidae*) o pangolines (*Pholidota*, *Manidae*), pero sus aparatos mandibulares y dietas son muy diferentes. Como consecuencia, las inferencias sobre su paleobiología no pueden basarse en una referencia actualista simplista a la biología de sus parientes más cercanos. En estos casos, si el uso de las formas modernas como elementos de comparación no está debidamente contextualizado, produce a menudo reconstrucciones sumamente insatisfactorias o desconcertantes. En estos casos, los paleontólogos pueden recurrir a otras herramientas, como utilizar análogos mecánicos no biológicos y aceptar razonamientos no basados en criterios de homología o parsimonia, o hipótesis *ad hoc* o con menor grado de soporte, pero con

valor heurístico. Siguiendo a Witmer (1995), muchas veces la evidencia morfológica es lo suficientemente fuerte para que hipótesis atractivas aunque no estrictamente soportadas por parsimonia u homología puedan ser aceptadas. En un ejemplo burdo, utilizar un oso en lugar de un perezoso viviente como análogo de un perezoso gigante del Pleistoceno puede implicar menos hipótesis *ad hoc* desde un punto de vista funcional, aunque implique más cantidad de hipótesis *ad hoc* desde un punto de vista filogenético (convergencia, en este caso).

RECONSTRUCCIONES PALEOECOLÓGICAS

Ciertamente las interpretaciones paleoecológicas deben considerar las relaciones entre los organismos y su medio ambiente y las relaciones de los organismos entre sí. Así, los factores ambientales que influyen en cualquier organismo pueden ser abióticos (factores no vivientes) o bióticos (factores que involucran a otras entidades vivientes). Las influencias abióticas pueden ser químicas o físicas e incluyen el agua, la luz (particularmente para la fotosíntesis y la síntesis de otros compuestos en plantas y animales), la temperatura, los gases atmosféricos, los productos químicos en solución en las corrientes de aire y agua, la gravedad, la presión y la naturaleza del medio o superficie en/sobre el/la cual plantas y animales habitan o se mueven. Los organismos son capaces de sobrevivir dentro de un rango de tolerancia para cada uno de estos parámetros. Los factores bióticos que influyen en la supervivencia de cualquier organismo son evidentes por sí mismos, tales como las diversas relaciones entre los organismos y las adaptaciones conductuales y funcionales.

De acuerdo con lo que se discutió más arriba, la aplicación del protocolo para estudios paleobiológicos que describimos en el Capítulo I nos permite realizar reconstrucciones paleoautoecológicas considerando fundamentalmente los factores bióticos. Para ello, se puede recurrir a las tres disciplinas interrelacionadas, la morfología funcional, la biomecánica y la ecomorfología, que hemos tratado en detalle en capítulos previos. Otra disciplina que está creciendo en los últimos tiempos es la paleohistología.

Existen otras aproximaciones metodológicas con mayor consideración de los factores abióticos, que contribuyen a generar reconstrucciones paleoecológicas más completas, tendientes a conformar una visión paleosinecológica. Algunas de ellas son la tafonomía, la icnología y la paleontología isotópica.

Paleohistología

El proceso de fosilización puede preservar no solo la forma externa de los tejidos duros, sino también la estructura microscópica interna. La paleohistología examina, mediante cortes de sección delgada, restos fósiles como hueso, tendón osificado, cáscara de huevo y dientes (Figura IX.1). El corte del material combina metodologías de petrografía, metalurgia e histología ósea. Se utiliza luz transmitida con campo claro o de polarización. El proceso estándar (Lamm, 2007) se inicia con un trabajo preliminar de fotografiado, medición y dibujo. La muestra original se incrusta al vacío en resina y del bloque se cortan secciones delgadas (de <1,0-2,0 mm de espesor) con sierras circulares provistas de cuchillas con filo de diamante. La oblea preparada se pega con pegamento/resina epoxi a una placa de vidrio esmerilado. Esta sección montada se muele y se pule hasta alcanzar un grosor final de 50-250 micras.

La paleohistología puede brindar información sobre fisiología, crecimiento, patologías, anatomía funcional y comportamiento de los animales extinguidos (Lamm, 2007). Algunos ejemplos de inferencias paleobiológicas realizadas en dinosaurios mediante estudios paleohistológicos son: dinámica del crecimiento y rasgos fisiológicos en una población con individuos de varias clases etarias (Horner *et al.*, 2000), cálculo de la edad aproximada y etapa de desarrollo del animal utilizando las líneas de crecimiento combinadas con métodos para retrocalcular hueso remodelado (Horner y Padian, 2004), maduración sexual precoz (Cerdeira y Chinsamy, 2012), huesos que muestran reacciones patológicas a lesiones y enfermedades (Hanna, 2002), prevalencia de fibras de Sharpey en cráneos que sugieren una cubierta exoesquelética de la cúpula frontoparietal (Goodwin y Horner, 2004), cartílago muy calcificado en los extremos de los huesos largos de juveniles en nidos implicando falta de locomoción, así como la necesidad de cuidado parental (Horner *et al.*, 2001) y la conductancia de vapor de agua en cáscaras de huevos (Grellet-Tinner *et al.*, 2012). La paleohistología también se ha aplicado a reptiles

marinos mesozoicos, por ejemplo en estudios de variación ontogenética en ictiosaurios (Talevi *et al.*, 2012), sobre la densidad ósea relativa entre distintas especies y su implicancia en el modo de vida y nado de los ictiosaurios (Talevi y Fernández, 2012) y la comparación entre el grado de remodelación ósea entre distintos elementos de un mismo esqueleto (lo que da una idea del uso de determinado elemento o de alguna de sus partes, Talevi y Fernández, 2015).

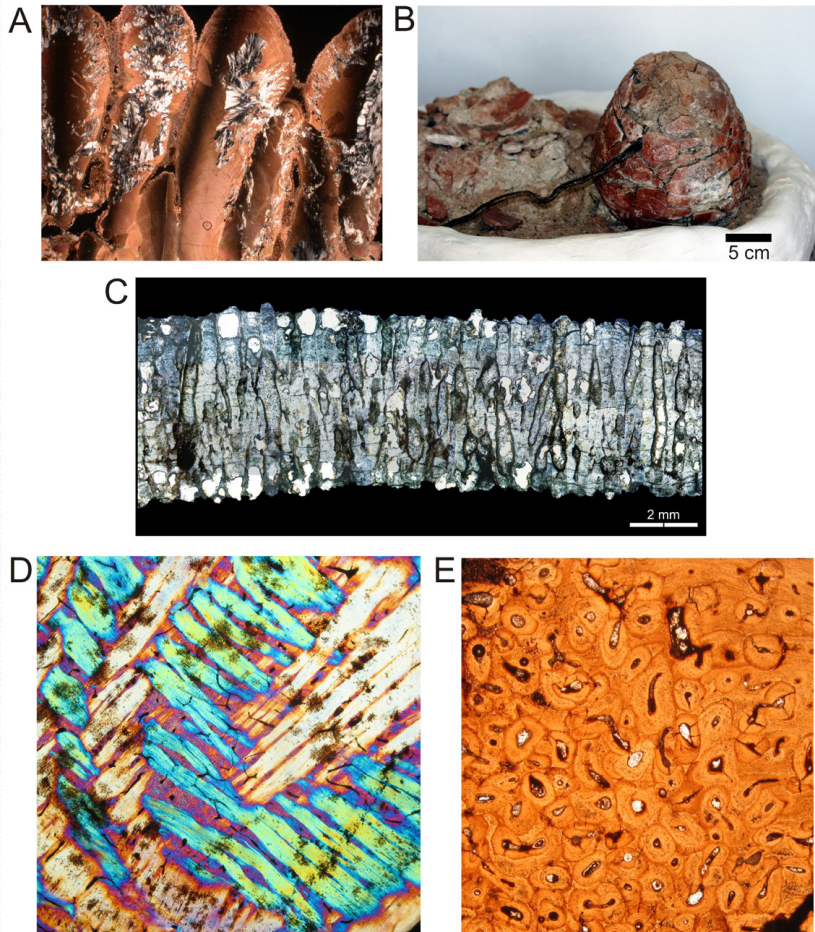


Figura IX.1. Paleohistología. A, vista microscópica de un corte de cáscara de huevo del tipo faveololito. Pertenece a huevos esféricos de unos 20 cm de diámetro, asignados a dinosaurios saurópodos (imágenes cortesía de Mariella Fernández); B, huevo de dinosaurio saurópodo proveniente del sitio hidrotermal cretácico de Sanagasta (provincia de la Rioja, Argentina), lugar de nidificación colonial que permitió confirmar por un lado la fidelidad al nido por períodos prolongados de tiempo y por otro una relación simbiótica entre las nidadas y el ambiente hidrotermal peculiar que favoreció la incubación (Grellet-Tinner y Fiorelli, 2010); C, vista microscópica de luz transmitida de una sección radial de una cáscara de huevo del sitio de Sanagasta (imágenes cortesía de Lucas Fiorelli); D, corte de osteodermo del dinosaurio titanosaurio acorazado *Saltasaurus loricatus* de Argentina; E, corte histológico del fémur de un dinosaurio saurópodomorfo basal del Triásico de Argentina donde se observa el tejido óseo haversiano denso (imágenes cortesía de Ignacio A. Cerda).

Tafonomía

En 1940, consciente de que la mayor dificultad en las reconstrucciones paleontológicas era el carácter inconexo e incompleto del material y la causalidad de su preservación en la roca, el paleontólogo ruso Iván Antónovich Efremov (1908-1972; Figura IX.2) desarrolló el esbozo de una nueva rama de la paleontología. Esta debía tratar la transición (en todos sus detalles) de los restos animales de la biosfera a la litosfera, es decir, el estudio de un proceso cuyo resultado final es que los organismos se separen totalmente de la biosfera y, habiéndose fosilizado, pasen a formar parte de la litosfera (Efremov, 1940). Este autor sostenía que en la insoluble unidad de análisis geológico-biológico está la clave de los problemas más importantes de la paleontología, que no se podían determinar por los métodos habituales. Propuso para esta nueva rama el nombre tafonomía.

La tafonomía, del griego *taphos* (la muerte), se ocupa de los procesos responsables de que un organismo pase a formar parte del registro fósil y cómo estos procesos influyen en la conservación de la información en ese registro (Gastaldo *et al.*, 1996). Discusiones recientes sobre el uso del término implican que la tafonomía está típicamente concebida como los



Figura IX.2. Iván Antónovich Efremov (1908-1972). Paleontólogo ruso nacido cerca de San Petersburgo. Definió la tafonomía como una nueva rama de la paleontología. Reconocido escritor, fue derivando sus divulgaciones científicas en novelas de ciencia ficción. Dirigió varias expediciones paleontológicas al Desierto de Gobi, a importantes yacimientos del Cretácico Superior con fósiles de dinosaurios. Las expediciones le sirvieron también de inspiración para alguno de sus relatos de ficción (Imagen del Borissiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences; cortesía de Sergey Rozhnov).

procesos que convierten uno o más organismos en objetos de interés para paleobiólogos. Estos objetos pueden ser los restos micro y macroscópicos de plantas o animales, su condición con respecto a una gran cantidad de variables y sus ubicaciones, orientaciones, distribuciones y asociaciones. De acuerdo con Lyman (2010), los tafónomos se concentran en la búsqueda de respuesta a las preguntas ¿son los restos diferentes de cuando eran parte de un organismo vivo? y, en caso afirmativo, ¿en qué se diferencian?, ¿qué indican estas similitudes y diferencias acerca de la paleobiología y la paleoecología?

Los procesos tafonómicos incluyen eventos que afectaron al organismo durante el final de su vida, la transferencia de ese organismo (o una parte de él) del mundo viviente (biosfera) al registro sedimentario (litosfera) y las interacciones físicas y químicas que afectan al organismo desde que queda sepultado hasta el momento en que es recogido en el campo. Antes de que esto ocurra, los organismos deben pasar con éxito a través de tres etapas distintas y separadas (Figura IX.3).

La primera etapa, la necrobiosis, implica la muerte o la pérdida de una parte del organismo. Esta etapa involucra los acontecimientos ocurridos al organismo o parte de él durante la agonía y la muerte. Aunque generalmente los organismos mueren antes de pasar a la siguiente fase, la mayoría de las plantas no tienen que hacerlo para contribuir con una o más de sus partes al registro fósil. Entre los animales, muchos organismos se desprenden de o dejan partes en el ambiente sin que se produzca la muerte del individuo (mudas del tegumento completo o partes de él, como escamas, pelos y plumas; recambio dentario; cáscaras de huevos; etc.).

La segunda etapa, la bioestratinomia, incluye todas las interacciones que sufre el resto orgánico implicadas en su traslado desde el mundo viviente al mundo inorgánico (finalizando con el sepultamiento final). Además de las características externas e internas del fósil, a menudo se preservan detalles menos obvios que registran lo que pasó con el organismo (o una parte) antes de convertirse en un fósil. El estudio de estos detalles permite entender el modo en que ocurrió la muerte o desprendimiento del órgano (necrobiosis), los procesos biológicos que pueden haber modificado los restos antes del sepultamiento (por ejemplo, descomposición, desarticulación, fragmentación, alteración química, carroñeo), la respuesta de la pieza al transporte (por animales, el agua y/o viento) y la cantidad de tiempo que el organismo permaneció en el medio ambiente antes de que fuera finalmente enterrado (denominado tiempo de residencia). Deben existir condiciones químicas y físicas muy específicas en el ambiente de sepultamiento para permitir la preservación de la materia orgánica en una forma reconocible. Los procesos biológicos (por ejemplo, enzimáticos y bacterianos) y químicos (por ejemplo, disolución y recristalización) deben estar minimizados para que la preservación se produzca.

El sepultamiento puede ser autóctono cuando los restos se sepultan en el mismo ambiente donde vivieron, parautóctono cuando lo hacen en otro vinculado al del sepultamiento definitivo y alóctono cuando quedan soterrados en un ambiente completamente alejado del original donde vivieron. A diferencia de la tanatocenosis, constituida por organismos que murieron en el mismo lugar, la tafocenosis puede incluir restos orgánicos provenientes de otros ambientes. La biofábrica es la orientación espacial primaria de los componentes de origen biológico de un sedimento; refleja las condiciones dinámicas en el momento de la depositación permitiendo hacer reconstrucciones paleoambientales.

Completado el enterramiento ocurre la tercera fase, la diagénesis (llamada también diagénesis del fósil o fósil-diagénesis), que involucra a todos los procesos responsables de la litificación de los sedimentos y las interacciones químicas con el agua residente entre los clastos (llamada agua poral). Estos son los cambios que experimentan los depósitos sedimentarios antes de convertirse en rocas; comúnmente incluyen cementación, recristalización, reemplazo, disolución y compactación. Estos procesos, frecuentemente de larga duración, afectan a los restos orgánicos contenidos en los sedimentos y constituyen los principales modeladores de los fósiles. Los procesos de fosilización (a veces llamados fósil-diagénesis para diferenciarlos de la diagénesis general) parecen ser sitio-específicos con respecto a los ambientes de depositación. Pocos ensambles fósiles son exactamente idénticos, especialmente con respecto a la forma en que se formaron, pero existen patrones generales. La comprensión de las características del ensamble tafonómico dentro de un contexto ambiental permite una interpretación más precisa del registro fósil.

Un ejemplo de análisis bioestratigráfico es el reporte de abundantes marcas de mordeduras y lesiones en un crocodiliforme peirosáurido del Cretácico Superior del norte de Patagonia (Fiorelli, 2010). El espécimen presenta marcas en todas las partes preservadas, con una alta concentración de perforaciones y roturas en la región caudal. El autor concluyó que representan mordeduras hechas por un depredador y no el resultado de peleas intraespecíficas (Figura IX.4).

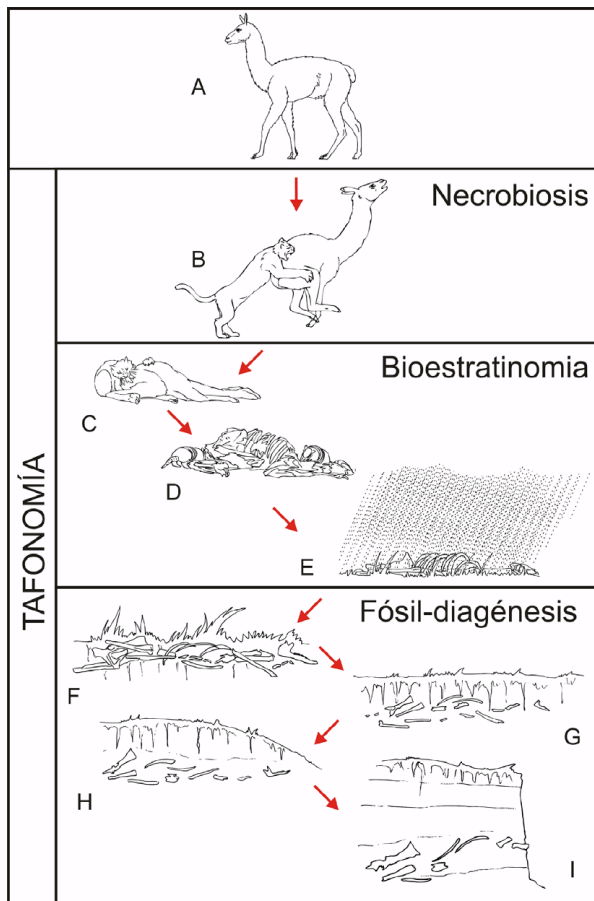


Figura IX.3. Etapas de los procesos tafonómicos, ejemplificado en un guanaco (A). Durante la necrobiosis, parte o la totalidad del organismo se convierte en un resto biogénico, en este caso mediante la depredación (B). Durante la bioestratinomia, los restos biogénicos sufren desarticulación, fragmentación y otras alteraciones producto de la actividad de depredadores (C), carroñeros y descomponedores (D) y la exposición al clima (E). A partir del sepultamiento final (F), comienzan los procesos fósil-diagenéticos, durante los cuales los restos sufren alteración química y física, que culminan con su recolección en el yacimiento fosilífero. Modificado de Shipman (1981).

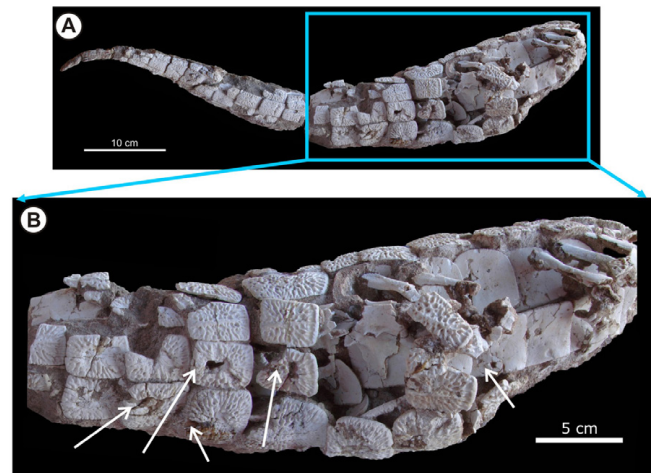


Figura IX.4. Marcas de depredación en un crocodiliforme peirosáurido del Cretácico Superior de Neuquén. Casi todos los elementos preservados de este espécimen muestran claros signos de lesiones y marcas de mordeduras producidas principalmente en los osteodermos y vértebras de la sección caudal. El análisis tafonómico y del contexto faunístico indica que el probable depredador de este cocodrilo peirosáurido de tres metros de longitud, pudo haber sido otro crocodiliforme más grande o un dinosaurio terópodo (Fiorelli, 2010). A, región caudal muy completa; B, detalle de cola articulada que muestra varias marcas de mordida (perforaciones) y otras lesiones (flechas blancas). Imágenes cortesía de Lucas Fiorelli.

Montalvo *et al.* (2008) realizaron un análisis tafonómico de un ensamble de restos de vertebrados de la Formación Cerro Azul (Mioceno Tardío, provincia de La Pampa, Argentina). La roca portadora se interpretó como un depósito de loess (sedimento de origen eólico) con dos paleosuelos similares y muy poco desarrollados. La muestra, colectada en un área de 48.000 m², contenía 5598 restos que incluían microvertebrados y macromamíferos. La mayoría de los restos eran de tamaño pequeño a muy pequeño, muy fragmentados y desarticulados. Los autores infirieron dos historias tafonómicas diferentes. La asociación de microvertebrados sería resultado de actividades de depredación (bioestratinomia); luego de un breve periodo de exposición pre-enterramiento, los restos fueron dispersados de su área de depositación original. Con respecto a los macromamíferos, se interpretó que hubo un proceso de mortandad natural y gradual (bioestratinomia), seguido de un largo período de exposición a la meteorización y dispersión por agentes físicos. Una vez sepultados los restos de ambos grupos, sufrieron los procesos diagenéticos dentro de la roca portadora. En síntesis, esta asociación faunística representaría un ensamble condensado correspondiente a dos períodos de tiempo distintos: la acumulación de microvertebrados tuvo lugar en un intervalo corto de tiempo, mientras que la de macromamíferos ocurrió durante un periodo más largo, coincidente con el desarrollo de los dos suelos.

Iconología

La iconología, del griego *ichnos* (huella, pista o rastro) es el estudio de los productos (trazas) del comportamiento de los organismos (Bromley, 1996; Hasiotis, 2007). Comprende la neoiconología, el estudio de los organismos modernos productores de trazas, sus huellas y el comportamiento, y la paleoiconología, que se ocupa de las trazas fósiles (Figura IX.5). Esta, incluye la descripción, interpretación y clasificación de las trazas de los microbios, plantas, invertebrados y vertebrados fósiles y de su distribución (Miller, 2007). Las trazas modernas y fósiles se pueden utilizar para interpretar los controles biofísicoquímicos de un entorno, como la consistencia del medio, la energía de depositación, la velocidad de sedimentación, la disponibilidad de nutrientes, la salinidad, el contenido de oxígeno de la atmósfera, de sedimento o agua de los poros y el grado de turbidez del agua (Hasiotis, 2007; Hasiotis *et al.*, 2007). Una traza fósil es el producto de un organismo que interactúa con el ambiente generando una estructura física tridimensional. Las trazas fósiles pueden preservar información del comportamiento de un organismo y se clasifican en general como de reposo, locomoción, vivienda, alimentación, escape, pastoreo, agricultura o de usos múltiples. Si bien esta clasificación se desarrolló inicialmente para invertebrados marinos, conceptualmente puede expandirse sin dificultades a los vertebrados.

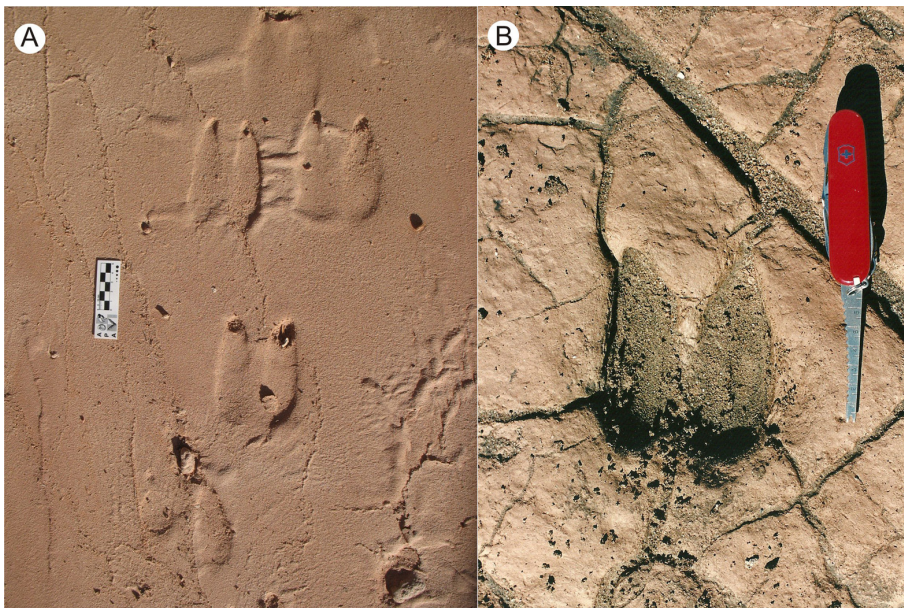


Figura IX.5. Neoiconología y paleoiconología. A, pisadas de guanacos actuales (*Lama guanicoe*). Fotos tomadas en el Parque Nacional Talampaya, La Rioja, cortesía de Verónica Krapovickas; B, huella de un camélido extinto de gran talla, *Megalamaichnum tulipensis*, registrada en el yacimiento icnológico de Pehuén Co, provincia de Buenos Aires (Aramayo y Manera de Bianco, 1987; foto de los autores SFV y MSB).

En un sentido estricto, las inferencias resultantes de enfoques morfofuncionales que hemos aplicado a los vertebrados fósiles son difíciles o imposibles de verificar al no poder observar el comportamiento en los fósiles. Pero de tanto en tanto la icnología aporta evidencia indirecta sobre ese comportamiento. Por ejemplo, huellas atribuibles a taxones en estudio pueden ofrecer una herramienta para probar o generar hipótesis funcionales sobre la utilización del sustrato, como estilos de marcha y otros comportamientos particulares como excavación y rascado. También sirven como variable de cálculo para el tamaño del organismo productor.

En la mayoría de los casos, huellas y huesos de vertebrados no están asociados en las mismas unidades estratigráficas o facies. Así, las huellas se convierten en la principal fuente para el registro de la presencia del organismo productor en esos niveles. Dado que normalmente se conservan *in situ* en las facies donde fueron producidas, las huellas fósiles implican márgenes de errores temporales y espaciales muy reducidos para el análisis de la composición taxonómica y la distribución faunística y una estrecha relación con los entornos en los que vivieron los productores. Por lo tanto, las huellas fósiles son herramientas útiles para el análisis y las interpretaciones paleoambientales y de paleocomunidades.

También en la icnología, la paleoecología puede verse desde dos perspectivas. Una es la de reconstruir parámetros ambientales como la consistencia del sustrato, clima, suministro de nutrientes, topografía (litorales, barras fluviales expuestas, etc.), saturación de agua, energía de la corriente, salinidad, oxigenación, velocidad de sedimentación, luz, temperatura, entre otros. La otra es entender los aspectos de la paleoautoecología de las distintas especies que permiten reconstruir la paleosinecología (Falcon-Lang *et al.*, 2007; Krapovickas *et al.*, 2009; Minter y Braddy, 2009; Wilson *et al.*, 2009; Kubo, 2011). Ambos enfoques han sido escasamente aplicados en icno-ensambles de América del Sur.

Krapovickas *et al.* (2009) utilizaron huellas fósiles para inferir las características de paleoambientes de la Formación Toro Negro (Mioceno-Plioceno Temprano). La fauna de tetrápodos del intervalo inferior de esta formación, revelada por sus huellas, sugiere un ambiente abierto, posiblemente relacionado con un clima árido o semiárido estacional, asociado con zonas boscosas cercanas (Figura IX.6).

Manera de Bianco y Aramayo (2004) estudiaron la tafonomía del sitio icnológico de Pehuen-Có (Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano, provincia de Buenos Aires) considerando la asociación de huellas, la calidad de preservación, los productores y el sustrato. Encontraron que las fangolitas sin fisuras u ondulitas presentan la mejor calidad de conservación (Figura IX.7), lo que refleja un potencial de preservación diferencial relacionado con la proximidad al cuerpo de agua de la llanura de inundación.



Figura IX.6. Reconstrucción del paisaje del Mioceno (Formación Toro Negro) de Vinchina, Provincia de La Rioja (tomado de Krapovickas, 2010). La interpretación de los paleoambientes fue realizada por Ciccioli (2008); las trazas fósiles de invertebrados y vertebrados fueron estudiadas por Krapovickas (2010), quien efectuó inferencias sobre sus productores. Entre los mamíferos y aves se registran huellas atribuibles a litopternos proterotéridos (primer plano a la derecha), roedores de mediano tamaño, similares a cavidos (a la izquierda), perezosos terrestres de mediano tamaño y aves cursoriales (a la derecha, al fondo). Cortesía de Verónica Krapovickas. Artista: Boris Budiša.



Figura IX.7. Yacimiento icnológico de Pehuen-Có, ubicado en la costa sudeste de la provincia de Buenos Aires. A, vista parcial del sitio, en la plataforma de abrasión costera. El Prof. McNeill Alexander y la Dra. M. Susana Bargo tomando medidas sobre una rastrillada de huellas de camélidos; B, detalle de dos icnitas de un camélido; C, icnitas de ave; D, dos icnitas de gliptodonte. Fotos de los autores (SFV y MSB).

La mayoría de los estudios paleoautoecológicos basados en icnología son análisis cualitativos o biomecánicos del estilo de locomoción u otros usos del sustrato por los productores. Casamiquela (1974) analizó el icnofósil *Megatherichnum oportoi*, atribuible a un megaterio, concluyendo que la ausencia de huellas de manos refleja una locomoción bípeda, de acuerdo con muchas características del esqueleto de los megaterios. Casinos (1996) estudió la biomecánica de la locomoción de *Megatherium americanum* del Pleistoceno por medio de la estimación de la masa corporal y el uso de mediciones de varios rastros originalmente asignados a megaterios (Freguelli, 1950; Bonaparte, 1965; Casamiquela, 1974, 1983; Aramayo y Manera de Bianco, 1987). Casinos calculó diferentes parámetros mecánicos como la velocidad, el número de Froude, los indicadores de capacidad atlética y los movimientos de flexión y resistencia de la columna vertebral en posturas bípeda y cuadrúpeda. Aunque no pudo discernir si *Megatherium* estaba mejor preparado para uno u otro tipo de postura durante la locomoción, los resultados indicaron que se desplazaba caminando a baja velocidad.

Por su parte, estudiando las huellas del sitio de Pehuen-Có atribuibles a un megaterio, referidas como *Neomegatherichnum pehuencoensis* (Figura IX.8), Blanco y Czerwonogora (2003) reevaluaron las capacidades de locomoción de *Megatherium americanum*. Estos autores desarrollaron un modelo geométrico para calcular el porcentaje de peso corporal soportado por cada par de extremidades para estimar la presión que debería haber ejercido sobre el terreno y calcularon la velocidad de locomoción siguiendo a Alexander (1976). Su conclusión fue que *Megatherium* caminaba lentamente como una estrategia para minimizar los costos de transporte y para soportar mejor los grandes momentos de flexión laterales que ocurren durante la caminata bípeda.

Otro tipo de traza fósil frecuente son las paleocuevas, con o sin relleno y de variadas dimensiones, que han sido atribuidas a la actividad de vertebrados. Estas estructuras biogénicas pueden aportar información sobre comportamientos particulares del organismo productor. Vizcaíno *et al.* (2001) reportaron paleocuevas en depósitos del Pleistoceno de la zona costera de la provincia de Buenos Aires, las que fueron atribuidas a la actividad de mamíferos extinguidos sobre la base de sus rasgos morfológicos, los límites transgresivos con relación a las unidades sedimentarias y la presencia de marcas de garras en las paredes y techo. Los diámetros variaban entre 0,80 y 1,80 metros y el ancho generalmente superaba al alto. Algunas de estas paleocuevas fueron atribuidas previamente a grandes armadillos pleistocenos, como *Propraopus*, *Eutatus* y *Pampatherium*. Vizcaíno *et al.* (2001) propusieron que algunos perezosos terrestres, *i.e.*, *Scelidotherium* y *Glossotherium* (Mylodontidae), podrían ser los posibles constructores de las estructuras de mayor diámetro. Por un lado, los diámetros similares de las paleocuevas y los perezosos apoyan esta propuesta (Figura IX.9). Por otro, estudios anatómicos, alométricos y biomecánicos de los miembros de estos perezosos (Bargo *et al.*, 2000) indicaron que estaban bien diseñados/preparados para excavar. Finalmente, la figura de algunas marcas de garras preservadas en las paredes de las cuevas coincide con la forma del esqueleto de la mano.



Figura IX.8. Yacimiento icnológico de Pehuen-Có, sudeste de la provincia de Buenos Aires. A, secuencia de icnitas (rastrillada) de un megaterio, asignadas a *Neomegatherichnum pehuencoensis* (Aramayo y Manera de Bianco, 1987); Sergio Vizcaíno en primer plano; B, detalle de una Huella del pie izquierdo de *Megatherium*. Fotos de los autores (SFV y MSB).

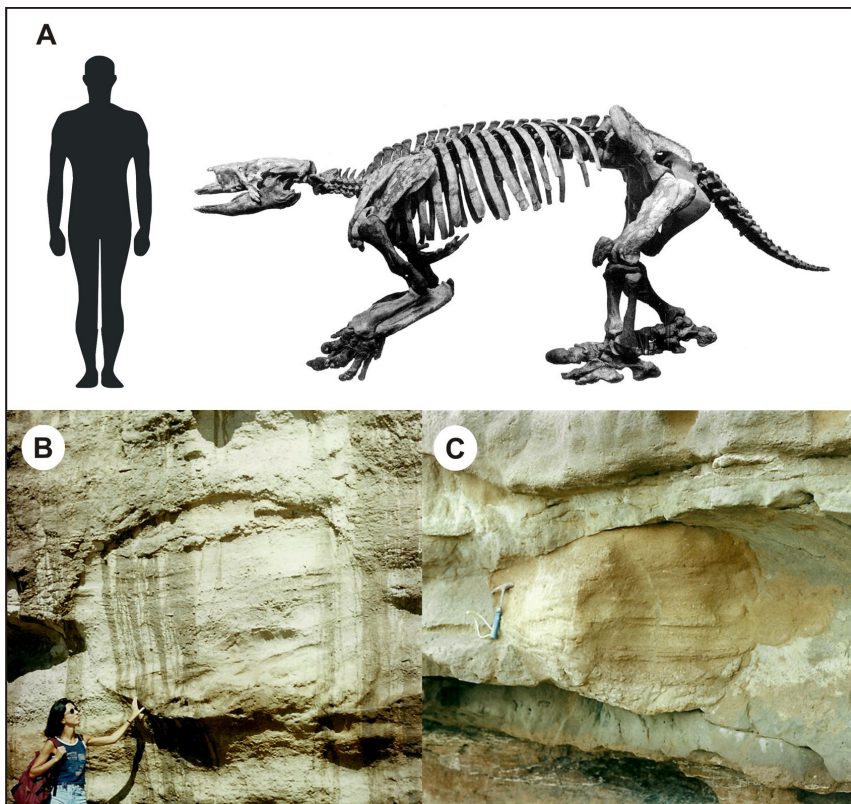


Figura IX.9. Paleocuevas: estructuras biogénicas atribuidas a la actividad de vertebrados. A, esqueleto del perezoso terrestre *Scelidotherium* (tomado de Lydekker, 1894), uno de los potenciales productores de paleocuevas registradas en afloramientos del Pleistoceno de la provincia de Buenos Aires según Vizcaíno *et al.* (2001); B, paleocueva en los acantilados costeros al norte de Mar del Plata; C, paleocueva más pequeña, en barrancas al sur de la misma localidad. Fotos de los autores (SFV y MSB).

Paleontología isotópica

La paleontología isotópica utiliza la composición isotópica de los restos fósiles de organismos para hacer inferencias sobre el entorno físico en el que estos se desarrollaron y obtener información sobre diversas variables biológicas.

Los isótopos (raíz griega isos “igual”) son un tipo particular de nucleidos, variantes de un elemento químico que tienen el mismo número de protones y las mismas propiedades químicas, pero se diferencian en su masa atómica debido al diferente número de neutrones en el núcleo. En muy pocos casos, por ejemplo el protio y el deuterio (isótopos de hidrógeno), el efecto de la relación entre neutrones y protones es suficiente como para cambiar las propiedades químicas (Urey, 1947). Los isótopos difieren en sus propiedades termodinámicas, los tiempos de desintegración radiactiva y vida media. Cuando los radioisótopos de un elemento se desintegran (o decaen) emiten radioactividad y decaen en otro isótopo hijo. Este proceso se repite sucesivamente en una cadena de desintegración hasta que se alcanza su contraparte no radioactiva (no necesariamente del mismo elemento), los isótopos “estables”. Los elementos se encuentran en el medio ambiente natural en varias formas isotópicas. Solamente las proporciones de los isótopos estables (es decir que no decaen) no cambian con el tiempo. Por ejemplo, el carbono existe en la naturaleza bajo las formas de isótopos radiactivos ^{10}C , ^{11}C y ^{14}C y los mucho más abundantes ^{12}C y ^{13}C (de estos el ^{12}C constituye el 98,99% de carbono estable y ^{13}C el restante 1,11%). El oxígeno produce los isótopos estables ^{16}O y ^{18}O y el inestable ^{17}O .

Los análisis de isótopos estables de material fósil son cada vez más importantes para la recopilación de información sobre la dieta y el medio ambiente de especies extinguidas en ecosistemas terrestres y acuáticos. Los beneficios de estos análisis derivan de la señal geoquímica que el ambiente en el que vive un animal deja en sus tejidos, especialmente en huesos y dientes. Estudios realizados en mamíferos actuales revelan que la composición de isótopos estables de los diferentes elementos ligeros (hidrógeno, nitrógeno, carbono, oxígeno y azufre) e incluso unos pocos elementos pesados (calcio y estroncio) sirven como marcadores de información ecológica y fisiológica; de manera similar muchos de estos pueden aplicarse al estudio de los mamíferos extinguidos (Clementz, 2012). Por ejemplo, la composición isotópica de

carbono en los tejidos de un animal revela de qué se alimenta, mientras que las composiciones isotópicas de oxígeno de los carbonatos y fosfatos en huesos y dientes son controladas principalmente por la del agua superficial que el animal bebe o la del agua presente en los alimentos que ingiere. Estos indicadores isotópicos estables para la dieta y hábitat son independientes de las inferencias basadas en caracteres morfológicos, por lo que proveen un medio para probar las interpretaciones ecológicas realizadas a partir de la forma de los restos fósiles. Por lo tanto, cuando se dispone de especímenes bien conservados, cualquier estudio de alimentación de las especies fósiles debería considerar seriamente la inclusión de este enfoque (Clementz, 2012).

Los isótopos pueden utilizarse en paleobiología y paleoecología de dos formas generales. Debido a las diferencias sutiles de masa, los isótopos de elementos ligeros (por ejemplo, H, B, C, N, O, S) están generalmente ordenados por procesos químicos, físicos y biológicos. Las variaciones en las relaciones isotópicas producidas por este patrón se pueden utilizar para controlar la magnitud y velocidad de estos procesos. Por ejemplo, las diferencias en los procesos asociados a la fijación de carbono producen una gran diferencia en la composición de isótopos de carbono entre plantas que utilizan la ruta fotosintética C3 *versus* C4. Se pueden usar diferencias isotópicas naturales entre las sustancias para rastrear su flujo a través de los sistemas biológicos. Un ejemplo sencillo de este enfoque es el uso de isótopos de carbono en los tejidos de los vertebrados para realizar un seguimiento de la proporción de plantas C4 (gramíneas de clima cálido) frente a las plantas C3 (pastos de clima fresco, arbustos y árboles) en sus dietas. Además, las plantas C4 se diferencian de las plantas C3 en el contenido de proteína, digestibilidad y los niveles de defensa de los metabolitos secundarios.

Siguiendo el principio de correlación entre forma y función, en muchos estudios se infieren variables biológicas de especies extinguidas mediante el estudio de una morfología promedio. En la mayoría de ellos se trata la paleobiología de los organismos de la misma especie como equivalente. Sin embargo, los diferentes individuos de una población o especie tienen diferentes comportamientos, hábitats e historias que influyen poderosamente en los procesos ecológicos y evolutivos (Koch, 1998). Un claro ejemplo de cambios biológicos estacionales fue registrado en mastodontes (Koch *et al.*, 1989). La composición isotópica del oxígeno presente en el agua de precipitación varía estacionalmente con la temperatura y los mastodontes reflejan este cambio estacional en las láminas de crecimiento de sus colmillos. Además hay evidencias de que algunos individuos fueron faenados por humanos. Mediante el seguimiento de las oscilaciones isotópicas en las láminas de crecimiento se demostró que los individuos faenados tendían a morir masacrados a fines de otoño, mientras que los no descuartizados por humanos murieron a fines del invierno/principios de la primavera, sugiriendo que diferentes procesos (caza frente a la muerte natural) fueron los responsables de la mortalidad.

Los isótopos de nitrógeno proveen otro ejemplo. Diferencias en proporciones de estos isótopos en los huesos y dientes proporcionan un monitor de las diferencias en la cantidad de proteínas animales en la dieta (carne) ya que se enriquecen a niveles más altos en las cadenas tróficas. Asimismo, en el caso de los mamíferos (incluyendo humanos), los lactantes presentan niveles de isótopos de nitrógeno equivalentes a los de los carnívoros por la presencia de proteínas maternas en la leche, por lo que si no se los identifica como juveniles lactantes, aparentarían formar parte de un nivel trófico más alto que sus padres.

En el siguiente nivel en la jerarquía taxonómica, los estudios isotópicos se han utilizado para caracterizar aspectos de la biología y la ecología de las especies enteras. Por ejemplo, utilizando isótopos de oxígeno, Barrick *et al.* (1996) evaluaron si varias especies de dinosaurios eran homeotermas o heterotermas. Recientemente se utilizó la composición de isótopos de oxígeno en los dientes de reptiles marinos mesozoicos para evaluar sus estrategias de regulación térmica (Bernard *et al.*, 2010).

La geoquímica de isótopos de vertebrados también permitiría inferir la estructura de ecosistemas terrestres y sus procesos y cómo estas características cambian a través de la historia de la tierra. En muchos sitios paleontológicos de los estados de Texas y Florida (EEUU) se han encontrado organismos concurrentes con dietas que se excluyen mutuamente, ya sea 100% pastos C4 o 100% árboles y arbustos C3. Si estos depósitos pueden ser considerados una instantánea ecológica, los datos isotópicos indican que habría existido un mosaico de vegetación a una escala de distancia característica del área de acción de esos animales. Alternativamente, si estos depósitos promedian más de miles de años, se podría estar documentando el paso de un ecotono sobre la región (Koch *et al.*, 1998).

Aplicaciones en paleobiología

En esta sección presentamos tres ejemplos que ilustran la aplicación del uso de isótopos a la comprensión de la ecología de animales extinguidos, en este caso, aplicados a proboscídeos extintos del Hemisferio Norte (Clementz, 2012).

El primer ejemplo es un estudio de muestras seriadas de esmalte de los colmillos correspondientes al crecimiento estimado de un año de 17 individuos de *Gomphotherium productum* de las Grandes Planicies de América del Norte (Figura IX.10A) para determinar la ecología trófica de esta especie y establecer las condiciones ambientales que experimentó durante el Mioceno Medio - Tardío (aproximadamente 15 a 8 Ma). Los perfiles $\delta^{13}\text{C}$ indicaron una dieta que consiste en vegetación C3, sea completamente ramoneador o un alimentador mixto ramoneador y pastador (de gramíneas C3). Los valores se corresponden con el extremo superior de un consumidor C3, lo que indica que estos individuos se alimentaban en ambientes parcialmente abiertos, posiblemente áridos, con matorrales más que bosques cerrados. La variación en los valores $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo del colmillo era menor, lo que sugiere poca variación en la dieta según la temporada. Los valores de los isótopos de oxígeno también variaron poco (aproximadamente 1,5%), pero sí mostraron cambios cíclicos de $\delta^{18}\text{O}$ alto a bajo y de nuevo a valores altos, probablemente reflejando cambios estacionales en las precipitaciones y la temperatura (valores altos de $\delta^{18}\text{O}$ indican lluvias de estación cálida y valores bajos lluvias de estación fría). Estos cambios implican que los cambios estacionales en las precipitaciones no se correspondían con los cambios estacionales en la disponibilidad de la vegetación C3. La falta de diferencias significativas o una tendencia evidente en los valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ entre los individuos de *G. productum* de diferentes épocas y lugares implica que las condiciones ambientales en las Grandes Llanuras no cambiaron o se degradaron significativamente desde 15 a 8 Ma y que los hábitats de matorrales preferidos por *G. productum* estuvieron presentes durante ese intervalo de tiempo.

En el segundo caso, un muestreo serial del mastodonte *Mammuthus americanum* permitió estudiar el efecto de las condiciones ambientales en el final del Pleistoceno en su rango de distribución y los patrones de migración (Figura IX.10B). Se utilizó un mapa de la variación geográfica en la proporción de isótopos de estroncio ($^{87}\text{Sr} / ^{86}\text{Sr}$) en la composición de las rocas madre locales, los suelos y las plantas del sudeste de Estados Unidos. El desplazamiento entre regiones con distintos valores $^{87}\text{Sr} / ^{86}\text{Sr}$ produce oscilaciones en los valores registrados del esmalte dental que permiten realizar un seguimiento de los movimientos estacionales de los individuos entre estas áreas. La zona sombreada en gris marca el rango esperado en los valores de $^{87}\text{Sr} / ^{86}\text{Sr}$ para los consumidores en Florida. El esmalte dental de *Mammuthus americanum* mostró una variación significativa en los valores de $^{87}\text{Sr} / ^{86}\text{Sr}$ a lo largo de la corona del diente, con valores que superan el rango para plantas de Florida, lo que sugiere que estos animales se movían distancias considerables durante el año (de aproximadamente 120 a 300 kilómetros en una dirección) hasta la tierras altas de Georgia, implicando un ámbito del hogar significativamente mayor que el de los elefantes actuales.

El último caso es un estudio sobre el momento de la lactancia y el destete de un mamut lanudo juvenil (*Mammuthus primigenius*) del Pleistoceno de la isla de Wrangel, en Siberia (Figura IX.10C). El consumo de leche por los mamíferos jóvenes deja un marcador isotópico distinto en los valores de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{18}\text{O}$ en los tejidos, debido a que se alimentan en un nivel trófico superior al de su madre. El examen de los perfiles $\delta^{15}\text{N}$ del colmillo de un mamut lanudo juvenil muestra un patrón cíclico consistente con los cambios estacionales en su dieta y la de su madre (como se refleja en la leche). Este patrón se refleja también en los valores $\delta^{13}\text{C}$. Los valores $\delta^{15}\text{N}$ también muestran un descenso constante en los valores máximos durante cada ciclo, lo que ha sido interpretado como el reflejo de una disminución constante de la contribución de la leche materna a la dieta del juvenil. Esto sugiere un período de destete prolongado para las crías de mamut que, basado en el recuento del número de ciclos registrados, se habría producido en un período mayor a 5 años. El período de destete para los elefantes actuales es de aproximadamente 3,5 años, pero en condiciones de estrés la inversión maternal en su cría se puede extender a lo largo de 5 años y medio. La interpretación de un prolongado período de destete es consistente con las reconstrucciones ambientales para su tiempo y ubicación. Condiciones climáticas adversas hacia el fin de la última edad de hielo pueden haber requerido a las hembras de mamut gastar más energía y tiempo para la crianza de cada cría, reduciendo el número de descendientes que podrían producir durante la vida.

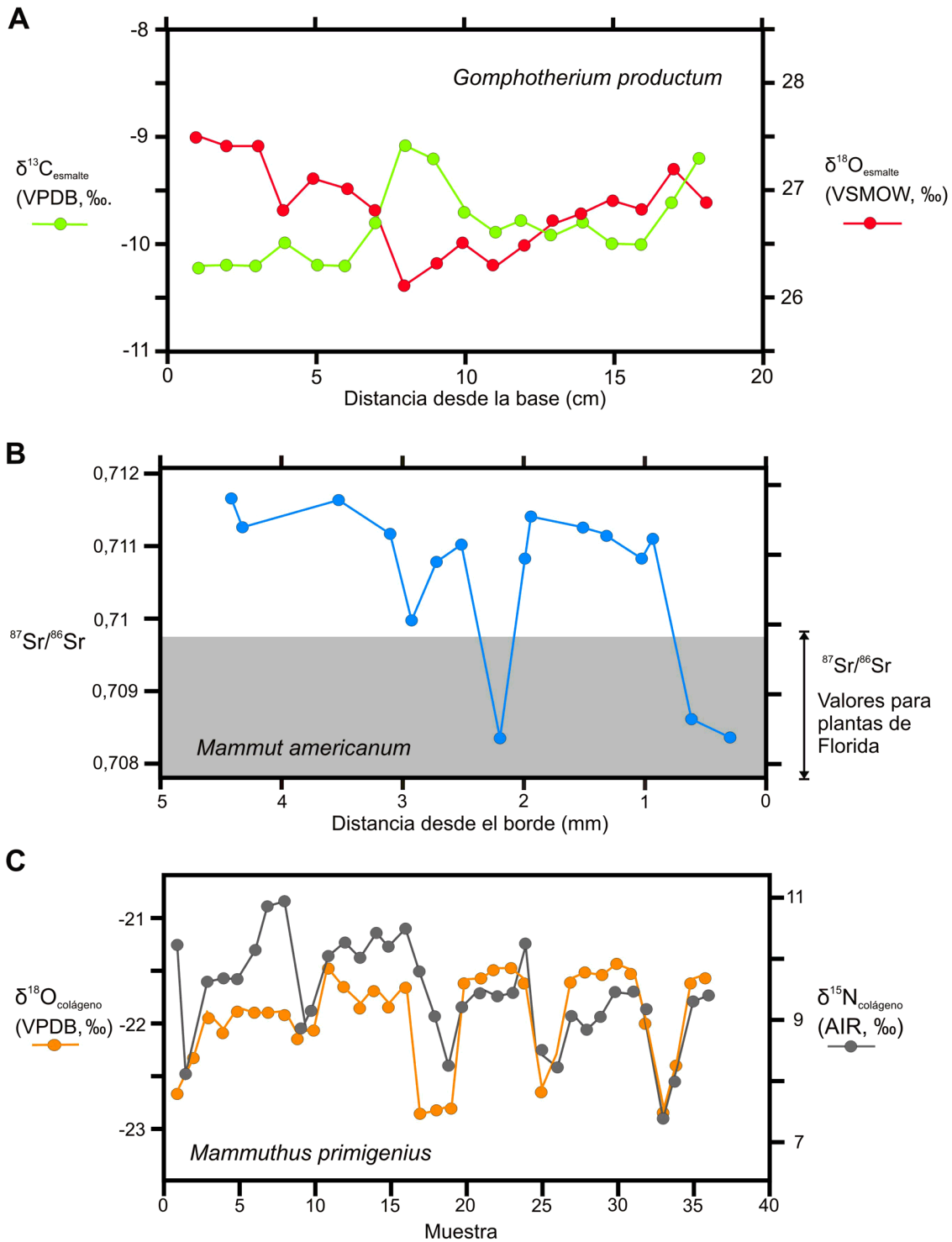


Figura IX.10. Tres estudios de proboscídeos fósiles que ilustran la aplicación de isótopos a la comprensión de la ecología de animales extinguidos (modificado de Clementz, 2012). Véase explicación en el texto. Los valores de carbono, nitrógeno y de isótopos de oxígeno están referidos a los estándares internacionales Vienna PeeDee Belemnite (VPDB), Atmospheric Air (AIR) y Vienna Standard Mean Ocean Water (VSMOW), respectivamente.

LA BIOTA DE LA FORMACIÓN SANTA CRUZ (MIOCENO TEMPRANO, PATAGONIA) COMO CASO DE ESTUDIOS PALEOBIOLÓGICOS

En 2012 se publicó *Early Miocene Paleobiology in Patagonia. High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (Vizcaíno *et al.*, 2012c). Es el primer volumen dedicado al estudio integral de la biología de las diferentes especies de una comunidad del pasado de América del Sur, con el fin de interpretar sus interacciones ecológicas y comprender el entorno en el que vivían. Esta comunidad existió en un intervalo de tiempo que se encuentra entre los períodos más cálidos de la Tierra durante los últimos 34 millones de años, cuando América del Sur estaba separada físicamente de otras masas continentales. Los fósiles se registran en rocas sedimentarias de la Formación Santa Cruz (Edad Santacrucense; ~18 y 16 Ma) expuestas abundantemente por toda la provincia de Santa Cruz, en la Patagonia argentina. Al sur de la desembocadura del río Santa Cruz, los afloramientos de esta formación en la costa atlántica, entre los ríos Coyle y Gallegos, proporcionan los mejores ejemplares de vertebrados para estudios paleobiológicos (Figura IX.11).

Para lograr sus objetivos los editores organizaron y realizaron una recolección intensiva y continua durante los veranos australes desde 2002 hasta 2012. El estudio de la formación y sus fósiles fue llevado a cabo por un nutrido grupo de especialistas en diversas ramas de la geología y la paleontología, de diferentes instituciones y con variados campos de especialización, incluyendo sedimentología, geocronología, icnología, paleobotánica y paleontología de invertebrados y vertebrados. Los paleontólogos de vertebrados constituyen el grupo más numeroso, incluyendo expertos en anfibios, reptiles, aves, marsupiales, xenartros, ungulados, roedores y primates. Las contribuciones presentadas en el volumen representan en gran medida investigaciones originales sobre temas que casi no habían sido tratados anteriormente, si no completamente ignorados, para las rocas y la biota de la Formación Santa Cruz.

En el capítulo introductorio los editores dan el marco contextual para los capítulos restantes. Los capítulos 2 y 3 resumen la geocronología de la Formación Santa Cruz sobre la base de nuevas dataciones radiométricas y las correlaciones tefroestratigráficas entre las diferentes localidades fosilíferas en toda la provincia de Santa Cruz.

En los siguientes tres capítulos se establece el esquema paleoambiental en el que se hicieron las consideraciones paleoecológicas sobre las faunas de la Formación Santa Cruz en el área de estudio. El capítulo 4 proporciona el marco estratigráfico para la gran colección de vertebrados fósiles recuperados y describe los ambientes sedimentarios de la Formación Santa Cruz en la zona de la costa atlántica comprendida entre los ríos Coyle y Gallegos. El capítulo 5 describe brevemente la fauna de invertebrados marinos que aparece en la base de la formación, adaptada al peculiar paleoambiente cambiante que registra el inicio de la historia sedimentaria de la formación. El capítulo 6 proporciona evidencia paleoambiental adicional basada en trazas fósiles y el capítulo 7 trata la hasta entonces poco conocida paleoflora.

Los siguientes nueve capítulos sintetizan la diversidad de vertebrados registrados en el miembro inferior de la Formación Santa Cruz y proporcionan reconstrucciones de la paleobiología de cada taxón (paleoautoecología). El capítulo 8 ofrece una visión general de la escasa información disponible sobre los vertebrados heterotérmicos (ranas y lagartijas) y su significado paleoambiental. Los ocho capítulos siguientes resumen y presentan nuevos datos sobre los hábitos postulados de aves y mamíferos en función de su morfología y el protocolo planteado en este libro: estimación de tamaño corporal, inferencias sobre dieta o hábitos alimentarios a partir del análisis del aparato alimentario e inferencias sobre usos del sustrato a partir del esqueleto apendicular. El capítulo 9 trata acerca de las aves, el 10 de los marsupiales pequeños no carnívoros (paucituberculados y microbioterios), el 11 de los marsupiales carnívoros esparasodontes, el 12 de los armadillos y gliptodontes (xenartros acorazados), el 13 de los osos hormigueros y los perezosos (xenartros pilosos), el 14 de los ungulados nativos sudamericanos (astrapoteros, notoungulados y litopternas), el 15 de los roedores caviomorfos y el 16 de los primates.

En el último capítulo (17) los editores resumen sus hallazgos en el marco cronológico y la información ambiental proporcionada por la geología, las trazas fósiles y la paleobotánica. Luego se presenta una síntesis de las implicaciones del ensamble de los vertebrados para la paleoecología (paleosinecología) de la Formación Santa Cruz, comparando los resultados con estudios equivalentes para otras latitudes y edades.

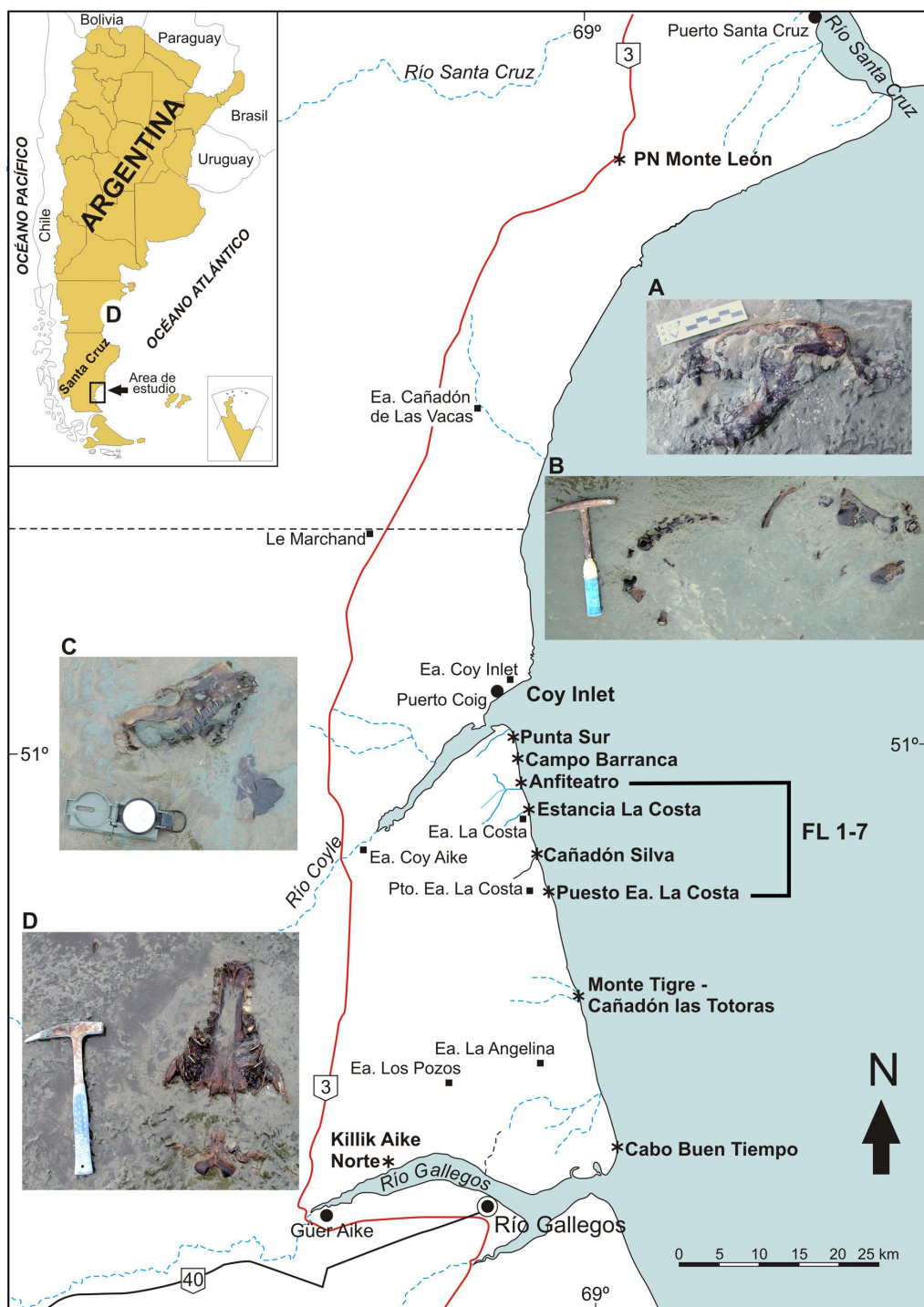


Figura IX.11. Ubicación geográfica de las localidades fosilíferas costeras de la Formación Santa Cruz (provincia de Santa Cruz, Argentina). Con un asterisco se indican las localidades estudiadas (véase Vizcaino *et al.* (2012d)). Se incluyen fotos de especímenes *in situ*, previo a su extracción, que dan cuenta de la excelente preservación que poseen los fósiles. A, cráneo y mandíbula articulados de un perezoso; B, esqueleto parcialmente completo de otro perezoso que incluye mandíbula, parte de la columna vertebral articulada, fémur, húmero, costillas y otros fragmentos de huesos; C, cráneo del notoungulado *Adinotherium* (Toxodontidae); D, cráneo del notoungulado *Nesodon* (Toxodontidae).

Información contextual

Los afloramientos de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior) en la costa atlántica entre 50.3°S y 51.6°S (provincia de Santa Cruz, Argentina), han provisto un rico surtido de cráneos y esqueletos, desde parcial a casi totalmente articulados (Figura IX.12), probablemente en mayor abundancia que en el resto de América del Sur. Allí, los fósiles santacruceses representan el mejor registro para la interpretación de la diversidad biológica y las dimensiones ecológicas de las comunidades de mamíferos en la parte meridional de América del Sur (Patagonia) antes del Gran Intercambio Biótico Americano (GABI por su sigla en inglés, *Great American Biotic Interchange*). Constituyen, además, el registro de biota continental más austral del mundo para el intervalo de tiempo conocido como el Óptimo Climático del Mioceno Medio (MMCO por su sigla en inglés, *Mid-Miocene Climatic Optimum*). Durante el Mioceno Temprano-Medio, entre 17 y 15 Ma, el agua marina superficial cálida transportada hacia el sur por la Corriente del Brasil permitía la extensión de condiciones subtropicales desde la Amazonia hacia el sur. A su vez, aún no se había producido gran parte del levantamiento andino, por lo que no se había establecido el efecto de sombra de lluvia que eventualmente ocasionó la aridez actual de gran parte de Patagonia. Esta expansión de climas cálidos y húmedos hacia los polos coincide con la aparición de los taxones de mamíferos adaptados a estos climas, como los primates, roedores eretizóntidos (puercoespines) con dientes de corona baja y osos hormigueros, entre otros elementos faunísticos. Posteriormente, en el Mioceno Medio se inició la propagación de condiciones más frías y áridas, como consecuencia de un enfriamiento global, el inicio de glaciaciones y el levantamiento andino, provocando la extirpación regional de muchos de estos elementos faunísticos a partir de aproximadamente los 15,5 Ma. Aunque la Formación Santa Cruz se depositó durante el intervalo de clima cálido del MMCO, las condiciones climáticas deben haber sido particulares y sin equivalentes modernos, dado que la estacionalidad en la disponibilidad de energía en la latitud S ~ 50° debe haber afectado la productividad biótica.

Los vertebrados más conspicuos de esta fauna eran las aves y los mamíferos. Entre las aves se destacan los forrracoideos, animales terrestres que habrían cumplido un importante rol como carroñeros o carnívoros. La comunidad de mamíferos consistía en una mezcla compleja de descendientes de antiguos linajes del continente (Marsupialia, Xenarthra, Litopterna, Notoungulata y Astrapotheria) y las nuevas formas de otros continentes (Rodentia y Primates). Los marsupiales (esparasodontes, paucituberculados y microbioterios), xenartros (perezosos, osos hormigueros, armadillos y gliptodontes) y ungulados "arcaicos" (notoungulados, astrapoterios y litopternos) tienen morfologías muy diferentes de las de sus parientes actuales, por lo que es difícil reconstruir sus hábitos de vida. En el caso de los roedores caviomorfos y primates platirrinos, es mucho más fácil encontrar análogos actuales. Sin embargo, algunos aspectos de su paleobiología son difíciles de interpretar. Por ejemplo, ¿cuáles son las adaptaciones que les permitieron a los primates sobrevivir en un entorno supuestamente altamente estacional a una latitud de 52° S, aproximadamente 20° al sur del límite meridional de la distribución actual de los miembros de este grupo?

Reuniendo información de diferentes fuentes, se evaluaron la paleocomunidad y las condiciones ambientales que existían entonces. En resumen ¿cuál era el ambiente en la Patagonia en el Mioceno Temprano y cómo estaba estructurada la paleocomunidad?

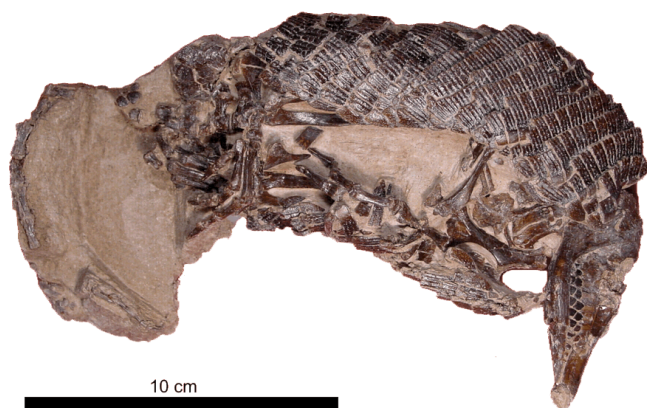


Figura IX.12. Espécimen casi completo del armadillo *Prozaedyus proximus* (MPM-PV 3423; Museo Regional Provincial Padre M.J. Molina, Río Gallegos) recuperado de las afloramientos de la Formación Santa Cruz (Mioceno Temprano) en la costa atlántica. Foto de los autores.

Paleoecología de linajes y gremios

Como paso previo a la síntesis paleosinecológica, en las próximas secciones presentaremos algunos casos de paleoecología de linajes y gremios tratados en el volumen editado por Vizcaíno *et al.* (2012c) como ejemplo de la aplicación del protocolo para estudios paleobiológicos adoptado en este libro. En particular enfocaremos en linajes endémicos de América del Sur: los perezosos (Bargo *et al.*, 2012) y los ungulados nativos (Cassini *et al.*, 2012) entre los consumidores primarios y los marsupiales esparasodontes (Prevosti *et al.*, 2012) entre los secundarios.

Perezosos

Los perezosos de la Formación Santa Cruz pertenecen en su mayoría al grupo de los megaterioideos, mientras que los milodóntidos están menos representados. Con masas corporales de entre 40 y 150 kg, estos perezosos miocenos eran de tamaño bastante mayor que los actuales *Bradypus* y *Choloepus*, ambos de menos de 10 kg.

De acuerdo con la filogenia propuesta por Gaudin (2004; Figura IX.13) los perezosos actuales están muy distantemente relacionados entre sí, por lo que su convergencia morfológica, funcional y ecológica es sorprendente. Además, *Bradypus* no tendría parientes fósiles conocidos y *Choloepus* estaría anidado en la familia Megalonychidae.

Los perezosos santacrucenses se caracterizan por tener cráneos elongados, más o menos tubulares y generalmente pequeños en proporción al tamaño corporal, comparados con otros mamíferos. Los dientes son hipsodontes, carecen de esmalte y la fórmula dentaria es 5/4. En los megaloníquidos y megaterioideos basales los primeros dientes, superiores e inferiores, son caniniformes de tamaño variable (Figura IX.14).

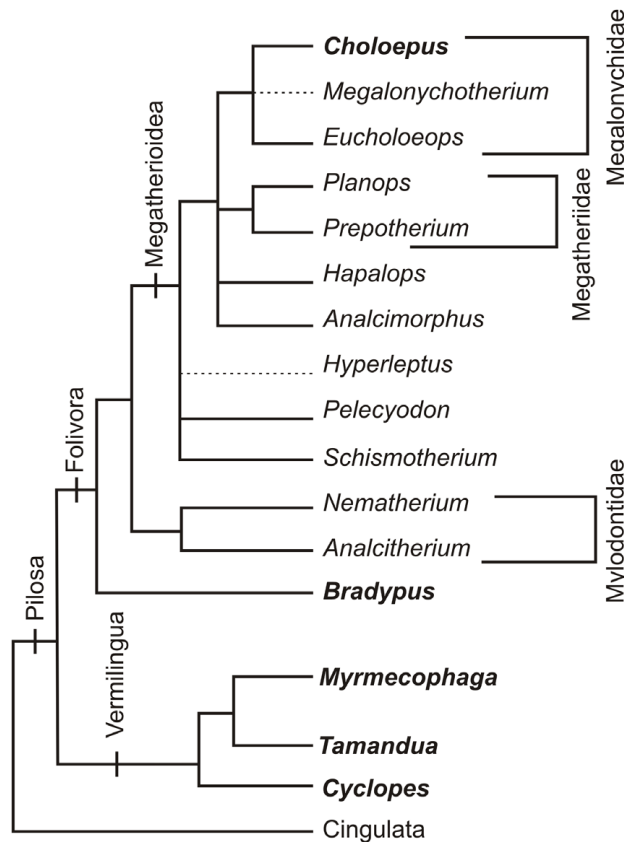


Figura IX.13. Filogenia de Pilosa. El clado comprende a los perezosos (Folivora) y osos hormigueros (Vermilingua). Se incluye solo los perezosos santacrucenses y los dos géneros actuales, *Bradypus* y *Choloepus*. Modificada de Gaudin (2004).

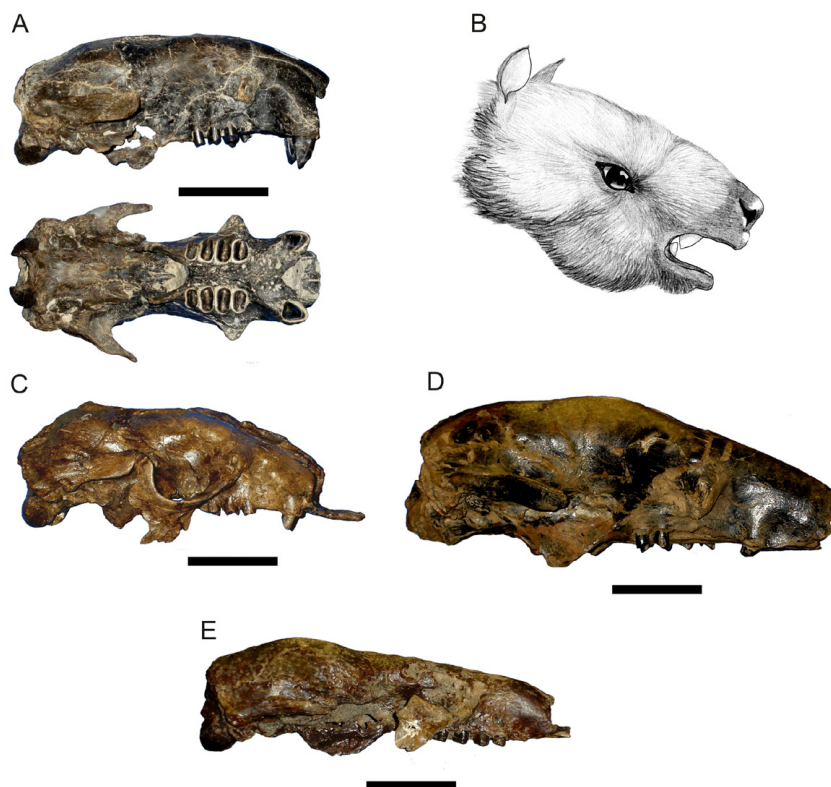


Figura IX.14. Perezosos santacrucenses. A, Megalonychidae *Euchloeops ingens*, cráneo del espécimen MPM-PV 3451 (Museo Regional Provincial Padre M. J. Molina, Río Gallegos); vista lateral y palatal; B, reconstrucción en vida de *E. ingens* por N. Toledo; C, Megatherioidea basal *Hapalops longiceps*, cráneo del espécimen YPM-VPPU 15523 (vista izquierda reflejada; Yale Peabody Museum, New Haven, EEUU); D, Megatheriidae *Planops magnus*, cráneo del espécimen YPM-VPPU 15346 (vista izquierda reflejada); E, Mylodontidae *Nematherium* sp., cráneo del espécimen YPM-VPPU 18009. Escalas = 5 cm.

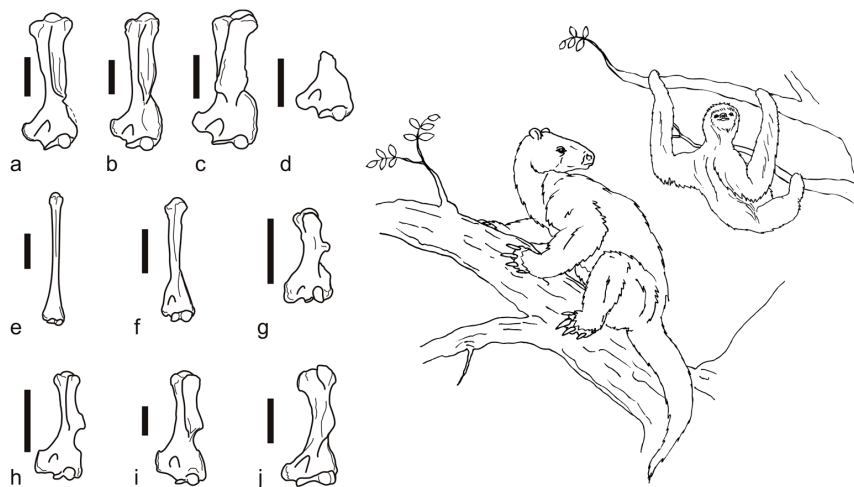


Figura IX.15. Comparación de húmeros izquierdos en vista anterior de perezosos santacrucenses (a-d) y actuales (e-f) con otros xenartros vivos, osos hormigueros (g-i) y un armadillo (j). a, *Hapalops*; b, *Euchloeops* (húmero derecho invertido); c, *Nematherium*; d, *Schismotherium*; e, *Bradypus*; f, *Choloepus*; g, *Cyclopes*; h, *Tamandua*; i, *Myrmecophaga*; j, *Priodontes*. Escala = 5 cm. (excepto en g., escala = 1 cm.) (modificado de Toledo, 2012). A la derecha, reconstrucción de *Hapalops* al lado de *Bradypus*, aproximadamente a la misma escala.

El esqueleto apendicular también era diferente asemejándose más al de los osos hormigueros, como el oso melero *Tamandua* y el oso hormiguero grande *Myrmecophaga* y, en ciertos rasgos, a algunos armadillos actuales, como el tatú carreta *Priodontes* (Figura IX.15).

En el Mioceno, esta familia estaba representada por los géneros *Euchloeops*, del cual se han recuperado numerosos restos, y *Megalonychotherium*, menos conocido. Otra familia, Megatheriidae, mejor conocida por el perezoso gigante pleistoceno *Megatherium*, registraba en el Mioceno a los géneros *Prepothierium* y *Planops*. En el clado Megatherioidea existía, además, una diversidad de géneros de posición basal: *Hapalops*, *Hyperleptus*, *Analcimorphus*, *Schismotherium* y *Pelecycodon*. Entre ellos, *Hapalops* es el mejor representado entre los perezosos santacrucenses, con numerosos especímenes recolectados y alrededor de veinte especies nominadas. Una tercera familia, Mylodontidae, que incluye los taxones

pleistocenos bien conocidos *Scelidotherium*, *Glossotherium* y *Myiodon*, estaba representada en el Mioceno por *Analcitherium* y *Nematherium*.

En el capítulo dedicado a los perezosos santacruceses, Bargo *et al.* (2012) realizaron aportes originales sobre el tamaño corporal, el esqueleto apendicular y el uso del sustrato, confirmados en publicaciones posteriores (Toledo *et al.*, 2013, 2014, 2015). Para la dieta se basaron en un trabajo previo (Bargo *et al.*, 2009), ya tratado en el Capítulo VIII, en el que se analizó la morfología dentaria y los componentes mecánicos de los movimientos masticatorios de *Eucholoeops* y se los comparó con otros perezosos santacruceses. Estas investigaciones incluyeron la descripción del esqueleto apendicular y mandibular, con énfasis en rasgos de interés funcional como carillas articulares, sitios de origen e inserción muscular, facetas de desgaste dentario, etc.

El análisis del esqueleto apendicular aportó los resultados de dos componentes del protocolo básico que seguimos en este libro, la estimación del tamaño corporal y el uso del sustrato. Como se explicó en el Capítulo IV, la estimación de tamaño corporal se basó en la comparación de medidas lineales de rasgos de interés funcional y proporciones y longitudes absolutas de los perezosos santacruceses con una base de datos morfométrica de mamíferos actuales de varios grupos sistemáticos, incluyendo una diversidad de tamaños corporales, preferencias de sustrato y estilos locomotores (taxones desde 0,5 kg hasta 350 kg; arborícolas, semiarborícolas y terrestres; cavadores y no cavadores). Las estimaciones de masa corporal se obtuvieron mediante ecuaciones alométricas, aplicando índices de estimación de error (véase Capítulo IV). También se realizó una reconstrucción de la musculatura del aparato apendicular, basada en el conocimiento de la musculatura de xenartros y otros mamíferos actuales.

Integrando las descripciones y las reconstrucciones de tejidos blandos, se evaluaron cualitativamente los rasgos morfológicos de interés funcional en comparación con los rasgos homólogos de los xenartros vivientes. Siguiendo las conceptualizaciones detalladas en el Capítulo II de este libro, se caracterizó funcionalmente cada rasgo utilizando los taxones actuales más relacionados como modelos funcionales; luego se integró esta información en un perfil mecánico de cada miembro. Cuando fue necesario, se recurrió a la comparación con otros taxones no estrechamente relacionados (por ejemplo el wombat, marsupial diprotodonte) o incluso análogos mecánicos. En una segunda instancia, se buscaron asociaciones causales entre estos patrones funcionales y la biología (por ejemplo, preferencia de sustrato), de acuerdo con las definiciones de facultad y rol biológico. También se realizaron análisis ecomorfológicos (PCA y Análisis de Discriminante; Toledo, 2012) para explorar la semejanza morfométrica con los mamíferos actuales de la muestra generando, *a posteriori*, hipótesis funcionales que explicaran esta semejanza. Asimismo, se aplicaron índices biomecánicos y funcionales variados (Figura IX.16).

Una síntesis de los resultados sería:

1. Los perezosos santacruceses eran mamíferos grandes en comparación con los perezosos actuales: entre los megaterioideos basales, *Hapalops* alcanzó entre 30 y 80 kg, *Analcimorphus* 67 kg y *Schismotherium* 44 kg; el megaloníquido *Eucholoeops* alrededor de 70 kg; los géneros más grandes incluyen el megatérido *Prepootherium* (123 kg) y los milodóntidos *Analcitherium* (88 kg) y *Nematherium* (89 kg).
2. Las proporciones de los elementos óseos de los miembros y el grado de desarrollo de accidentes para origen e inserción de músculos y ligamentos (entesis), son más similares a los de los osos hormigueros y otros mamíferos actuales capaces de cavar que a los de los perezosos actuales.
3. La musculatura del aparato apendicular estaba muy desarrollada, permitiendo ejercer gran fuerza durante la aducción de los miembros, extensión y flexión de antebrazo y pantorrilla, flexión y prensión de la mano y extensión y prensión del pie.
4. El esqueleto apendicular estaba preparado para una amplia abducción a nivel de la cadera y hombro y para posturas flexionadas de codo y rodilla. La capacidad de supinación era limitada y el tobillo estaba restringido a la flexión-extensión. El pie tendría cierta capacidad de prensión.

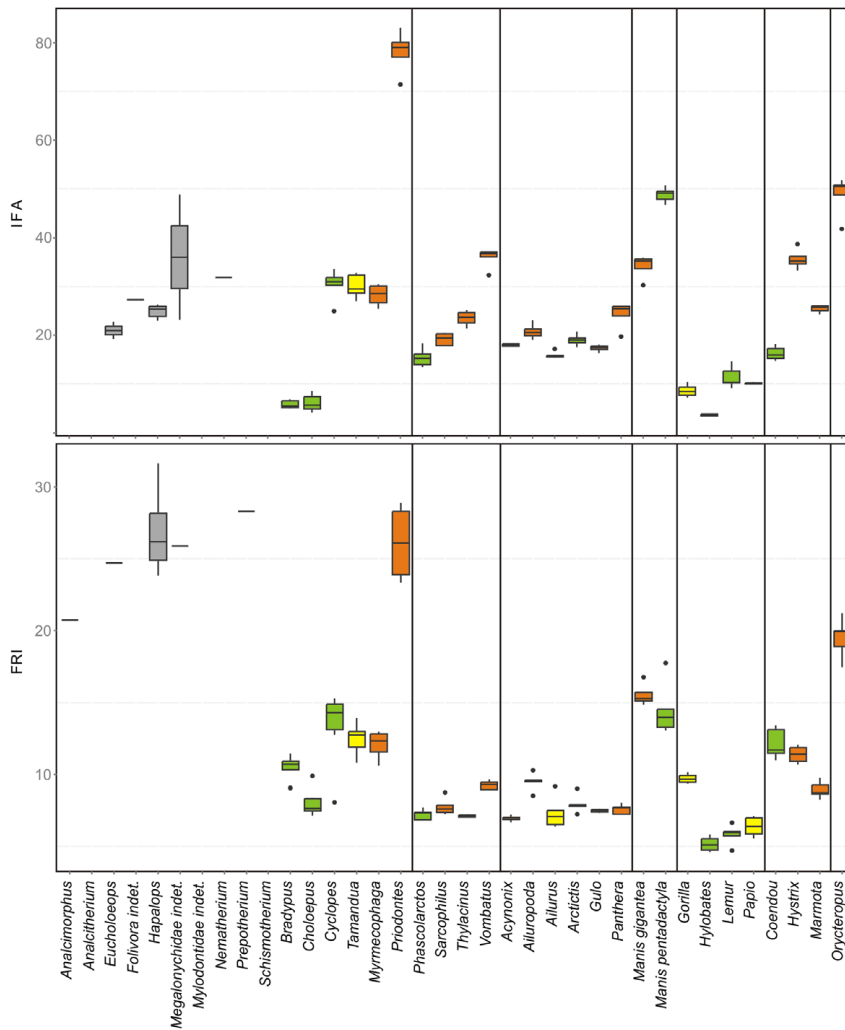


Figura IX.16. Boxplots de Índices funcionales utilizados por Toledo (2012) para caracterizar los miembros de los perezosos santacruceses en comparación con una muestra de mamíferos actuales. Arriba, el Índice de Habilidad Fosorial (describe la ventaja mecánica relativa para la extensión del antebrazo) y abajo el Índice de Robustez de la Tibia (describe indirectamente la resistencia de la diáfisis tibial a fuerzas de compresión y flexión). En gris los perezosos santacruceses, en verde los taxones arborícolas, en amarillo los semiarborícolas y en naranja los terrestres. Modificado de Toledo (2012).

El análisis de estos rasgos funcionales y la generación de hipótesis acerca de las facultades indican que, con respecto a la preferencia de sustrato, los perezosos santacruceses habrían sido arborícolas. Sin embargo, sus facultades trepadoras estarían algo limitadas por su tamaño corporal relativamente grande, como se mencionó en el Capítulo VI. En todos los casos se trataría de animales de movimientos lentos y cautelosos durante el escalado de soportes, que se desplazaban con los miembros flexionados y que confiaban en la combinación del agarre mediante garras recurvadas y una poderosa fuerza muscular para asegurar su posición sobre el soporte. Los géneros de menor tamaño como *Analcimorphus*, *Schismotherium*, *Pelecycodon*, *Euchloeops* y las especies menores de *Hapalops* posiblemente mostraban un comportamiento trepador más usual que *Prepootherium* y los milodóntidos *Analcitherium* y *Nematherium*. Estos últimos acudirían al sustrato arbóreo para actividades particulares, como descansar o escapar de la depredación. Al desplazarse en el suelo, serían caminadores cuadrúpedos y plantígrados generalizados, pudiendo ser considerados mamíferos “ambulatorios” de acuerdo con la definición que dimos en el Capítulo VI (Polly, 2007).

Desde una perspectiva paleosinecológica, se buscó analizar la inserción de los perezosos santacruceses en los gremios ecológicos inferidos y analizar su relación con otros gremios dentro de la fauna santacrucesense.

Con respecto a la preferencia de sustrato, los perezosos santacruceses fueron clasificados en dos grupos:

1. Formas arborícolas y semiarborícolas de entre 40 y 80 kg (*Hapalops*, *Eucholoeops*, *Peleciodon*, *Analcimorphus* y *Schismotherium*).
2. Formas terrestres, facultativamente semiarborícolas, de entre 70 y 150 kg (*Prepothierium*, *Analcitherium* y *Nematherium*).

La categorización de preferencia de sustrato encuadra a *Hapalops*, *Eucholoeops*, *Peleciodon*, *Analcimorphus* y *Schismotherium* dentro de la diversidad de mamíferos arborícolas santacruceses que incluye al oso hormiguero *Protamandua* (Myrmecophagidae), el primate *Homunculus* (Ceboidea), el puercoespín *Steiomys* (Rodentia, Eretizontidae) y varios taxones de marsupiales esparasodontes carnívoros. Los perezosos serían los mamíferos arborícolas de mayor tamaño corporal, dominando completamente el segmento entre 40 y 80 kg. Únicamente el marsupial *Prothylacinus* (37 kg) se acerca en masa corporal a los más pequeños *Hapalops*.

Con referencia al tercer atributo biológico, la dieta o alimentación, los megateriodes *Eucholoeops*, *Hapalops*, *Peleciodon* y *Prepothierium* habrían sido mayormente folívoros, con movimientos masticatorios predominantemente orbitales (verticales) y una morfología dentaria especializada para cortar y desgarrar. Los milodóntidos *Nematherium* y *Analcitherium* diferían de ellos, presentando un patrón similar al de los milodóntidos más modernos del Pleistoceno (Bargo y Vizcaíno, 2008), con una componente principalmente lateral en sus movimientos masticatorios y dientes con una morfología oclusal más adecuada para triturar o moler. Esto indicaría una alimentación más variada incluyendo, además de hojas, ítems fibrosos y turgentes como frutas o tubérculos.

Los hábitos alimentarios inferidos, sumados a las estimaciones de masa y a las inferencias de preferencia y uso del sustrato, sugieren que al menos *Eucholoeops* y *Hapalops* empleaban gran parte de su tiempo sobre los árboles, posiblemente alimentándose de hojas. Los milodóntidos serían más grandes y mucho más terrestres, solo facultativamente arborícolas, y utilizarían sus mayores capacidades cavadoras para obtener su alimento en el suelo. Por último, *Prepothierium*, una forma también folívora y la de mayor tamaño entre los perezosos santacruceses, sería un animal mayormente terrestre y posiblemente solo un cavador ocasional. Esta caracterización ecológica sugiere que los perezosos santacruceses en conjunto eran habitantes de zonas forestadas, o al menos con la presencia de plantas de porte arbóreo que ofrecieran soportes con el diámetro necesario para permitir su uso como sustrato.

Sintetizando, las inferencias de tamaño corporal, hábitos dietarios y preferencia y uso del sustrato, permiten dividir a los perezosos santacruceses en tres grupos ecológicos:

1. Formas arborícolas y semiarborícolas de entre 40 y 80 kg, estrictamente folívoras (*Eucholoeops*, *Hapalops*, *Peleciodon*, *Schismotherium* y *Analcimorphus*).
2. Formas terrestres de alrededor de 80 kg, consumidoras de hojas, tubérculos y frutos (los milodóntidos *Analcitherium* y *Nematherium*) y posiblemente cavadoras.
3. Formas terrestres folívoras de entre 120 y 200 kg (*Prepothierium* y otros megateriodes).

Con referencia a la caracterización ecológica, en el primer grupo (Figura IX.17) al menos tres géneros (*Eucholoeops*, *Hapalops* y *Analcimorphus*) se registran en la misma localidad y niveles fosilíferos, indicando que probablemente fueran coetáneos, lo que introduce interesantes interrogantes acerca de la posible competencia intragrupal por el recurso trófico y espacial. Algunas diferencias funcionales entre estos géneros podrían indicar estilos locomotores levemente diferentes y acceso a diferentes niveles de la cubierta vegetal: *Hapalops* era una forma más fornida y con una postura de los miembros más flexionada, que posiblemente se desplazaba por soportes verticales o muy inclinados, mientras que *Analcimorphus* y *Eucholoeops* eran taxones más estilizados con miembros más extendidos, que posiblemente se aventuraban más por las ramas, siendo también más ágiles sobre el suelo.

Asimismo, como animales herbívoros arborícolas y semiarborícolas, los perezosos compartirían el uso del recurso trófico únicamente con el puercoespín *Steiomys*, roedor semiarborícola de entre 10 y 15 kg (Candela y Picasso, 2008; Candela et al., 2012), es decir, la mitad del peso del menor de los perezosos, y cuya dieta estaría compuesta por hojas de coníferas, semillas y corteza (Figura IX.18). Posiblemente este animal se alimentaba en las ramas más finas, por lo que se puede proponer que no competiría con los perezosos del primer grupo, folívoros trepadores restringidos a las ramas más gruesas.

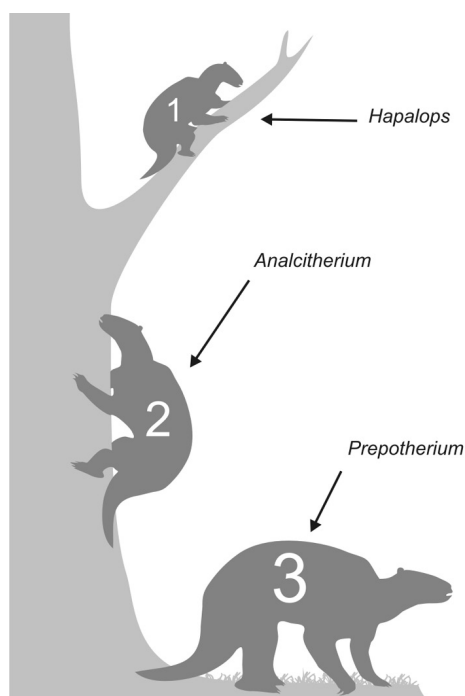


Figura IX.17. Grupos ecológicos de perezosos miocenos, representados cada uno por un taxón característico. 1) arborícolas y semiarborícolas de entre 40 y 80, estrictamente folívoros kg; 2) terrestres de alrededor de 80 kg, consumidores de hojas, tubérculos y frutos; 3) terrestres de entre 120 y 200 kg, folívoros.

Los géneros de los otros dos grupos ecológicos (2 y 3; Figura IX.17) compartirían las preferencias dietarias con una diversidad bastante más acentuada de mamíferos terrestres herbívoros, desde armadillos de pocos kilogramos (*Peltephilus*, 11 kg y *Proeutatus*, 15 kg), hasta gliptodontes de alrededor de 80 a 100 kg (Vizcaíno *et al.* 2006a; Vizcaíno *et al.*, 2011a y b; Vizcaíno *et al.*, 2012a) y litopternos de más de 130 kg (véase sección siguiente). En la utilización de los recursos tróficos es probable que los milodóntidos compitieran hasta cierto punto con los litopternos más grandes de hábitat cerrado (véase sección siguiente) y con los gliptodontes *Propalaeohoplophorus* y *Cochlops*, herbívoros de alimentación selectiva en ambientes moderadamente abiertos (Vizcaíno *et al.* 2011b; Vizcaíno *et al.* 2012a) (Figura IX.18). Sin embargo, las habilidades cavadoras de los milodóntidos posiblemente les permitieron acceder a recursos alimentarios quizás no explotados por otras formas herbívoras de tamaño similar, como los gliptodontes, por ejemplo. Respecto al tercer grupo ecológico, el folívoro terrestre de gran tamaño *Prepootherium* posiblemente utilizaba los miembros anteriores para acceder a las hojas de ramas bajas, sin necesidad de compartir recursos tróficos con los gliptodontes, aunque quizás compitió fuertemente con los litopternos más grandes. En el caso de aventurarse en áreas abiertas, debería compartir el recurso trófico y espacial con toxodóntidos de entre 100 kg y 600 kg y con un homalodotérido de más de 400 kg (véase sección siguiente).

En referencia a la utilización de los perezosos santacruceses como recurso alimentario por parte del gremio de animales carnívoros coetáneos, es probable que sus principales depredadores hayan sido los marsupiales Sparassodonta de mayor tamaño, como *Prothylacynus*, un taxón semiarborícola de alrededor de 35 kg y *Borhyaena* y *Arctodictis*, taxones terrestres de 36 y 50 kg, respectivamente (Prevosti *et al.*, 2012) (véase Marsupiales carnívoros). Sin embargo, teniendo en cuenta la enorme fuerza muscular de estos perezosos y el gran desarrollo de sus garras recurvadas, es plausible que hayan sido difíciles de abatir y que pudieran haber desarrollado conductas defensivas como las que se observan en los osos hormigueros actuales, que se yerguen sobre sus miembros traseros para usar las garras de las manos como armas (Taylor, 1978; Nowak, 1999). Parece más probable que los marsupiales carnívoros de mayor tamaño cazaran esporádicamente adultos de los perezosos de menor tamaño, como *Pelecycodon* y *Schismotherium* y quizás también individuos juveniles, seniles o debilitados de los demás perezosos de mayor tamaño, mientras los marsupiales arborícolas probablemente cazaran y consumieran individuos juveniles. Por último, entre los animales carnívoros santacruceses se destacan las aves de la familia Phorusrhacidae, con un género (*Phorusrhacos*) de más de 150 kg y 2,5 m de altura (Degrange *et al.*, 2012).

Este animal era un depredador ágil y fuerte que pudo haber cazado y consumido perezosos santacruceses sobre el suelo, valiéndose de su estatura y su velocidad para eludir conductas defensivas (Figura IX.18).

Hoy en día no existen comunidades de mamíferos que incluyan un gremio arborícola con una diversidad tan elevada de taxones de tamaño corporal grande. Si bien actualmente en África hay primates arborícolas y semiarborícolas de tamaño comparable, en general no cohabitan (Nowak, 1999). En otras regiones existen osos y felinos con excelentes capacidades trepadoras y de gran tamaño, pero tampoco con una diversidad comparable. Adicionalmente, las comunidades de mamíferos de la Formación Santa Cruz incluyen una diversidad de taxones de metabolismo basal bajo (xenartros y marsupiales), lo cual hace dificultosa la comparación con la gran mayoría de las comunidades de mamíferos actuales, desde un enfoque actualista estricto.

La única gran comunidad actual constituida en su mayoría (e históricamente) por mamíferos de metabolismo basal bajo es la fauna de marsupiales australianos y la única que puede proponerse como un análogo con fines comparativos (Vizcaíno *et al.*, 2010). Los marsupiales arborícolas de Australia incluyen una gran diversidad de taxones en un amplio rango de tamaño corporal, desde animales de tamaño minúsculo como los *possums* (frugívoros y nectarívoros) hasta formas de alrededor de 10 kg (Nowak, 1999), como el canguro arborícola *Dendrolagus* (frugívoro y folívoro; Smith y Ganzhorn, 1996) y el koala *Phascolarctos cinereus* (folívoro; Smith y Ganzhorn, 1996). En particular, el koala es un animal robusto que trepa a los árboles con movimientos relativamente lentos, oponiendo manos y pies a ambos lados del soporte y utilizando sus garras para incrementar el agarre (Smith y Ganzhorn, 1996; Nowak, 1999; Toon y Toon, 2004), estrategias similares a las inferidas para los perezosos santacruceses, con los que también comparte algunos rasgos semejantes en el esqueleto apendicular. Sin embargo, se conocen paleocomunidades que incluyeron al parecer un gremio de mamíferos trepadores o directamente arborícolas, herbívoros y de gran tamaño corporal. Son las comunidades del Pleistoceno de Madagascar con enormes lemures arborícolas (por ejemplo *Megaladapis* de 60 kg y *Archaeoindris* de 150 kg, Jungers *et al.*, 2002) y las del Mioceno de Australia con marsupiales diprotodontes arborícolas de gran tamaño (*Nimbadon* de 70 kg, Black *et al.* 2012).

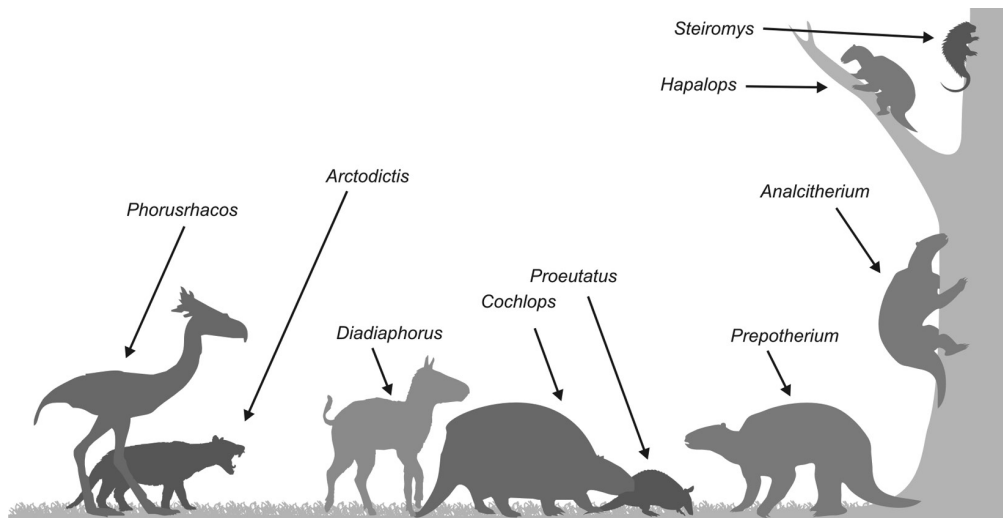


Figura IX.18. Los perezosos santacruceses en relación al resto de la paleocomunidad de vertebrados de la Formación Santa Cruz (Toledo, 2012). Como potenciales competidores por los recursos tróficos y espaciales se representan el puercoespin arborícola *Steiromys*, el armadillo *Proeutatus*, el gliptodonte *Cochlops* y el litopterno *Diadiaphorus*. Entre los potenciales depredadores de los perezosos, se ilustran el marsupial carnívoro *Arctodictis* y el ave forrracoidea *Phorusrhacos*. Las siluetas están dibujadas a una escala aproximada.

Ungulados nativos de América del Sur

En el capítulo 14 del volumen de Vizcaíno *et al.* (2012c), Cassini *et al.* (2012) estudiaron la paleobiología del ensamble de ungulados, que evolucionaron dentro del contexto geográfico del aislamiento de América del Sur durante casi todo el Cenozoico (Bond, 1986). En la Formación Santa Cruz están bien representados los siguientes órdenes y familias: Astrapotheria con Astrapotheriidae, Litopterna con Proterotheriidae y Macraucheniidae y Notoungulata con Hegetotheriidae e Intertheriidae (Typotheria) y Toxodontidae y Homalodotheriidae (Toxodontia).

Los astrapoterios son muy peculiares e incluyen los animales más grandes del Terciario sudamericano (Figura IX.19; carecen de incisivos superiores y poseen caninos hipertrofiados formando grandes defensas; los premolares están reducidos en número y tamaño y los molares poseen coronas del tipo lofodonte, como en los rinocerontes (Ameghino, 1894; Kramarz, 2009; Kramarz y Bond, 2009). En la Formación Santa Cruz se registra el género *Astrapotherium*, cuya amplia y retraída cavidad nasal ha llevado a pensar en la presencia de una proboscis y por su dentición, la morfología de los miembros y la ocurrencia estratigráfica se propuso que era un herbívoro habitante de ambientes bajos y húmedos, que frecuentaba lagunas o bañados (Scott, 1928; Riggs, 1935). Más recientemente, Townsend y Croft (2005) señalaron que presenta el microdesgaste dentario esperado de un ramoneador típico.

Los Litopterna santacrucenses son más numerosos y diversos (Figura IX.20). Los macrauquénidos están representados solo por *Theosodon*, característico por la retracción de los nasales, de manera similar a lo que sucede en algunos artiodáctilos (por ejemplo el alce, *Alces alce*, o el dikdik, *Madoqua kirkii*). En los trabajos históricos se lo ha descrito como un herbívoro de talla mediana a grande ecológicamente similar al guanaco. Por su parte, los proterotéridos han sido descritos como “ungulados esbeltos y ligeros, digitígrados, generalmente con tres dedos en cada pie, el del medio mucho más grande que los laterales, imitando caballitos en miniatura” (Ameghino, 1898: 164). Se conocen cuatro géneros de proterotéridos santacrucenses: *Anisolophus*, *Tetramerorhinus*, *Diadiaphorus* y *Thoatherium*, tradicionalmente considerados como herbívoros de ambientes abiertos debido a su monodactilia (sea anatómica o funcional). Principalmente por su dentición braquiodonte y porque suelen registrarse en faunas asociadas a ambientes forestados, más recientemente los proterotéridos fueron considerados animales ramoneadores (Bond, 1986; Cifelli y Guerrero, 1997; Bond *et al.*, 2001; Kramarz y Bond, 2005; Villafañe *et al.*, 2006).

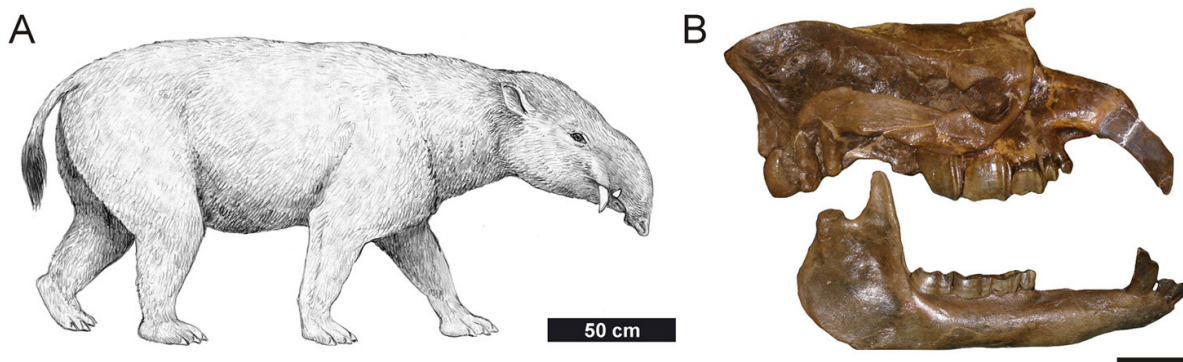


Figura IX.19. Astrapotheria: *Astrapotherium magnum*. A, reconstrucción en vida (por M. Canevari); B, cráneo (vista izquierda reflejada) y mandíbula del ejemplar AMNH 9278 (American Museum of Natural History, New York, EEUU). Escala = 10 cm.

Los notoungulados santacrucenses son aún más abundantes y diversos. Los Toxodontia están representados por los toxodóntidos Nesodontinae *Nesodon* (Figura IX.21) y *Adinotherium* y el homalodotérico *Homalodotherium*, todos con dentición completa y sin diastema. Los nesodontinos tienen incisivos laterales hipertrofiados y dientes yugales de corona alta pero de crecimiento limitado (protohypsodoncia *sensu* Mones, 1982), mientras que *Homalodotherium* posee dentición de crecimiento limitado (braquiodontia *sensu* Mones 1982) sin piezas hipertrofiadas. Los nesodontinos han sido considerados habitantes de planicies abiertas y se ha propuesto que se alimentaban principalmente de gramíneas, mientras que para *Homalodotherium* se han propuesto hábitos ramoneadores.

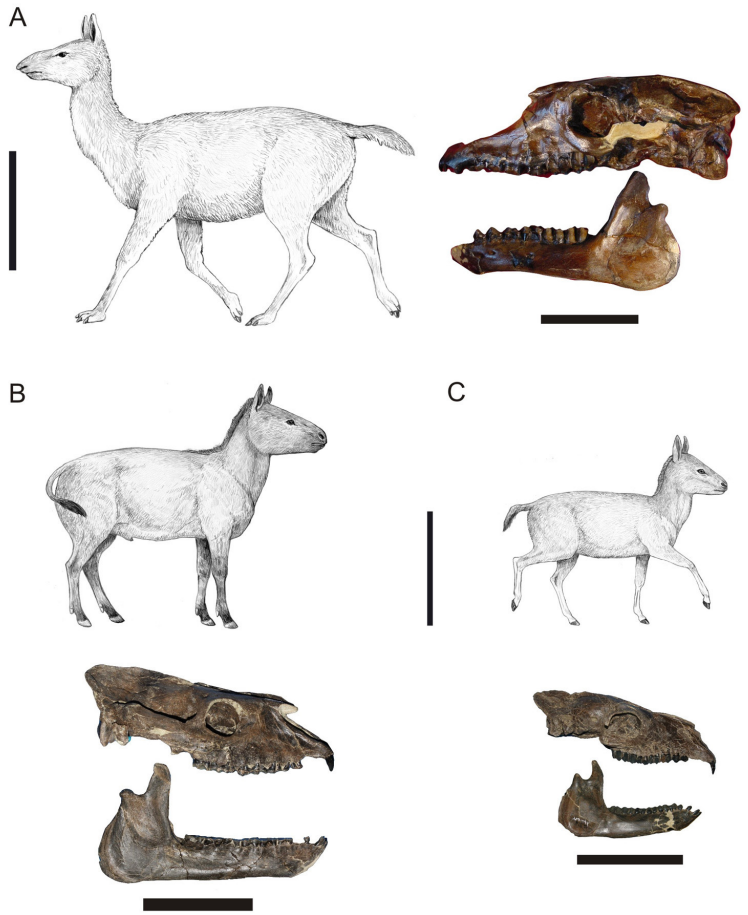


Figura IX.20. Lithopterna. A, Macrauquénido *Theosodon*, reconstrucción en vida en ambladura (escala = 50 cm), cráneo y mandíbula del ejemplar MACN-A 9269-88 (Museo Argentino de Ciencias Naturales B. Rivadavia, Buenos Aires), escala = 10 cm; B, Proterotérico *Diadiaphorus majusculus*, reconstrucción en vida en alerta (escala = 50 cm), cráneo y mandíbula (vista izquierda reflejada) del ejemplar MPM-PV 3397 (Museo Regional Provincial Padre M. J. Molina, Rio Gallegos), escala = 10 cm; C, Proterotérico *Thoatherium minusculum*, reconstrucción en vida en trot (escala = 50 cm), cráneo (vista derecha) del ejemplar MPM-PV 3529 y mandíbula (vista izquierda reflejada) del ejemplar YPM-VPPU 15719 (Yale Peabody Museum, New Haven, EEUU), escala = 10 cm. Reconstrucciones en vida por M. Canevari.

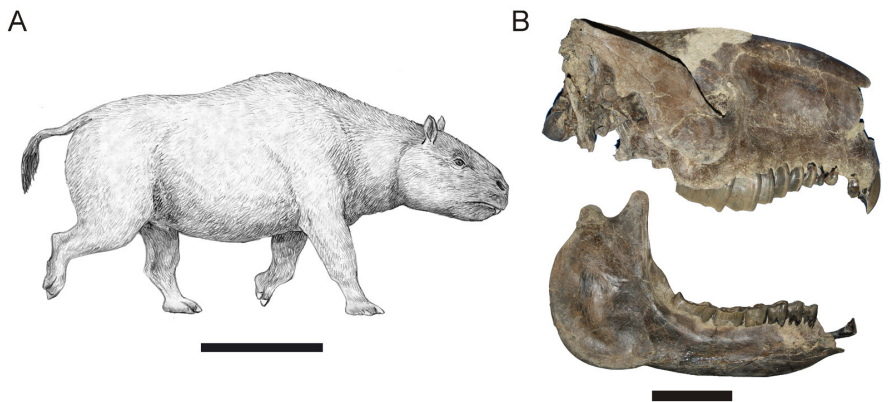


Figura IX.21. Notoungulado toxodóntido *Nesodon imbricatus*. A, reconstrucción en vida (por M. Canevari; escala = 50 cm); B, cráneo y mandíbula del ejemplar MPM-PV 3659 (Museo Regional Provincial Padre M. J. Molina, Rio Gallegos), escala = 10 cm.

Los tipoterios santacruceses son animales pequeños y están representados por los interatéridos *Interatherium* y *Protypotherium* y los hegetotéridos *Hegetotherium* y *Pachyrukhos* (Figura IX.22). Los interatéridos poseen dentición completa (sin diastema) e incisivos subiguales. En los hegetotéridos, en cambio, los incisivos centrales superior e inferior están hipertrofiados y los incisivos laterales están atrofiados, asemejándose a las liebres (*Leporidae*) actuales. Las primeras interpretaciones, basadas fundamentalmente en la hipsodoncia de los dientes yugales, les atribuyeron hábitos pastadores en planicies abiertas. Sin embargo, recientemente Townsend y Croft (2008) concluyeron que las estrías y facetas de microdesgaste de *Protypotherium* sugieren que este sería un ramoneador que podría consumir frutos blandos.

Cassini *et al.* (2012) realizaron diferentes análisis para obtener estimaciones de masa corporal, una caracterización del uso del sustrato y uso del hábitat como así también el tipo de dieta y algunas hipótesis sobre fisiología digestiva.

Para las estimaciones de masa corporal partieron de medidas lineales craneomandibulares que incluyeron en ecuaciones bi- y multivariadas de ungulados artiodáctilos y perisodáctilos, los análogos actuales propuestos para estos linajes nativos extinguidos. Para cada espécimen obtuvieron varias estimaciones, las cuales se promediaron para reportar una masa media y sus desvíos estándar para cada especie. Los ungulados santacruceses se distribuyen en un amplio rango de tamaño corporal. Los tipoterios varían entre 2 y 10 kg, los proterotéridos entre 20 y 100 kg, los toxodontes y macrauquénidos sobrepasan los 100 kg y solo el astrapoterio alcanzaría una masa corporal de 1000 kg. La mayor riqueza taxonómica corresponde al rango entre 20 y 100 kg. Basándose en estos valores, los autores ubicaron a los ungulados nativos en categorías de tamaño ajustadas a la escala logarítmica de cambio de orden de magnitud: ungulados pequeños (entre 1 y 10 kg), que incluyen únicamente los tipoterios, ungulados medianos (entre los 10 y 100 kg), representados por los proterotéridos y el toxodóntido *Adinotherium*, y ungulados de gran porte (entre los 100 y 1000 kg), que incluyen al macrauquénido *Theosodon*, el toxodóntido *Nesodon*, el homalodotérido *Homalodotherium* y el astrapotérido *Astrapotherium*. Algunos ejemplares de este último podrían sobrepasar la tonelada, por lo que sería el único megamamífero estricto (*sensu* Owen-Smith, 1988) de la Formación Santa Cruz (Figura IX.23).



Figura IX.22. Notoungulados tipoterios. A, interatérido *Interatherium robustum*, reconstrucción en vida (escala= 25 cm), cráneo (vista izquierda reflejada) y mandíbula del ejemplar MPM-PV 3471 (Museo Regional Provincial Padre M. J. Molina, Rio Gallegos, escala= 5 cm). B, hegetotérido *Hegetotherium mirabile* (escala= 25 cm), cráneo (vista derecha MPM-PV 3526) y mandíbula (vista izquierda reflejada, MPM-PV 4316, escala = 5 cm). Reconstrucciones en vida por M. Canevari.

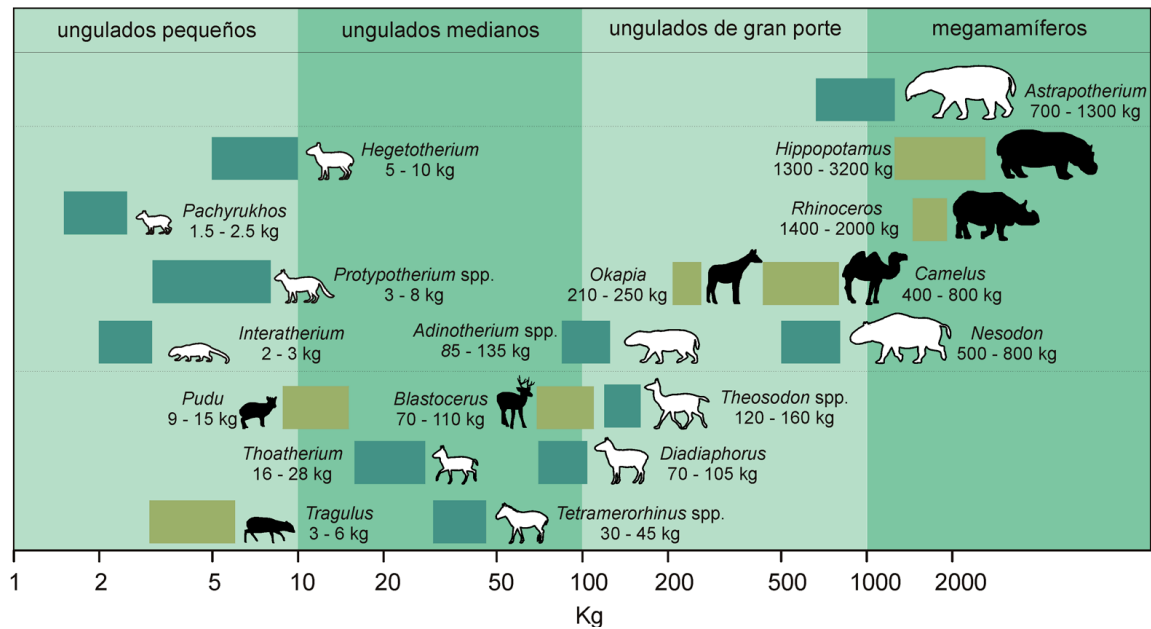


Figura IX.23. Representación en escala logarítmica de la masa corporal de los ungulados santacruceses. Las siluetas en blanco representan cada género: *Interatherium*, *Protypotherium*, *Hegetotherium* y *Pachyrukhos* (Typotheria) y *Adinotherium* y *Nesodon* (Toxodontia) entre los Notoungulata; *Diadiaphorus*, *Tetramerorhinus* y *Thoatherium* (Proterotheriidae) y *Theosodon* (Macraucheniiidae) entre los Litopterna; *Astrapotherium* (Astrapotheria). Las siluetas en negro de Artiodactyla y Perissodactyla se utilizan para comparación y referencia. La longitud horizontal de los rectángulos representa el rango de masa corporal para el género. Las siluetas no están a escala.

Para la caracterización del uso del sustrato Cassini *et al.* (2012) realizaron un trabajo de base fundado en el cálculo de índices (véase Capítulo VI). Todos los ungulados de la Formación Santa Cruz habrían sido cuadrúpedos desde caminadores a corredores, aunque *Homalodotherium* pudo adoptar posturas bípedas, quizás para alimentarse de hojas y brotes de árboles (Elissamburu, 2010). Los tipoterios pudieron ser cavadores ocasionales, aunque también incluyen a las formas más ágiles, tal vez más que los proterotéridos, como consecuencia de su menor tamaño corporal (véase Capítulo VI, Figura VI.24). Hay dos taxones muy disímiles, *Astrapotherium* e *Interatherium*, que podrían haber tenido hábitos nadadores. Para el resto del ensamble no se alcanza una mayor discriminación en el tipo de marcha. Aun así, estos resultados supondrían una mayor variación de estilos locomotores que lo supuesto hasta el momento.

Para la formulación de hipótesis sobre la dieta y la fisiología de la digestión los autores se aventuraron más allá, valiéndose de un enfoque ecomorfológico cuyo marco de referencia fue una amplia muestra de ungulados actuales de hábitat y comportamiento alimentario conocido. Primero realizaron un análisis jerarquizado para identificar la correlación entre la morfología craneomandibular y los hábitats y luego analizaron el comportamiento alimentario dentro de estos. Las especies actuales fueron clasificadas por su preferencia por tres categorías de ambientes -abiertos, mixtos y cerrados- y de acuerdo con el tipo y proporción de cobertura vegetal (Mendoza *et al.*, 2005). Dentro de cada una de estas categorías, las especies fueron subdivididas en cinco comportamientos alimentarios diferentes de acuerdo con la composición vegetal de la dieta: pastadores, intermedios, ramoneadores, frugívoros y omnívoros. Luego calcularon el área de la superficie oclusal de los dientes yugales superiores, siguiendo la metodología propuesta por Vizcaíno *et al.* (2006b) (ver Capítulo VIII) y la relacionaron con la masa corporal mediante ecuaciones alométricas de eje mayor estandarizado (*Standardized Major Axis*).

En primer lugar, los notoungulados fueron clasificados como ungulados de ambientes abiertos y los litopternos y astrapoteros como de ambientes cerrados por el índice de hipsodondia y el largo de la mandíbula (Figura IX.24).

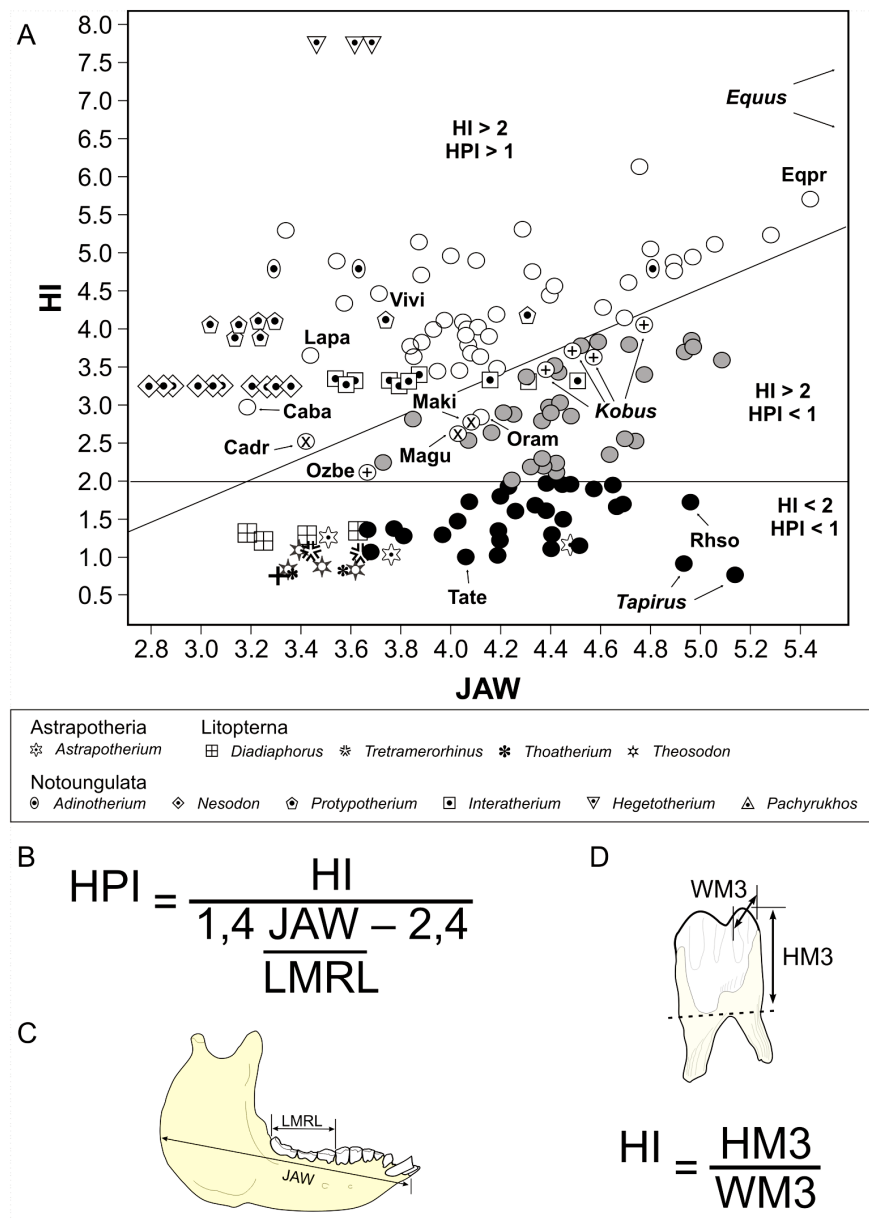


Figura IX.24. A, distribución de 119 ungulados actuales y los ungulados santacrucenses en el morfoespacio definido por el índice de hipsodondia (HI) y el largo relativo de la mandíbula (JAW), que permite la caracterización de las especies de ambientes cerrados (círculos negros), ambientes mixtos (círculos grises) y ambientes abiertos (círculos blancos). Ungulados actuales: *Camelus bactrianus* (Caba), *Camelus dromedarius* (Cadr), *Kobus* (cuatro especies), *Lama pacos* (Lapa), *Lama guanicoe* (Lagu), *Madoqua guentheri* (Magu), *Madoqua kirkii* (Maki), *Oreamnos americanus* (Oram), *Ozotoceros bezoarticus* (Ozbe), *Vicugna vicugna* (Vivi); las especies asociadas a cuerpos de agua están indicadas con una cruz y las ramoneadoras de ambientes abiertos con una equis. B, fórmula matemática del índice de preferencia de hábitat (HPI). C, medidas mandibulares utilizadas en el cálculo de los índices HPI y HI (nomenclatura de Mendoza *et al.*, 2002, 2006); longitud de la serie molar inferior (LMRL) y largo mandibular (JAW). D, medidas dentarias: ancho (WM3) y alto de la corona (HM3) del tercer molar inferior (m3) y fórmula matemática del índice de hipsodondia.

En los ungulados actuales, la relación entre estas variables permite una buena discriminación entre los tres tipos de hábitat. Luego, al analizar dentro de cada tipo de ambiente, los notoungulados son caracterizados en general como pastadores mientras que los litopternos y astrapoteros como ramoneadores (Figura IX.25). Los toxodóntidos y los proterotéridos son los que más se ajustan a un modelo de ungulado herbívoro usando como análogos a los artiodáctilos y perisodáctilos. Asimismo, combinando los resultados con los de uso del sustrato, la hipótesis de un ramoneador de árboles para *Homalodotherium* parece plausible. Entre los tipoterios, es llamativo que ungulados tan pequeños sean caracterizados como pastadores (los artiodáctilos actuales de menor talla son folívoros), en algunos casos incluso exagerando los rasgos morfológicos asociados a este comportamiento en los ungulados actuales. Como vimos en los estudios de uso de sustrato, estos animales tendrían la capacidad de cavar, por lo que este estilo de vida podría afectar ciertas variables. Por ejemplo, la hipsodoncia pudo estar incrementada en mayor medida como respuesta a los elementos abrasivos del sustrato que a la sílice de los pastos. Más aún, recientemente se ha demostrado que en América del Sur este rasgo morfológico apareció en tiempos geológicos anteriores a la generalización de los pastizales, más probablemente correlacionado con la presencia en los ambientes de elementos abrasivos producto del vulcanismo (Strömberg *et al.*, 2013). Además, los tipoterios parecen alejarse bastante de la configuración de un ungulado artiodáctilo-perisodáctilo, asemejándose más a lepóridos, roedores caviomorfos o damanes (orden Hyracoidea), por lo que el marco de referencia comparativo de los análogos actuales debería ser ampliado.

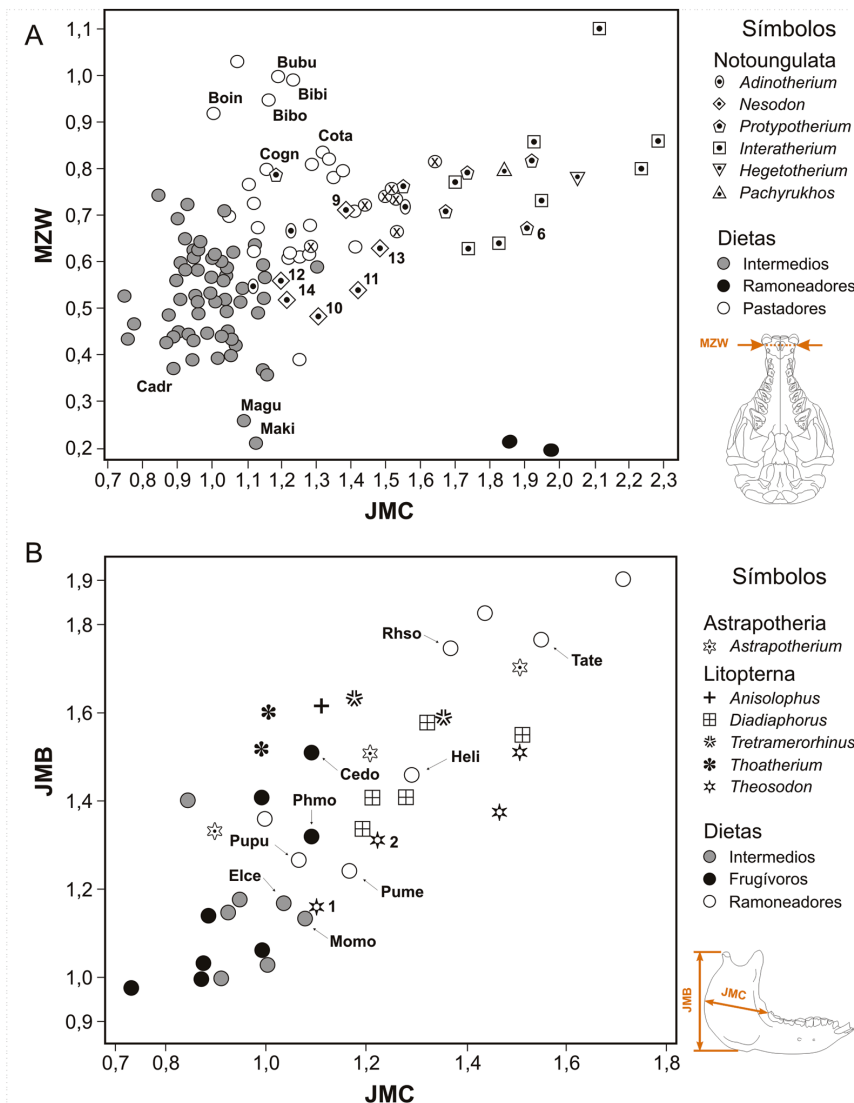


Figura IX.25. A, distribución de 88 ungulados actuales (círculos) habitantes de ambientes abiertos y mixtos y 24 notoungulados (símbolos con un punto) en el morfoespacio definido por el ancho relativo del hocico (MZW) y el ancho máximo del ángulo mandibular (JMC), que permite la caracterización según la alimentación (pastadores, ramoneadores o intermedios). Ungulados actuales: *Equus* spp. (círculos con una cruz), *Camelus dromedarius* (Cadr), *Madoqua guentheri* (Magu), *Madoqua kirkii* (Maki), *Connochaetes gnou* (Cogn), *Connochaetes taurinus* (Cota), *Bison bison* (Bibi), *Bos indicus* (Boin), *Bubalus Bubalus* (Bubu) y *Bison bonasus* (Bibo). B, distribución de 30 ungulados actuales habitantes de ambientes cerrados y 17 ungulados santacrucenses (astrapoteros y litopternos), en el morfoespacio definido por la profundidad del ángulo mandibular (JMB) y el ancho máximo del ángulo mandibular (JMC), que permite una buena caracterización de los ramoneadores (círculos blancos) con respecto a los frugívoros (círculos negros) y de dieta intermedia (círculos grises). Ungulados actuales: *Cephalophus dorsalis* (Cedo), *Elaphodus cephalophus* (Elce), *Hexaprotodon liberiensis* (Heli), *Moschus moschiferus* (Momo), *Philatomba monticola* (Phmo), *Pudu mephistophilus* (Pume), *Pudu puda* (Pupu), *Rhinoceros sondaicus* (Rhso) y *Tapirus terrestris* (Tate).

El caso de *Astrapotherium* es digno de mención también por su peculiar morfología. En primera instancia fue clasificado como omnívoro, debido a que comparte con los cerdos actuales (Suidae) similitudes en la longitud relativa de los premo-lares y largo relativo de la fosa masetérica. Debido a que en otras características la dentición se asemeja a la de un mamífero herbívoro, y asumiendo un sesgo metodológico, los autores decidieron continuar con los análisis tratándolo como un potencial no-omnívoro. De esta manera, los astrapoteros se ubicaron en una posición intermedia en el morfoespacio que caracteriza a los artiodáctilos ramoneadores y a los perisodáctilos de ambientes cerrados.

Los resultados de los análisis del área oclusal (OSA; véase Capítulo VIII) y la superficie dentaria permitieron analizar dos líneas interpretativas. Por un lado evaluaron si las pendientes entre una variable que crece al cubo (masa) contra otra que crece al cuadrado (área) sigue el comportamiento esperado para una relación isométrica (0,6666, véase Capítulo IV). Las rectas de todos los mamíferos herbívoros, o bien los “meridiungulata” o los Notoungulata, presentan alometría positiva, es decir que los animales más grandes poseen mayor superficie oclusal por unidad de masa que la esperada para una relación isométrica (Tabla IX.1). Estos valores son muy similares a los predichos por la potencia de $3/4$ de la Ley de Kleiber (véase Capítulo IV) o por la relación de estas variables con el metabolismo. Como se mencionó en el Capítulo VIII, existe una relación entre la superficie oclusal y la tasa metabólica, por lo que Cassini *et al.* (2012) interpretaron que los ungulados santacruceses (a diferencia de los xenartros; véase Vizcaíno *et al.*, 2006b) tendrían tasas metabólicas basales similares a los mamíferos euterios.

Por otro lado, analizando los residuos de la regresión (la parte de los datos no explicada por la variable dependiente) encontraron que entre los ungulados actuales los perisodáctilos registran valores positivos, mientras que los correspondientes a artiodáctilos ruminantes son negativos (Figura IX.26). Esto fue interpretado como evidencia de una mayor capacidad de procesamiento en la cavidad oral a favor de los perisodáctilos. En estos animales el alimento es masticado una sola vez, mientras que los ruminantes poseen un sistema digestivo más eficiente en el que el alimento es regurgitado y vuelto a procesar en la boca en una segunda ronda. Los autores postularon que el paralelismo observado en los ungulados santacruceses sugiere que los Litopterna requerirían mayor tiempo de procesamiento en la cavidad oral que los Notoungulata y Astrapotheria.

Taxon	Nro. spp.	Rango de masas	R ²	Ord. ^a	Pend.	Tend	Residuos
Mammalia	51	0,084-4637	0,958	1,448	0,716	+	X<G,Af,U
“Euungulata”	30	12,00-3729	0,845	1,518	0,691	iso	A<P
† Meridiungulata	17	1,67-922	0,953	1,453	0,795	+	N<L
† Litopterna	7	14,74-158	0,694	2,074	0,526	iso	
† Notoungulata	9	1,67-738,6	0,991	1,407	0,788	+	Tx=Ty

Tabla IX.1. Resultados de la regresión para el área de superficie oclusal y la masa corporal transformadas a logaritmos. Parámetros más comunes de las regresiones del eje mayor estandarizado (SMA) para cada grupo: R², estimadores del coeficiente alométrico (pendiente) y de la constante de normalización (Ord.^a, ordenada al origen). El análisis de residuos expresa las diferencias significativas ($p < 0,001$) entre los grupos. Debido al uso de los logaritmos la recta corta al eje y en x igual a cero, que corresponde a una masa de 1 kg (cero es el logaritmo decimal de 1). Abreviaturas: Tend, tendencia alométrica; iso, isometría cuando la pendiente no difiere del valor esperado de 2/3; + alometría positiva cuando la pendiente fue significativamente superior al valor de 2/3 y - cuando la pendiente fue significativamente inferior al valor teórico de 2/3. A = Artiodactyla, Af = Afrotheria, U = “Euungulata”, G = Glires, L = Litopterna, N = Notoungulata, P = Perissodactyla, Tx = Toxodontia, Ty = Tytotheria, X = Xenarthra.

En suma, la partición del nicho herbívoro en el ensamble de ungulados nativos está basada en el uso diferencial de ambientes abiertos, mixtos y cerrados y en la diferenciación de la dieta reflejada principalmente en tres atributos biológicos: (1) tamaño corporal, (2) forma y función de los rasgos craneo-dentarios y (3) requerimientos energéticos o fisiología de la digestión. Las hipótesis y reconstrucciones paleobiológicas de Cassini *et al.* (2012b) han sido contrastadas en varios artículos recientes de Cassini y colaboradores (Cassini *et al.*, 2012a, Cassini y Vizcaíno, 2012, Cassini, 2013) en los que se

han incorporado métodos basados en *landmarks* para estimar la masa corporal, análisis biomecánicos del aparato masticatorio, ecomorfológicos y morfogeométricos tridimensionales del cráneo y mandíbula, en línea con las metodologías desarrolladas a lo largo de este libro.

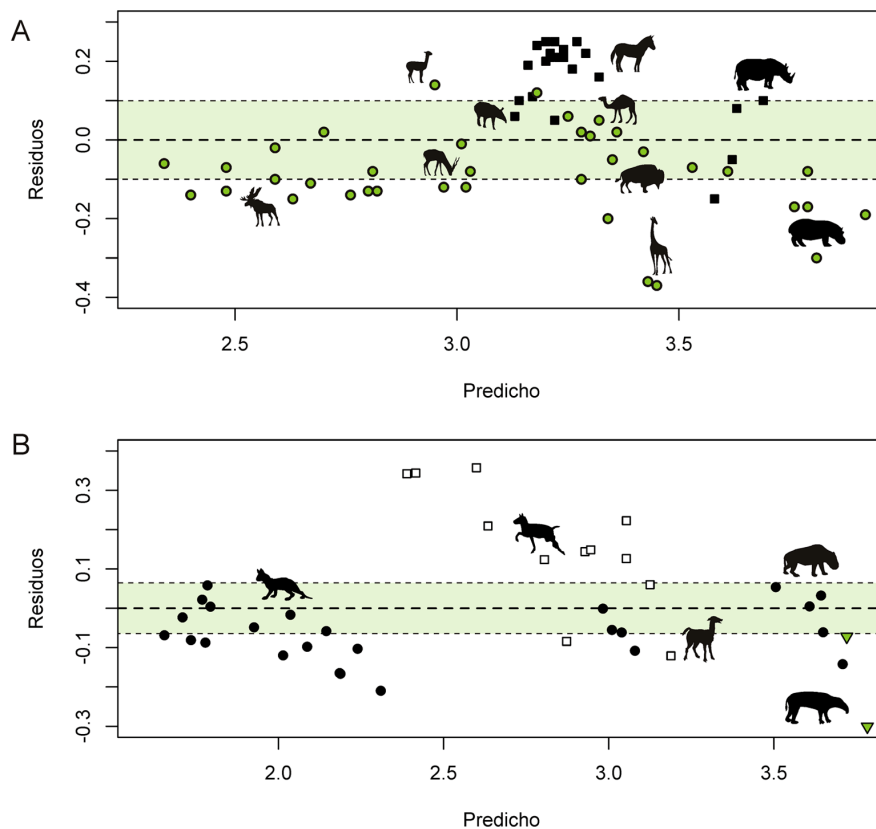


Figura IX.26. Análisis gráficos de los residuos de las regresiones. A, “Euungulata” actuales, Artiodactyla (círculos verdes) y Perissodactyla (cuadrados negros). B, ungulados santacrucenses, Notoungulata (círculos negros), Litopterna (cuadrados blancos) y Astrapotheria (triángulos invertidos verdes).

Marsupiales carnívoros

Durante el Santacrucense, el gremio de los mamíferos depredadores estaba ocupado principalmente por marsupiales Sparassodonta, siendo el momento de mayor diversidad del grupo (Figura IX.27). Prevosti *et al.* (2012) revisaron su paleoecología. En general, los esparasodontes fueron mayormente hipercarnívoros, con diferentes preferencias de sustrato y habilidades locomotoras (desde trepadores a terrestres cursoriales) y un amplio rango de tamaños corporales (desde 1 kg hasta casi 100 kg).

En la Formación Santa Cruz se registran 11 especies pertenecientes a 10 géneros (Figura IX.27): seis Hathliacynidae (*Acyon tricuspidatus*, *Cladosictis patagonica*, *Sipalocyon gracilis*, *Sipalocyon obusta*, *Pseudonotictis pusillus* y *Perathereutes pungens*) y cinco Borhyaenoidea (*Prothylacynus patagonicus*, *Lycopsis torresi* y tres Borhyaenidae, *Borhyaena tuberata*, *Acrocyon sectorius* y *Arctodictis munizi*).

Prevosti *et al.* (2012) calcularon la masa corporal mediante ecuaciones alométricas utilizando el tamaño del centroide a partir de análisis morfogeométricos de elementos postcraneos (Ercoli, 2010; Ercoli y Prevosti, 2011). Para algunas especies que no conservaban restos postcraneos o cuando los restos eran muy fragmentarios debieron recurrir a estimaciones basadas en la dentición (Vizcaíno *et al.*, 2010). Para corregir el sesgo impuesto por los patrones filogenéticos

utilizaron análisis de regresiones de autovectores filogenéticos (PVR; Diniz-Filho *et al.*, 1998). Los resultados señalan un rango de tamaños entre 1 kg y cerca de 40 kg, con una buena separación entre las especies (Tabla IX.2).

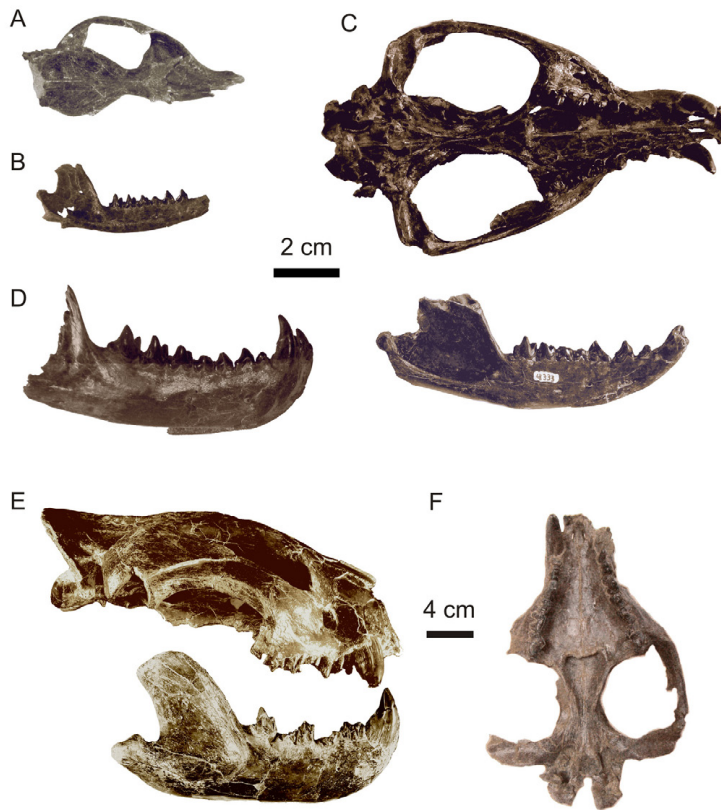


Figura IX.27. Marsupiales esparasodontes santacruceses. A, cráneo de *Sipalocyon gracilis* (MPM-PV 4316); B, mandíbula de *Perathereutes pungens?* (MPM-PV 4322; Museo Regional Provincial Padre M.J. Molina, Río Gallegos); C, cráneo (MPM-PV 4326) y mandíbula (MPM-PV 4333) de *Cladosictis patagonica*; D, mandíbula de *Prothylacynus patagonicus* (MPM-PV 4318); E, Cráneo y mandíbula de *Arctodictis munizi* (CORD-PZ-1210-1/5; Museo Paleontología, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba); F, cráneo de *Borhyaena tuberata* (FMNH P 13252; Field Museum of Natural History, Chicago, EEUU).

	Taxon	Masa corporal	RGA
BORHYAENIDAE	<i>Arctodictis munizi</i>	>37,00 ^a	0
	<i>Borhyaena tuberata</i>	36,40 ^b	0
	<i>Prothylacynus patagonicus</i>	31,79 ^b	0,17
	<i>"Lycopsis" longirrostrus</i>	29,77 ^b	
	<i>Lycopsis torresi</i>	20,07 ^a	0,30
	<i>Acrocyon sectorius</i>	11,49 ^a	0
HATHLIACYNIDAE	<i>Cladosictis patagonica</i>	6,60 ^b	0,17
	<i>Acyon tricuspidatus</i>	4,30 ^a	0,30
	<i>Sipalocyon gracilis</i>	2,11 ^b	0,33
	<i>Sipalocyon obusta</i>	2,06 ^a	0,27
	<i>Pseudonotictis pusillus</i>	1,17 ^b	0,30
	<i>Perathereutes pungens</i>	1,00 ^a	0,34

Tabla IX.2. Estimaciones obtenidas para la masa corporal en kg y el área de moliente relativa (RGA) del último molar inferior (m4) de los esparasodontes santacruceses.

^a Estimaciones basadas en medidas dentarias; ^b estimaciones basadas en el tamaño del centroide. *Arctodictis munizi* es la especie más grande, seguida por *Borhyaena tuberata* y luego por las especies de *Prothylacynus*, *Lycopsis*, *Acrocyon*, *Cladosictis*, *Acyon*, *Sipalocyon*, *Pseudonotictis* y *Perathereutes*.

Las especies más grandes están claramente separadas por tamaño, siendo esto menos evidente entre las más pequeñas (las especies de *Sipalocyon* son similares en tamaño y lo mismo se observa entre *Peratheresutes* y *Pseudonotictis*). Los autores resaltan que, así, en el Santacrucense no habría mamíferos depredadores con una masa corporal superior a 100 kg, un patrón que contrasta con la mayoría de las comunidades actuales y extinguidas de mamíferos placentarios (por ejemplo Van Valkenburgh, 1985, 1999; Fariña, 1996; Prevosti y Vizcaíno, 2006), pero es similar a algunos ecosistemas actuales de América del Sur, como por ejemplo Patagonia.

Para inferir preferencia y uso de sustrato recurrieron a la morfometría geométrica, utilizando una amplia base de datos de mamíferos actuales que incluyó más de 200 especímenes de más de 100 especies de marsupiales (Didelphimorphia y Dasyuroidea) y placentarios carnívoros (familias Canidae, Ursidae, Felidae, Mustelidae, Mephitidae, Viverridae y Herpestidae). Clasificaron a las especies actuales como arborícolas (las que viven mayormente en los árboles y solo rara vez descienden a la tierra), trepadoras (en inglés *scansorial*, las que se mueven en el suelo y en los árboles y tienen buenas habilidades para escalar, pero llevan a cabo una gran parte de su vida en el suelo), terrestres (aquellas que se mueven principalmente en el suelo y nunca, o solo ocasionalmente, trepan o cavan), cursoriales (aquellas que se mueven casi exclusivamente en el piso y pueden realizar carreras largas y rápidas y cavar de vez en cuando), semiacuáticas (las que nadan con frecuencia o siempre) y semifosoriales (las que cavan frecuentemente). Encontraron que los esparasodontes santacrucenses habrían sido diversos en sus capacidades locomotoras y utilización del hábitat (Figura IX.28). Las especies de *Prothylacynus*, *Cladosictis*, *Sipalocyon* y *Pseudonotictis*, por ejemplo, habrían tenido considerable movilidad en las articulaciones, en especial para la supinación de la extremidad anterior, asemejándose a los carnívoros trepadores actuales como los prociónidos (por ejemplo, el coatí *Nasua*) y los vivéridos. *Prothylacynus* habría tenido capacidad de prensión en los miembros anteriores, que eran incluso más desarrollados que en *Cladosictis*, *Sipalocyon* y *Pseudonotictis*. Sin embargo, la morfología de la tibia de *Prothylacynus* sugiere movimientos más restringidos que en los taxones actuales totalmente arborícolas (por ejemplo el vivérido *Arctictis binturong*; Muizon, 1998). La morfología de las extremidades de *Borhyaena* y *Artodictis* es comparable con la de taxones estrictamente terrestres, debido al pequeño epicóndilo medial y una tróclea humeral más grande.

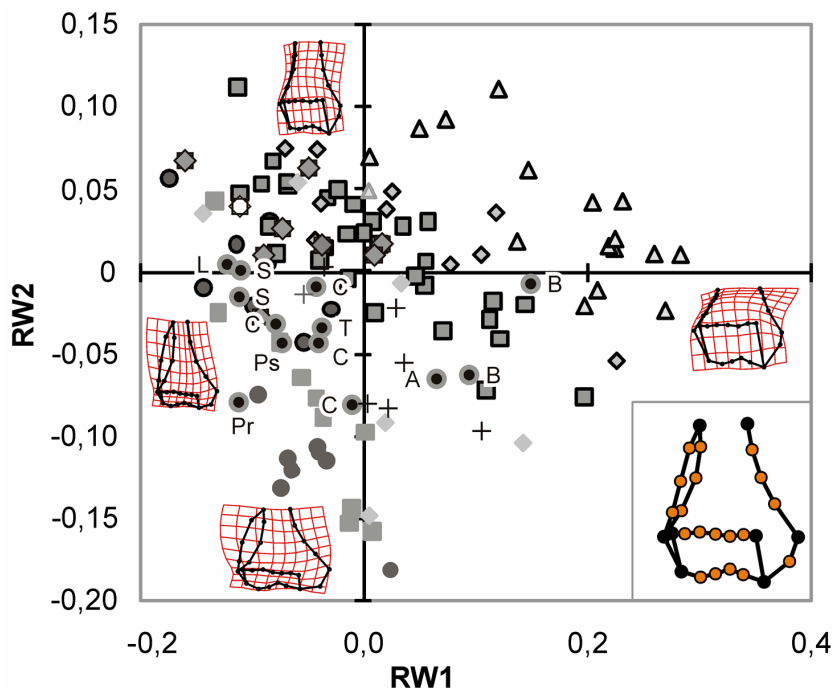


Figura IX.28. Morfoespacio del análisis de la vista anterior de la epífisis distal del húmero de marsupiales esparasodontes y placentarios carnívoros definido por los dos primeros *Relative Warps* (RW). Símbolos: ▲ marsupial cursorial; △ Carnívora cursorial; ◇ marsupial semifosorial; ◆ Carnívora semifosorial; ◆ marsupial terrestre; ◇ Carnívora terrestre; ■ marsupial escansorial (trepador); ■ Carnívora escansorial; ● marsupial arborícola; ● Carnívora arborícola; + marsupial semiacuático; + Carnívora semiacuático; ● Sparassodonta: Ah, *Acyon herrerarae*; Amy, *Acyon myctoderos*; As, *Arctodictis sinclairi*; Amu, *Arctodictis munizi*; B, *Borhyaena tuberata*; C, *Cladosictis patagonica*; L, "*Lycopsis*" *longirostris*; Pe, *Peratheresutes pungens*; Pr, *Prothylacynus patagonicus*; Ps, *Pseudonotictis pusillus*; S, *Sipalocyon gracilis*, y Th, cf. *Thylacosmilus* / *T. atrox*. Modificado de Prevosti et al., 2012.

Para inferir la dieta, realizaron un análisis de morfometría geométrica de la mandíbula y aplicaron un índice morfométrico al último molar inferior. Para el análisis de morfometría geométrica utilizaron también una amplia muestra de carnívoros actuales, tanto marsupiales como placentarios. Estos fueron clasificados como hipercarnívoros (aquéllos que se alimentan principalmente de carne de otros vertebrados), mesocarnívoros (se alimentan principalmente de otros vertebrados, por lo general más pequeños que ellos mismos, pero también de plantas e invertebrados), omnívoros (se alimentan principalmente de plantas e invertebrados), herbívoros (se alimentan principalmente de materia vegetal) e insectívoros (se alimentan principalmente de insectos). Estas categorías se utilizaron en los análisis discriminante y canónico (misma probabilidad para cada grupo de dieta), usando valores de los *Relative Warps*, (un tipo de componentes principales de la distribución de las configuraciones de *landmarks*) para inferir la dieta de los esparasodontes santacruceses. Identificaron dos grupos (Figura IX.29). Uno que se superpone con los hipercarnívoros actuales y está formado por las especies de *Borhyaena*, *Artodictis*, *Cladosictis* y *Prothylacynus*, agrupadas por la presencia de dentarios cortos y profundos y una fosa masetérica desplazada anteriormente. El otro grupo, que se solapa con los omnívoros, mesocarnívoros e insectívoros actuales, incluye las especies de *Peratheresutes*, *Sipalocyon*, probablemente *Acyon* y *Pseudonotictis*, con dentarios más bajos y largos. Este patrón es claro utilizando la muestra de marsupiales, pero en el análisis incluyendo placentarios un espécimen de *Cladosictis* se coloca cerca de *Sipalocyon* en un área dominada por los no-hipercarnívoros, mientras que los otros se colocan con los hipercarnívoros. Funciones discriminantes, con porcentajes de reclasificación correcta entre 69,59% y 79,39%, clasifican a los miembros del primer grupo como hipercarnívoros y a los del segundo grupo parcialmente como omnívoros o insectívoros. La forma del dentario es el parámetro discriminativo más importante en estas funciones, y por lo tanto, explica por qué los esparasodontes con una dentición hipercarnívora pero con dentarios más generalizados no se clasifican como hipercarnívoros. De acuerdo con Prevosti *et al.* (2012) sus resultados coinciden con hipótesis previas de que *Artodictis munizi* y probablemente *Borhyaena tuberata* (Marshall, 1977, 1978; Argot, 2004; Forasiepi *et al.*, 2004) podrían haber sido carroñeros al menos de manera oportunista.

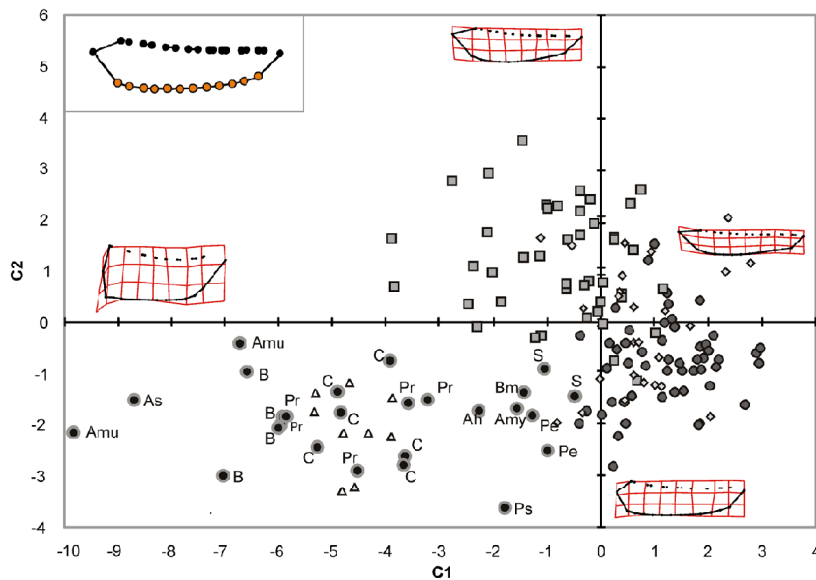


Figura IX.29. Morfoespacio definido por los dos primeros ejes canónicos (C) del análisis de discriminante de la configuración de *landmarks* de la rama alveolar mandibular en marsupiales. Símbolos: \triangle hipercarnívoro; \diamond mesocarnívoro; \square omnívoro; \bullet insectívoro; \triangle herbívoro; \bullet Sparassodonta: Ah, *Acyon herrerae*; Amu, *Arctodictis munizi*; Amy, *Acyon myctoderos*; As, *Arctodictis sinclairi*; B, *Borhyaena tuberata*; Bm, *Borhyaenidium musteloides*; C, *Cladosictis patagonica*; L, "*Lycopsis*" *longirostris*; Pr, *Prothylacynus patagonicus*; Pe, *Peratheresutes pungens*; Ps, *Pseudonotictis pusillus*; S, *Sipalocyon gracilis*. Modificado de Prevosti *et al.*, (2012).

El índice morfométrico que utilizaron, Área de Molienda Relativa (RGA, por su sigla en inglés, *Relative Grinding Area* adaptado de Van Valkenburgh, 1989) mide el desarrollo relativo del talónido en el último molar inferior (m4):

$$\text{RGA} = \text{raíz cuadrada del área de talónido} / \text{longitud del trigónido}$$

En el caso de especies extinguidas, un taxón se considera hipercarnívoro cuando el índice RGA es inferior a 0,48; mesocarnívoro cuando el índice varía entre 0,48 y 0,54 y omnívoro cuando es mayor que 0,54 (Prevosti *et al.*, 2013). Los resultados indican que todos los esparasodontes santacruceses son comparables a los marsupiales y placentarios actuales hipercarnívoros (Tabla IX.2).

Los autores concluyeron que el gremio de mamíferos depredadores santacruceses estaba conformado por taxones hipercarnívoros con especializaciones morfológicas que sugieren partición del uso del recurso trófico. La mayoría de los hatliacínidos (por ejemplo, *Sipalocyon*, *Perathereutes* y *Pseudonotictis*) tienen mandíbulas largas y bajas y talónidos bien desarrollados, lo que indica una dieta menos hipercarnívora que la mayoría de boriénoideos. En el otro extremo, los boriénidos, que son más grandes (*Borhyaena* y *Artodictis*), tienen mandíbulas más robustas y los molares inferiores prácticamente carecen de talónidos, lo que se relaciona con una hipercarnivoría extrema y la capacidad, al menos oportunista, para carroñear. Estos autores no encontraron aceptable la analogía de los esparasodontes con algunos carnívoros placentarios (por ejemplo, cánidos, úrsidos y mefitidos). Asimismo, concluyeron que la diversidad de esparasodontes santacruceses es similar a la observada en comunidades de hipercarnívoros placentarios actuales y del pasado.

Finalmente, Prevosti *et al.* (2012) avanzaron un paso más hacia la integración paleosinecológica, considerando los tamaños corporales de los consumidores primarios estudiados en otros capítulos del volumen, para proponer las relaciones tróficas de los esparasodontes santacruceses (Figura IX.30).

Así, interpretaron que *Artodictis munizi* y *Borhyaena tuberata* habrían cazado mamíferos de una amplia gama de tamaños, desde roedores (por ejemplo *Neoreomys* de aproximadamente 4 kg), los pequeños xenartros (por ejemplo armadillos de 8 a 11 kg), pequeños notoungulados (por ejemplo interatéridos de unos 3 kg), hasta los juveniles de los mamíferos más grandes santacruceses (por ejemplo *Astrapotherium*, con adultos de casi una tonelada). Según los autores, la presa más accesible habría ocupado un rango de tamaño corporal que oscilaba entre 20 y 150 kg, incluyendo perezosos (por ejemplo *Hapalops* y *Euchloeops*: 35-85 kg), toxodóntidos (por ejemplo *Adinotherium*: 100 kg) y litopternos (por ejemplo *Thoatherium* y *Diadiaphorus*: 24-82 kg). *Prothylacynus* y *Lycopsis* pueden haber tenido dietas similares a *Artodictis* y *Borhyaena*, pero probablemente los toxodóntidos y astrapoterios adultos estaban más allá de sus capacidades de captura y la presa común más probable habrían sido perezosos, armadillos (por ejemplo *Proeutatus*: 15 kg), litopternos y hegetotéridos (por ejemplo *Hegetotherium*: 8 kg). Las presas potenciales de *Acrocyon* habrían incluido pequeños litopternos (por ejemplo *Licaphrium* y *Thoatherium*: 18-24 kg), hegetotéridos, interatéridos, roedores, pequeños armadillos (por ejemplo *Stenotatus* y *Prozaedyus*: 1-4 kg) y primates (*Homunculus*: 2,7 kg). Los esparasodontes pequeños probablemente concentraban su dieta en roedores pequeños (por ejemplo *Eocardia* y *Stichomys*: 0,16 a 0,79 kg), interatéridos y pequeños marsupiales (por ejemplo *Palaeothentes*: 0,08 hasta 0,36 kg). En particular, los hatliacínidos más grandes, *Cladosyctis* y *Acyon*, habrían depredado con más frecuencia pequeños armadillos, roedores más grandes (por ejemplo, *Neoreomys*) y primates (*Homunculus*).

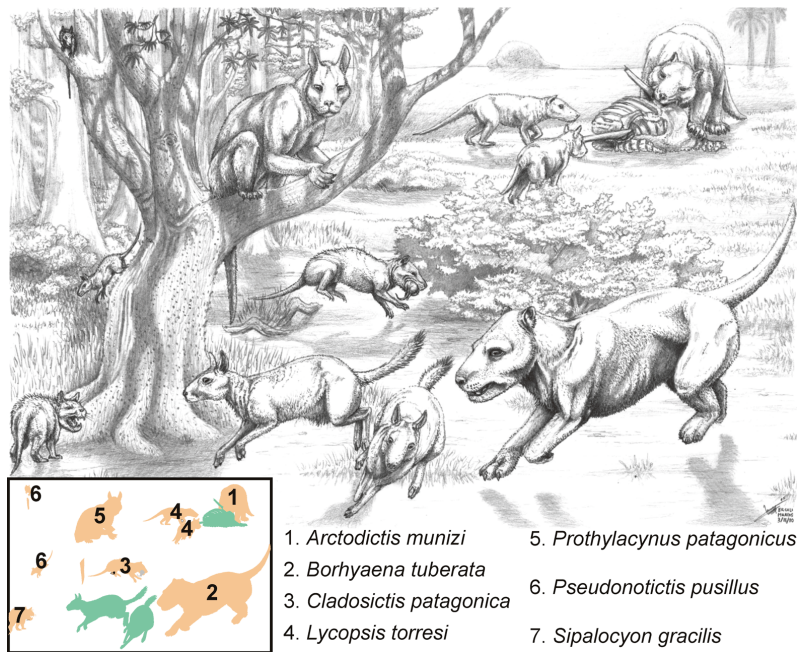


Figura IX.30. Reconstrucción del gremio de los marsupiales esparasodontes santacruceses. Modificado de Prevosti *et al.* (2012).

Paleosinecología

En la línea que se plantea en este libro, en el capítulo de síntesis paleoecológica del volumen mencionado, Kay *et al.* (2012) hicieron hincapié en la distinción, a menudo infravalorada, entre dos tipos de información. En primer lugar, la reconstrucción paleoecológica en el sentido de la utilización de evidencia abiótica y biótica para reconstruir parámetros ambientales de la Formación Santa Cruz, como la precipitación media anual y la temperatura. En segundo lugar, el entendimiento de la paleoecología de las distintas especies con base en sus características de adaptación, como el tamaño corporal, la dieta y la locomoción y preferencia de sustrato (paleoautoecología) y la reconstrucción, a partir de las características generales de estos nichos, de la fauna de la Formación Santa Cruz en su conjunto (paleosinecología).

Para evitar los efectos de una promediación significativa, el estudio se centró en una serie de localidades acotadas geográfica y temporalmente. El área correspondió a unos 15 km de afloramientos de la zona intermareal de la costa atlántica al sur del Río Coyle (provincia de Santa Cruz), puesto que la información tefrocronológica indicó que las localidades en esa zona, a las que se denominó en conjunto como FL 1–7 (Figura IX.11), representaban un lapso temporal restringido (entre aproximadamente 17,4 – 17,5 Ma). Con fines heurísticos, identificaron dos enfoques de análisis, **específicos y sintéticos**, para la reconstrucción del paleoambiente y la paleoecología.

Enfoques específicos

Los **enfoques específicos** consistieron en examinar indicadores abióticos y bióticos, ya sean icnofósiles, taxones o grupos de taxones con hábitos similares, comparando la abundancia de la distribución con la que tienen actualmente. Por ejemplo, ¿cuáles son las posibles causas “ecológicas” para la presencia de mamíferos mirmecófagos (osos hormigueros y armadillos) o de la ausencia de cocodrilos en el Santacrucesense? Este enfoque no es central a los fines de este libro, por lo que lo tratamos brevemente.

Varios taxones registrados (por ejemplo, palmeras, la rana *Calyptocephalella*, el lagarto *Tupinambis*, el oso hormiguero *Protamandua* y el primate *Homunculus*) indican claramente que el clima de FL 1–7 era mucho más cálido y húmedo que

en la actualidad. La presencia de árboles y de aves y mamíferos que actualmente habitan en bosques (halcón reidor, puercoespines, ratas espinosas, perezosos, marsupiales trepadores y monos) apoya esta conclusión. La aparición de moldes calcáreos de raíces en paleosuelos indica alta estacionalidad de las precipitaciones, con inviernos fríos y húmedos y veranos secos y cálidos. Se registran también gramíneas y una serie de taxones de vertebrados (aves terrestres gigantes, muchos notoungulados, gliptodontes y armadillos) que estarían adaptados a ambientes abiertos. El examen de los elementos sedimentológicos, icnológicos, de la flora y la fauna, en conjunto, sugiere para FL 1–7 un paisaje consistente en un mosaico de bosques abiertos templado-húmedos y semiáridos, con lagunas en algunas zonas e inundaciones temporales en otras, que promovían la formación de marismas con mezcla de herbáceas y gramíneas.

Enfoques sintéticos

Como primer paso, Kay *et al.* (2012) compararon la **riqueza de especies** de FL 1-7 con la de 25 faunas de mamíferos actuales de diferentes regiones de América del Sur, desde el ecuador hasta Patagonia, en ambientes que varían en precipitaciones, temperatura y la composición de la vegetación. De estas, solo cinco se encuentran al sur del Trópico de Capricornio, fuera de los límites de las zonas tropicales. Los dos conjuntos se comportan de manera muy diferente: en los trópicos, existe una fuerte relación entre la precipitación y la riqueza total de especies, mientras que en las faunas más al sur no se encontró relación entre esas variables. En FL 1-7 se identificaron 49 especies de mamíferos, riqueza mucho mayor que la de cualquiera de las faunas patagónicas actuales consideradas, independientemente de las precipitaciones. Al confrontar esta fauna santacrucense con las tropicales, se infiere una precipitación anual de alrededor de 1500 mm (Figura IX.31A).

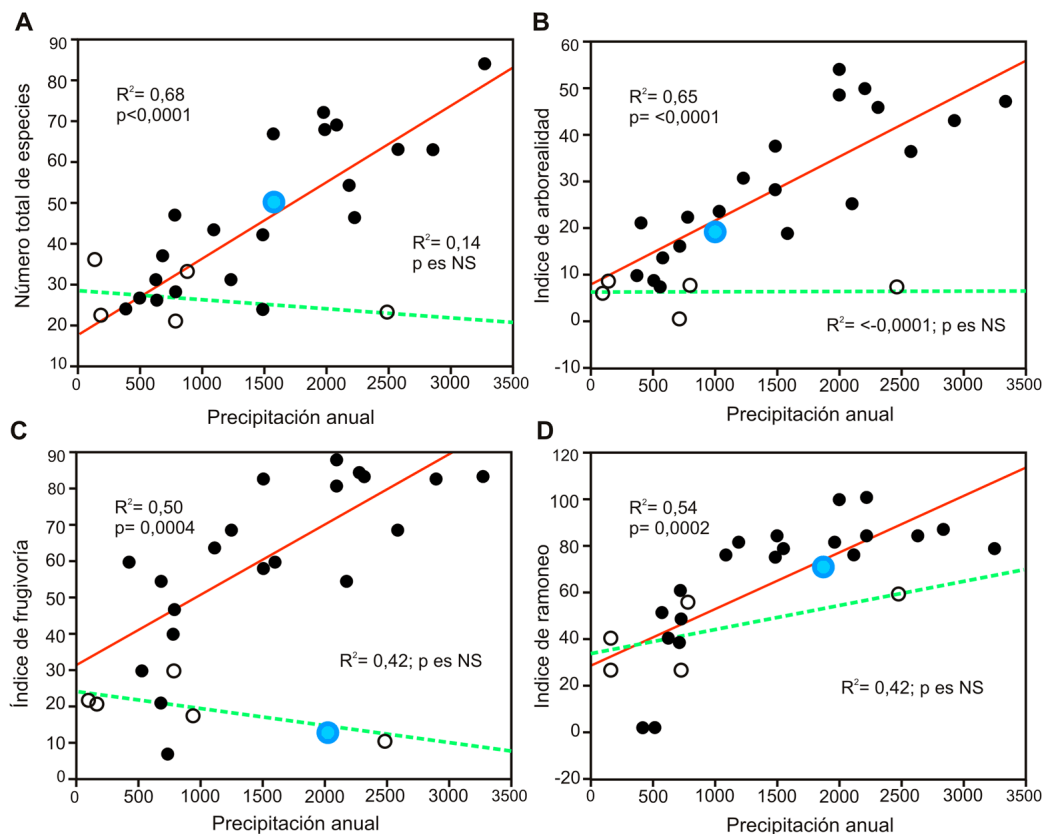


Figura IX.31. Precipitación, riqueza específica e índices de nicho. A, precipitación versus riqueza específica total de mamíferos no voladores. Se indican los valores de P; NS = no significativo. B, precipitación versus índice de arborealidad. C, precipitación versus índice de frugivoría. D, precipitación versus índice de ramoneo. Los círculos negros representan faunas dentro de la zona tropical (N = 20); los círculos blancos representan faunas fuera de la zona tropical (N = 5); las líneas representan el ajuste por mínimos cuadrados para las especies tropicales (línea sólida roja) y las especies extratropicales (línea punteada verde). El círculo azul indica la ubicación de la fauna FL 1–7.

Luego se enfocaron en reconstruir la **estructura de nicho** identificando el número de especies presentes y agrupándolas en categorías de tamaño corporal, preferencia y uso del sustrato y alimentación (véase Cuadro de texto). Utilizaron estas categorías para calcular cuatro indicadores del número de especies dentro de un gremio (es decir, con una especialización de nicho particular) con respecto al número total de especies y a las proporciones entre consumidores primarios y secundarios: índice de arborícolas, índice de frugívoros, índice de ramoneadores y cociente depredador/presa.

Según lo indicado por el índice de arborícolas, las localidades tropicales con precipitación más alta tienen más especies arborícolas y escansoriales, pero esta relación no se mantiene para localidades extratropicales (Figura IX.31B). La fauna de FL 1-7 sigue el patrón de una fauna tropical con alrededor de 1500 mm de lluvia por año.

Con respecto a la dieta, el número y la proporción de especies en diferentes nichos alimenticios entre las comunidades actuales varía mucho con respecto a las precipitaciones. La proporción de los frugívoros en comparación con otros consumidores primarios es mayor en climas húmedos que en secos (Figura IX.31C). Del mismo modo, el número de ramoneadores (folívoros) en relación con el número de herbívoros es mayor en localidades húmedas que en secas (Figura IX.31D).

El índice de ramoneadores en FL 1-7 sería típico de precipitaciones en el rango de 1500 mm anuales. Por otro lado, el índice de frugívoros es muy bajo (Figura IX.31C), indicando que si la fauna de FL 1-7 era tropical, las lluvias serían inferiores a 500 mm anuales. Este índice es muy similar a lo que vemos en cualquier fauna de alta latitud, independientemente de las precipitaciones. Los autores especularon que el bajo número de "frugívoros" es una consecuencia de la extrema estacionalidad de la producción de frutos en estas latitudes y no un indicador de la escasez de precipitaciones, como podría inferirse por analogía con faunas de bajas latitudes. Como alternativa, los frutos pueden haber estado presentes, pero los frugívoros eran aves en lugar de mamíferos, muchas de las cuales eran especies migratorias. Esto explicaría en gran medida la escasez de su registro, además del potencial de preservación mucho menor en comparación con los mamíferos.

CATEGORÍAS E ÍNDICES UTILIZADOS PARA LA RECONSTRUCCIÓN DE LA ESTRUCTURA DE NICHOS DE LA FORMACIÓN SANTA CRUZ

Categorías de masa corporal: (I) 10 a 100 g, (II) 100 g a 1 kg, (III) 1 a 10 kg, (IV) 10 a 100 kg, (V) 100 a 500 kg y (VI) > 500 kg.

Categorías de preferencias del sustrato y locomotoras: A, arborícola; A(T), arborícola y terrestre (scansorial); T(A), terrestre y ambulatoria; T(C), terrestre y cursorial; T(F), terrestre y cavador; SAQ, semi-acuático.

Categorías de alimentación: V, vertebrados, S(I), carroña e insectos, S(Tu), carroña y tubérculos, S(L), carroña y hojas; MYR, termitas y hormigas; I(F) insectos y fruta o néctar; F(I), frutos e invertebrados; S, pequeñas semillas de hierbas y otras plantas; F(L), frutas y hojas; L, hojas (= hojas dicotiledóneas, yemas, brotes no incluyendo pastos, que tienen un contenido de sílice muy alto); G, tallos y hojas de pastos (pastadores).

Índice de arborícolas: expresa la proporción de especies arborícolas en el número total de especies no-voladoras:

$$100 * [(A + 0.5 A(T)) / (A + A(T) + SAQ + T)]$$

Índice de frugívoros: expresa la proporción de especies frugívoras en el número total de especies herbívoras en una fauna:

$$100 * [(F(I) + S + F(L)) / (F(I) + S + F(L) + L + G)]$$

Índice de ramoneadores: expresa la proporción de especies ramoneadoras o comedoras de hojas en el número total de especies herbívoras en la fauna:

$$100 * [(L) / (L + G)]$$

Cociente depredador/presa: expresa la proporción de consumidores secundarios:

$$[\text{Número de insectívoros (incluyendo termitófagos) + carnívoros + carroñeros}] / \text{número de herbívoros}$$

En lo referente a las proporciones entre depredadores y presas, entre las faunas actuales de América del Sur la riqueza de depredadores es proporcionalmente mayor, cuando la precipitación anual disminuye: las localidades más secas tienen un mayor número de especies de depredadores para el número de especies presa (Figura IX.32). Aunque el cociente depredador/presa se ajusta más débilmente que los demás, aún produce valores de precipitación mayores a 1000 mm anuales para FL 1-7. Esta proporción depredador/presa no está en desacuerdo con lo esperado, teniendo en cuenta que la riqueza de especies y otras medidas/variables de nicho sugieren niveles similares de lluvia.

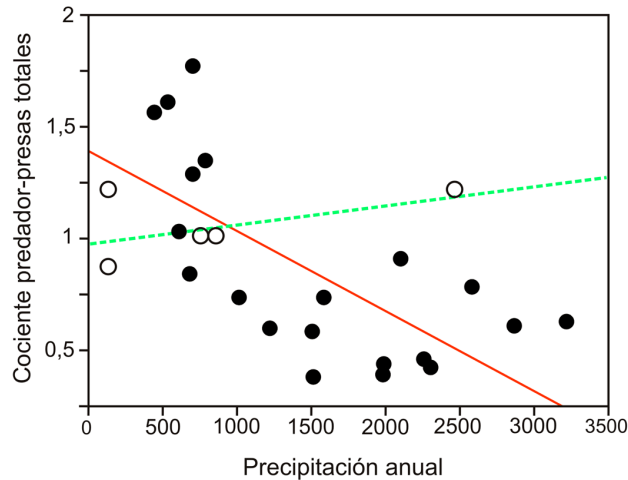


Figura IX.32. Precipitación versus cociente depredador/presa. Los círculos negros representan faunas dentro de la zona tropical (N = 20); los círculos blancos representan faunas fuera de la zona tropical (N = 5); las líneas representan el ajuste por mínimos cuadrados para las especies tropicales (línea sólida roja) y extratropicales (línea punteada verde).

Los índices y variables podrían correlacionarse entre sí y con las lluvias y, por lo tanto, no serían estimadores estadísticamente independientes de las precipitaciones. Kay *et al.* (2012) examinaron este problema en las 25 faunas actuales mediante un análisis de componentes principales (PCA) combinando ocho de estos factores: abundancia de consumidores primarios, la proporción depredador/presa, tres índices de nicho y tres resultados de cenogramas (no tratados en esta sección).

En el PCA, dos factores explicaron casi el 82% de la varianza total, con el primero explicando el 71,2% de la varianza (Figura IX.33; Tablas IX.3 y 4). Las cargas positivas de factores en PC1 incluyeron todos los índices y la riqueza total de consumidores primarios. Las cargas negativas de los factores fueron para los valores absolutos de los cenogramas y para la relación depredador/presa. En otras palabras, las localidades con más precipitaciones tienden a tener más frugívoros, menos herbívoros y más especies arborícolas, pero números correspondientemente más bajos de especies de presas en comparación con el número de depredadores y valores absolutos más bajos de los tres resultados de cenograma. El valor de las puntuaciones de los factores en el PC1 mostró una fuerte correlación con la precipitación (r^2 0,56) y predijo una precipitación anual de 1579 mm (Figura IX.33B). Varios de los índices y las medidas de la riqueza se correlacionaron significativamente con las lluvias, aunque ninguno parece estar correlacionado con la temperatura media anual o con cuán abierto es el ambiente. En el espacio multivariado de PCA, FL 1-7 se acercó más a cuatro faunas actuales de sitios subtropicales, con un mosaico de vegetación de sabanas y bosques en galería con palmas adyacentes a los ríos, a menudo con inundaciones estacionales, pero también con seis meses de estación seca.

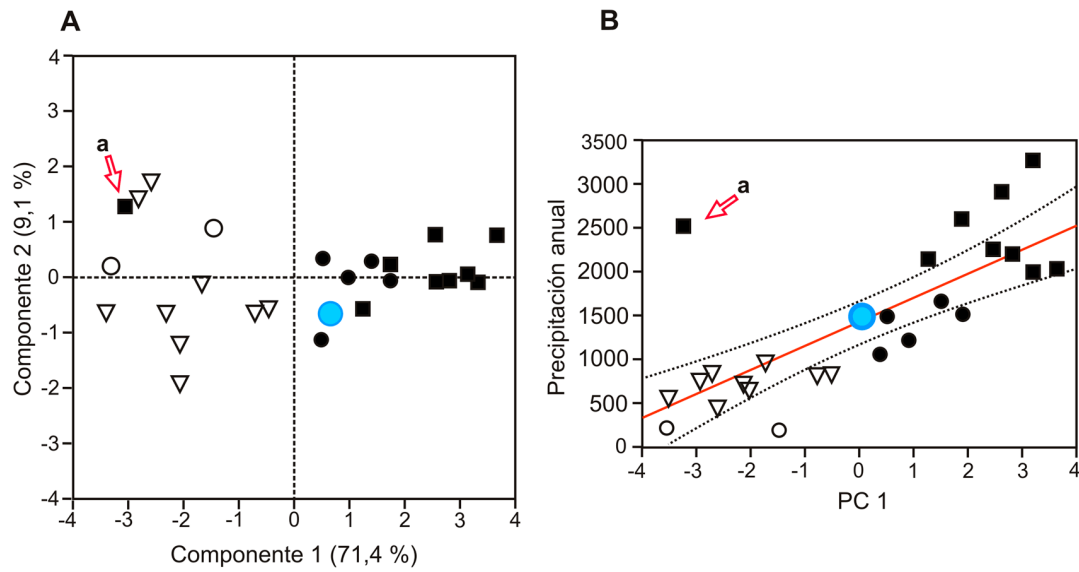


Figura IX.33. Análisis de componentes principales de ocho variables y 25 comunidades de mamíferos actuales. A, gráfico de los componentes principales 1 y 2. Regresión de mínimos cuadrados para predecir precipitaciones en mm a partir del $PC1 = 322,7 (PC1) + 1368$. Precipitaciones pronosticadas para FL 1-7 = 1512 mm/año. B, gráfica de precipitaciones versus PC1. El círculo azul indica el valor ajustado para FL 1-7. Los cuadrados negros indican precipitaciones mayores de 2000 mm/año. Los círculos negros indican precipitaciones entre 1000 y 2000 mm/año. Los triángulos blancos invertidos indican precipitaciones menores de 1000 mm y mayores de 500 mm/año. Los círculos blancos indican menos de 500 mm/año. La flecha roja con la letra "a" señala la atípica fauna del bosque húmedo de Nahuel Huapi (Rio Negro).

Variable	PC 1	PC 2
Número de consumidores primarios	0,386	0,005
Índice de arborealidad	0,388	0,031
Índice de ramoneo	0,363	0,186
Índice de frugivoría	0,362	0,122
Cociente depredador/presa	-0,355	-0,355
Valor absoluto del intervalo de +/-500 g	-0,313	0,589
Valor absoluto de la pendiente >500 g	-0,334	0,489
Valor absoluto de la pendiente <500 g	-0,320	-0,320

Tabla IX.3. Factores de carga (eigenectores) de los análisis de componentes principales sobre correlaciones escaladas entre ocho variables.

Localidad	PC1	PC2
Acurizal	0,50	-1,15
Belem	1,77	0,20
Caatingas	-2,32	-0,64
Chaco	-2,11	-1,23
Chubut	-1,45	0,85
Cocha Cashu	3,35	-0,11
Ecuador Tropical	3,20	0,02
Esmeralda	3,70	0,76
Distrito Federal, Brasil	1,43	0,26
Guatopo	1,77	-0,04
Manaos	2,84	-0,04
Masagural	0,99	-0,05
Provincia de Misiones	1,26	-0,60
Bosque Húmedo de Nahuel Huapi	-3,10	1,30
Estepa Nahuel Huapi	-2,80	1,73
Pampas	-1,67	-0,12
Península Valdés	-3,37	0,20
Puerto Ayacucho	2,58	0,77
Puerto Paiz	0,55	0,36
Río Cenepa	2,60	-0,08
Río Teuco	-2,10	-1,96
Montañas bajas Salta	-0,48	-0,60
Bosque Transicional de Salta	-0,73	-0,64
Bosque subtropical de Tucumán	-2,93	1,41
Bosque espinoso de Tucumán	-3,45	-0,63
FL 1-7 de Santa Cruz	0,56	-0,78

Tabla IX.4. Valores del primer y segundo componente principal en el PCA de las 25 faunas actuales analizadas. Valores de PC1 y PC2 para FL 1-7 extrapolados de los factores de carga de las faunas actuales.

Mediante un análisis de función discriminante (DFA, por su nombre en inglés *Discriminant Function Analysis*) se analizó el éxito de clasificación de las mismas ocho variables para asignar localidades existentes a una de las siguientes cuatro categorías de precipitación: 0 = menos de 500 mm por año, 1 = entre 500 y 1000 mm por año, 2 = 1000 a 2000 mm por año y 3 = por encima de 2000 mm por año. Según el DFA, las variables combinadas asignaron correctamente localidades de las 25 faunas actuales a grupos de precipitación en el 92% de los casos. En otros tres casos, la asignación fue correcta, pero menos que el nivel de confianza del 95%. Sorprendentemente, la fauna FL 1-7 fue asignada a la clase de precipitación 3 (> 2000 mm de lluvia por año) con nivel de confianza del 95%, lo que parece elevado basándose en todos los demás resultados.

Consideraciones finales

Los enfoques utilizados revelan que FL 1–7 tendría una riqueza específica y una estructura de nichos análoga a la de una fauna subtropical moderna de limitada distribución geográfica, con un mosaico de vegetación de sabanas y bosques en galería, con lluvias e inundaciones estacionales y con largos intervalos secos. La mayoría de los indicadores de nicho derivados de comunidades neotropicales actuales (gran riqueza específica alfa de consumidores primarios, ocurrencia frecuente de especies arborícolas y escansoriales y bajo porcentaje de especies pastadoras entre los consumidores primarios) sugiere un ambiente húmedo. Una excepción es el porcentaje sorprendentemente bajo de frugívoros, que pueden ser explicados por la ubicación tan austral de FL 1-7, obligándoles a haber sido muy estacionales, al menos en lo que hace al ciclo de luz diurna. Asimismo, el gremio frugívoro en faunas actuales de clima templado austral está dominado por las aves, especialmente migratorias, para las que no tenemos antecedentes satisfactorios en el Mioceno.

En resumen, la evidencia indica que la fauna de FL 1-7 se desarrolló en un área con bosques similares a los que existen hoy en los Andes y el piedemonte en el rango de latitudes de la Patagonia, conviviendo con pastizales y con cuerpos de agua permanente y temporales (Figura IX.34). La zona era más húmeda y más cálida que hoy, con más de 1000 mm de precipitación anual, inviernos húmedos y veranos secos, con temperaturas medias anuales por encima de 14°C y estacionalidad marcada en la longitud del día.



Figura IX.34. Reconstrucción artística de vida de la fauna y flora de FL 1–7, Formación Santa Cruz, Mioceno Temprano, Patagonia, Argentina. En primer plano el perezoso milodóntido *Nematherium*; sobre el árbol a la derecha el roedor puercoespín *Steiomys*; a la izquierda el ave rapaz *Thegornis* y sobre la rama del árbol el primate platirrino *Homunculus*. En el fondo junto al cuerpo de agua un grupo de notoungulados toxodóntidos (*Nesodon*). Ilustración de Manuel Sosa.

Bibliografía de referencia

- Gastaldo, R. A., Savrda, C. y Lewis, R.D. (1996). *Deciphering Earth History: A Laboratory Manual with Internet Exercises*. Raleigh, NC: Contemporary Publishing Company.
- Vizcaíno, S.F., Kay, R.F. y Bargo, M.S. (Eds.) (2012). *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (p. 370). Cambridge: Cambridge University Press.

HACIA UNA SÍNTESIS PALEOBIOLOGICA

Hace casi tres cuartos de siglo, Efremov (1940) consideraba que la paleontología ya había pasado por la etapa de reunir datos primarios y que los antiguos artículos iconográficos estaban siendo sustituidos por un número creciente de trabajos que desarrollaban la teoría de la evolución en general sobre la base de datos paleontológicos. Cuestiones como la filogenia de los grupos de organismos, la interpretación de la biología de las formas extintas, la influencia del entorno del organismo en el transcurso del tiempo y la paleozoogeografía eran comúnmente tocados, al menos, en cada investigación paleontológica considerable. En ese mismo artículo, Efremov sostenía que para el mejor desarrollo de esta parte “teórica” (las comillas son de Efremov) la paleontología se subdivide en diferentes subpartes: bioestratigrafía, paleoecología (paleobiología), paleopatología y otras. Cada subparte une una serie de problemas diferentes, ninguno de los cuales puede ser fácilmente resuelto.

En la presentación de la revista *Paleobiology*, probablemente la publicación científica más emblemática en el ámbito mundial de esta “subparte” de la paleontología, se declara que publica artículos que traten sobre cualquier aspecto de la paleontología biológica, con énfasis en los procesos y modelos paleobiológicos, incluyendo selección natural y patrones de variación, abundancia y distribución en el espacio y el tiempo, diversificación, especiación, filogenia, biogeografía, morfología funcional, tafonomía, paleoecología, macroevolución y extinción, posiblemente entre muchas otras cosas. Así de amplios son los intereses de la paleobiología, los que en gran medida (¿o totalmente?) se solapan con los de la paleontología en general. Según nuestra visión, aparentemente solo temas como la sistemática alfa y la bioestratigrafía quedarían excluidos de la paleobiología; aunque una mirada moderna debería considerar seriamente la variación intraespecífica, la que está muy cargada de connotaciones biológicas. Sin embargo, siguiendo consciente o inconscientemente las premisas de Efremov, los paleontólogos que se han dedicado al resto de las líneas mencionadas se han identificado con el rótulo de paleobiólogos a fin de que la disciplina no quedara completamente subsidiaria de la geología, como herramienta para la determinación de los ambientes de depositación y de las edades de las rocas.

Posiblemente como consecuencia de la combinación entre la complejidad de contenidos que trata y la falta de conciencia por parte de los paleontólogos que la ejecutan de su unicidad como disciplina científica, con sus propiedades emergentes, aún no ha surgido una síntesis paleobiológica análoga a lo que en su momento fue la selección natural para

la biología. A diferencia de lo que planteaba Efremov, no creemos que el tiempo de relevar datos haya concluido. Más aún, quizá nunca termine, por cuanto la aparición de nuevas técnicas y metodologías, la reformulación de paradigmas o, simplemente, la formulación de nuevas hipótesis, muy comúnmente implican nuevas tomas de datos. Pero en la medida que se avance en temas más integradores como macroevolución y paleoecología, la eventualidad de reunir, organizar y relacionar conceptos aparentemente dispersos, parece más tangible. En este libro intentamos, humildemente, estimular a los nuevos paleontólogos de América del Sur a que en los próximos años contribuyan al desarrollo de esa síntesis.

NOCIONES DE ANATOMÍA

La paleontología es una ciencia morfológica y la morfología es una disciplina descriptiva. Para que las descripciones anatómicas cumplan con los requisitos de ser comunicables y repetibles se deben consensuar normas; por ejemplo, definir un marco de referencia formado por ejes de polaridad y planos de simetría y la terminología a utilizar. Este apéndice desarrolla estos conceptos de manera básica y complementa la caracterización de los tejidos y órganos más relevantes para los estudios paleobiológicos en vertebrados fósiles tratados en el texto: esqueleto, músculos y dientes.

EJES DE POLARIDAD Y PLANOS DE SIMETRÍA

Para los vertebrados se definen tres ejes de polaridad: uno antero-posterior o cráneo-caudal, uno dorso-ventral y uno transversal. Las intersecciones de estos tres ejes forman tres planos: sagital, transversal y frontal. El sagital es un plano de simetría que divide al organismo en mitades izquierda y derecha, especularmente idénticas. El transversal lo divide en una mitad craneal y otra caudal (anterior y posterior) y el frontal en una mitad ventral y una dorsal (Figura A.1), pero estos no son planos de simetría. Estos ejes y planos forman direcciones de polaridad que deben respetarse al realizar descripciones morfológicas. Así, se utilizan adjetivos como **medial**, **caudal**, **proximal**, **anterior**, etc. para describir estructuras anatómicas y ubicarlas con respecto a este marco de referencia espacial.

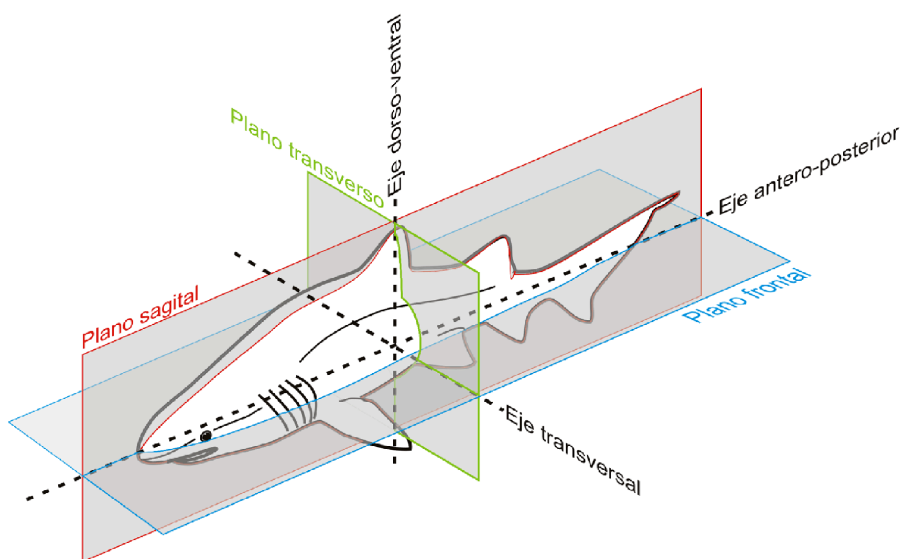


Figura A.1. Ejes de polaridad (antero-posterior o cráneo-caudal, dorso-ventral y transversal o medio-lateral), cuya intersección determina planos. El sagital es un plano de simetría que divide al cuerpo en mitades especularmente idénticas (derecha e izquierda). El transversal lo divide en una mitad craneal y una caudal y el frontal en una ventral y una dorsal.

TERMINOLOGÍA ANATÓMICA

En el intento de unificar la terminología, usualmente se siguen las reglas de la descripción anatómica humana y veterinaria. Sin embargo, puesto que la anatomía como ciencia descriptiva comenzó como una subdisciplina de la medicina, el marco de referencia inicial fue exclusivamente el ser humano. Así, la nominación de rasgos ha arrastrado el sesgo de la anatomía humana a otros vertebrados, lo que en algunos casos puede generar cierta confusión. Por ejemplo, el nervio craneal VII es llamado nervio facial debido a que en el humano (y el resto de los mamíferos) inerva músculos de la cara; en cambio, en otros vertebrados inerva músculos de la región faríngea. Algunas normativas dedicadas a otros vertebrados están publicadas en artículos científicos, libros de texto o en nóminas, pero la mayoría trata solo mamíferos y aves (por ejemplo, *Nomina Anatomica Veterinaria*, *Nomina Anatomica Avium*). Desafortunadamente no existen guías formales para el uso convencional de términos en la anatomía de los anamniotas y los reptiles no-avianos, pero hay manuales de disección para vertebrados con ilustraciones y textos muy completos y actualizados (por ejemplo, Diogo y Abdala, 2010; De Iuliis y Pulera, 2011).

En la literatura científica los términos anatómicos se escriben frecuentemente en latín, al igual que los nombres científicos de los animales, aunque deriven del latín o el griego; pero también son comunes las referencias en los idiomas nativos. Por ejemplo, al músculo bíceps, en latín *musculus biceps brachii*, se lo menciona como “músculo bíceps braquial” (en inglés, *biceps brachii muscle*). Muchas veces la etimología del nombre es portadora de información descriptiva útil, por ejemplo, en el caso de los músculos se los denomina de acuerdo a su forma (“bíceps”), a su función (“*supinator longus*” - supinador largo) o a su posición o recorrido (“*caudofemoralis*”). Otras veces no es así (por ejemplo, foramen de Monroe).

Diferentes autores han utilizado distintos términos para referirse a un mismo órgano o estructura, lo que ha generado una cantidad elevada de sinónimos. Por ejemplo el nervio vago o nervio X, que lleva fibras del Sistema Autónomo a los órganos torácicos y abdominales, fue denominado en algún tiempo como nervio pneumogástrico. Siempre que sea posible, resulta preferible utilizar nombres concisos y universales (por ejemplo, “nervio craneal VII” en lugar de “nervio facial”).

TEJIDOS

Los tejidos se pueden clasificar en cuatro categorías principales: **epitelial, conectivo (o conjuntivo), muscular y nervioso**. Estos tipos de tejido reaccionan de forma muy diferente a los procesos tafonómicos y en la mayoría de los casos solo se preservan los tejidos conectivos más duros y mineralizados. Los tejidos conectivo y muscular brindan gran parte de la información para las reconstrucciones paleobiológicas basadas en la correlación forma y función, por lo que se hará especial foco en ellos.

En los vertebrados, el tejido conectivo forma un sistema organizado de partes duras internas y externas conocido como **esqueleto**. El esqueleto, incluyendo las escamas y los dientes, fosiliza mucho mejor que cualquier otro tejido, de manera que el análisis de restos fósiles del esqueleto es fundamental para reconstruir la historia de los vertebrados. Se puede hipotetizar un esqueleto completo, por ejemplo, combinando las partes conocidas de distintos especímenes de un mismo taxón. O se pueden reconstruir porciones faltantes de un hueso a partir de partes adyacentes con las cuales articula o por comparación con especies actuales filogenéticamente cercanas. Cuanto mejor sea la reconstrucción del esqueleto, más se puede inferir acerca de las partes blandas y de los modos de vida del organismo. Muchas veces la morfología de las piezas esqueléticas otorga indicios sobre otros tejidos no preservados, como nervios, glándulas, vasos sanguíneos y músculos. Como se trata en el texto, la forma de las superficies articulares de los huesos de los miembros, combinada con el análisis de las proporciones de sus segmentos, puede brindar información relevante acerca de la postura del animal y de sus modos de uso del sustrato. Del mismo modo, las proporciones mandibulares y las características de los dientes proveen información sobre los posibles hábitos alimentarios.

El tejido muscular también permite realizar inferencias sobre los modos de vida. Las inserciones de los músculos, al igual que los ligamentos, dejan marcas en la superficie de los huesos. Con esta información y conociendo la conformación muscular de especies actuales relativamente cercanas, se puede hipotetizar una reconstrucción de un sistema muscular de un taxón extinto y luego como ese sistema acciona el esqueleto.

Tejido conectivo

El tejido conectivo se caracteriza por poseer gran cantidad de matriz extracelular; incluye al **hueso**, el **cartílago**, el **tejido conectivo laxo**, el **elástico** y el **fibroso**, el **tejido adiposo** y la **sangre**. Las características de la matriz extracelular, formada por una sustancia fundamental y fibras proteicas, determinan las propiedades físicas y biológicas del tejido y, en consecuencia, su función. Por ejemplo, en el hueso la matriz es dura, en el tejido conectivo laxo tiene características de gel y en la sangre es fluida.

Los tejidos conectivos se clasifican de diferentes maneras. Sobre la base de las características de la matriz y a los tipos celulares predominantes, se los distingue en propiamente dicho y especial, clasificación que seguimos en este libro. El tejido conectivo **propiamente dicho** incluye el tejido conectivo laxo y el denso o fibroso. El **especial** incluye al cartílago (hialino, elástico y fibroso), el hueso (compacto y esponjoso), el tejido adiposo, el tejido hematopoyético y la sangre (Tabla A.1).

Tejido conectivo propiamente dicho	Tejido conectivo laxo		Dermis papilar, mucosas
	Tejido conectivo denso o fibroso	Tejido conectivo denso regular	Tendones y ligamentos
		Tejido conectivo denso irregular	Dermis reticular, fascias musculares
	Tejido conectivo elástico		Túnica media de arterias de gran calibre
Tejido conectivo especial	Tejido adiposo Unilocular		Aislamiento mecánico y térmico, reserva de energía
	Cartilago	Hialino	Endoesqueleto de la mayoría de los vertebrados al menos en alguna etapa de la ontogenia, cápsulas articulares
		Elástico	Cartílagos nasales y auriculares de muchos tetrápodos
		Fibroso	Discos intervertebrales
	Hueso	Compacto	Córtex de la mayoría de las piezas óseas
		Trabecular o esponjoso	Interior de la mayoría de las piezas óseas
	Tejido hematopoyético		Formación de células sanguíneas
Sangre		Transporte	

Tabla A.1. Tipos y subtipos de tejido conectivo y sus funciones básicas. Modificado de Scanlon y Sanders (2007).

Tejido conectivo propiamente dicho

Los tejidos conectivos están distribuidos por todo el organismo (Figura A.2). El principal tipo celular es el fibroblasto, que da origen a la mayoría de los componentes de la matriz extracelular y distintos tipos celulares.

El tejido conectivo denso forma los **tendones y ligamentos**, así como la dermis reticular de la piel y las cápsulas de los órganos.

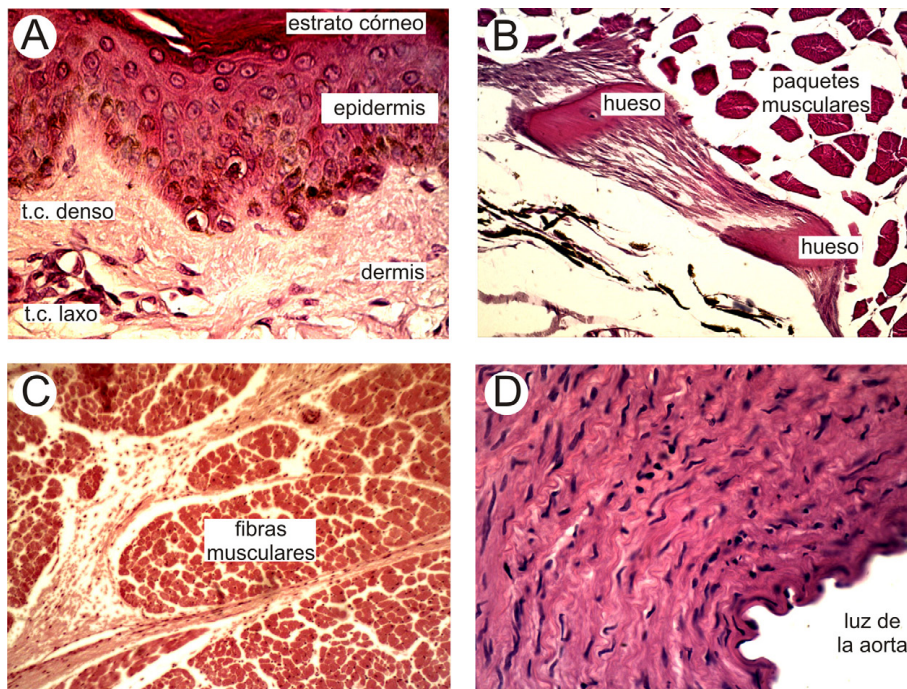


Figura A.2. Tejido conectivo propiamente dicho. A, tejido conectivo denso y laxo subyacente a la epidermis de un mamífero (40x, hematoxilina-eosina); B, tejido conectivo fibroso uniendo piezas esqueléticas de un alevín de pez (40x, hematoxilina-eosina); C, tejido conectivo denso irregular rodeando los fascículos musculares en el músculo estriado esquelético de mamífero (10x, hematoxilina-eosina); D, láminas de fibras elásticas en la túnica media de la aorta de un mamífero (40x, hematoxilina-eosina). Fotos gentileza Cátedra de Histología y Embriología Animal, FCNyM, UNLP.

Los tendones asocian los músculos a los huesos y las fibras se orientan en forma paralela unas a otras; es resistente a la tracción pero no elástico. Los ligamentos conectan piezas esqueléticas entre sí y pueden contener fibras elásticas, lo que les confiere elasticidad. Las láminas de tejido conectivo fibroso que vinculan músculos entre sí se denominan fascias y aponeurosis.

Tejido conectivo especial

Entre los tejidos conectivos especiales, el **cartílago** y el **hueso** difieren en el tipo celular (condrocitos y osteocitos, respectivamente), en la composición de la matriz y en la vascularización (avascular y vascular). Las superficies del cartílago y hueso están recubiertas por tejido conectivo fibroso (pericondrio y periosteo).

El **cartílago** (Figura A.3) es un tejido firme pero flexible. Sus propiedades físicas están determinadas mayormente por la proporción de sustancia fundamental y del tipo de fibras predominante. En el cartílago se pueden depositar cristales de minerales de calcio en su matriz extracelular, incrementando su dureza (por ejemplo, en peces cartilaginosos o en etapas ontogenéticas tardías en tetrápodos). Hay tres tipos de cartílago:

Hialino: posee un predominio de sustancia fundamental amorfa que le permite acumular gran cantidad de agua, lo que le confiere propiedades hidrostáticas; se lo encuentra, por ejemplo, en las superficies articulares de los huesos largos, anillos traqueales y parte del cráneo.

Fibroso: en la matriz extracelular predominan las fibras de colágeno, lo que le confiere resistencia a la tensión y a la tracción; está presente, por ejemplo, en discos intervertebrales, sínfisis púbica, meniscos de la rodilla.

Elástico: posee fibras elásticas en la matriz, por lo tanto es flexible y elástico; por ejemplo, soporte interno del oído y la epiglotis.

El **hueso** (Figura A.4), se caracteriza por la capacidad de acumular sales orgánicas, principalmente fosfato de calcio, en la matriz: en el hueso compacto están además organizadas en unidades regulares y ordenadas (osteonas). Cada osteona (o sistema de Havers) es una serie de anillos concéntricos constituidos por osteocitos y capas de matriz ósea que rodean un canal central (conducto de Havers) por donde corren vasos sanguíneos, linfáticos y nervios. Cada osteocito está englobado en una celda de matriz ósea llamada osteoplasto. Los canales laterales que comunican osteonas se denominan canales de Volkmann. El hueso compacto o cortical presenta osteonas ordenadas, mientras que en el hueso trabecular o esponjoso son menos regulares y estructuradas. El hueso se clasifica por su apariencia (esponjoso y compacto), por su ubicación (cortical y medular) y por su desarrollo embrionario (endocondral e intramembranoso).

Durante el desarrollo del hueso endocondral ocurre la formación de un modelo de cartílago del futuro hueso y el posterior reemplazo de este molde de cartílago por tejido óseo. En algunos huesos (por ejemplo los huesos largos de los miembros) se reconocen dos regiones: diáfisis (parte media) y epífisis (extremos) (Figura A.5).

El hueso intramembranoso se forma directamente a partir del mesénquima o de tejido conectivo fibroso preexistente y no presenta nunca un precursor de cartílago (por ejemplo, algunos huesos del cráneo, huesos de la cintura escapular de peces, anfibios y reptiles, algunos huesos sesamoideos).

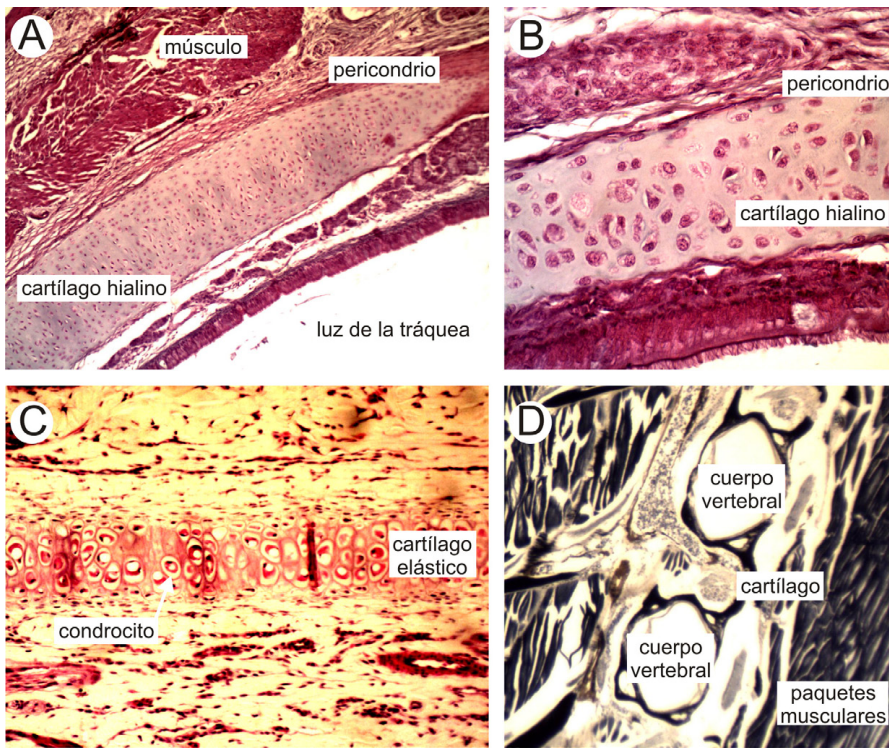


Figura A.3. Tejido cartilaginoso. A, cartilago hialino del anillo traqueal de mamífero (10x, tinción tricrómica); B, ampliación de un anillo similar del mismo individuo, pueden individualizarse los condrocitos inmersos en la matriz de proteoglicanos, nótese el pericondrio que rodea y nutre el cartilago (40x); C, cartilago elástico de la oreja de mamífero, nótese los condrocitos rodeados de fibras elásticas (10x, hematoxilina y eosina); D, cartilago fibroso en los discos intervertebrales de un alvén de pez (4x, hematoxilina férrica). Fotos gentileza Cátedra de Histología y Embriología Animal, FCNyM, UNLP.

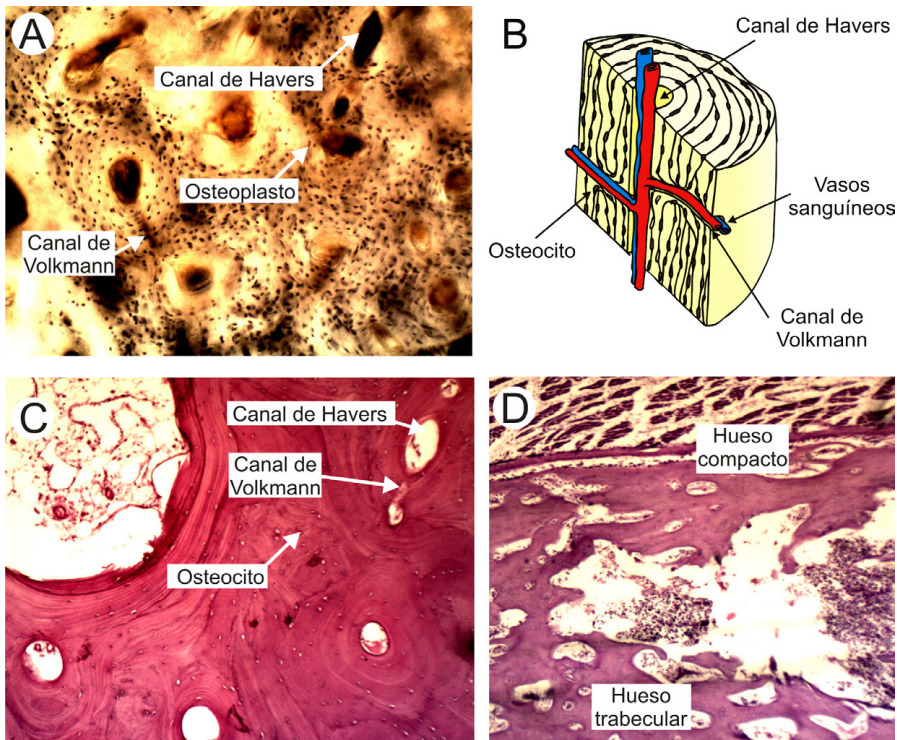


Figura A.4. Tejido óseo. A, desgaste transversal de hueso compacto de mamífero, donde se observen varias unidades estructurales (osteonas). En el centro de estas unidades se encuentran los conductos de Havers rodeados concéntricamente por laminillas de matriz calciproteica depositada por los osteocitos (aquí se observan solo los osteoplastos), por transparencia puede distinguirse un canal de Volkmann (10x, desgaste); B, esquema en corte simplificado de una osteona; C, corte decalcificado de hueso de mamífero, nótese el bandeo que evidencia las laminillas de matriz (10x, descalcificación); D, hueso largo de mamífero, nótese el hueso trabecular o esponjoso en el centro y la lámina periférica de hueso cortical compacto (4x, hematoxilina y eosina). Fotos gentileza Cátedra de Histología y Embriología Animal, FCNyM, UNLP.

A

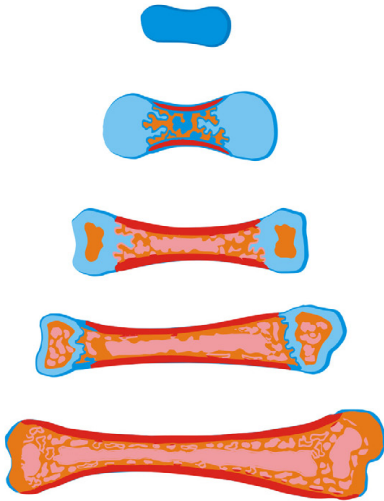


Figura A.5. Crecimiento del hueso. A, secuencia esquemática simplificada del crecimiento de un hueso largo en mamíferos, desde el embrión (arriba) hasta el adulto (abajo), la matriz de cartilago (azul y celeste) va siendo reemplazada por hueso compacto (rojo) en la periferia de la diáfisis. A partir del cartilago epifisario se produce el crecimiento en largo y el surgimiento del hueso trabecular (naranja) en el interior, generando la cavidad medular, la que más tarde es ocupada por tejido hematopoyético (rosa) y adiposo. Finalizada la etapa de crecimiento, los centros de osificación epifisarios desaparecen y sólo permanecen en estado cartilaginoso las envolturas articulares (modificado de Scanlon y Sanders, 2007). B, extremo epifisario de un hueso largo en formación en un embrión de mamífero, nótese el hueso trabecular y el cartilago epifisario; la interfaz entre ambos forma el disco germinativo donde hileras de osteoblastos proceden a la calcificación progresiva de la matriz (4x, hematoxilina y eosina). Foto gentileza Cátedra de Histología y Embriología Animal, FCNyM, UNLP.

Tejido Muscular

El tejido muscular esquelético (Figura A.6), muy abundante en los vertebrados, es esencial para los movimientos del cuerpo. Está formado por células multinucleadas especializadas en la contracción, denominadas fibras musculares o miofibrillos. La característica ultraestructural más importante de estas células es la presencia organizada de filamentos de actina y de miosina, que se ordenan, junto con proteínas estructurales, formando unidades funcionales llamadas **sarcómeros**. La célula muscular está rodeada por una fina capa de tejido conectivo, el **endomisio**. Grupos de células musculares forman un fascículo (envuelto por **perimisio**) y el conjunto de fascículos forman un músculo (envuelto por **epimisio**).

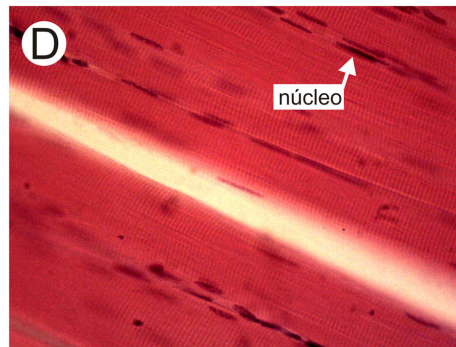
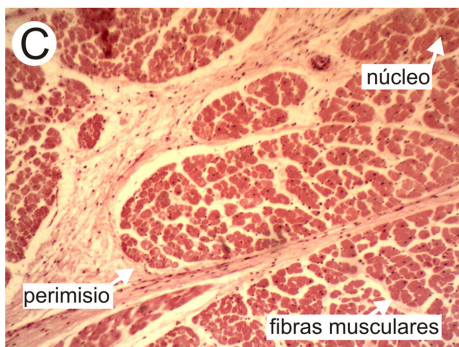
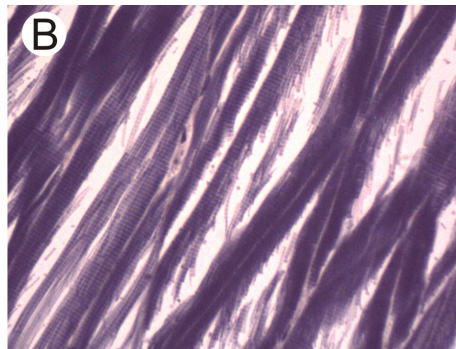
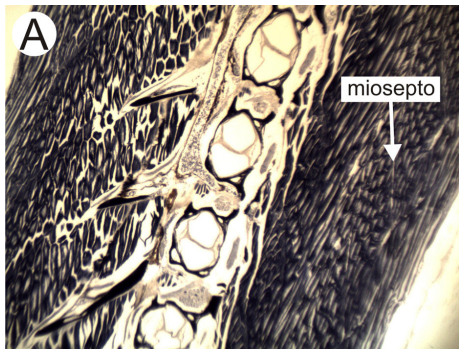


Figura A.6. Tejido muscular estriado esquelético. A, Paquetes musculares metaméricos en un alevín de pez en corte longitudinal: a derecha (dorsal) e izquierda (ventral) de la columna vertebral en proceso de osificación se pueden observar los miómeros separados por tabiques oblicuos de tejido conectivo o mioseptos (4x, hematoxilina férrica). B, ampliación de un grupo de fibras musculares en corte longitudinal. Nótese el aspecto estriado, producto del acomodamiento de las miofibrillas formando las unidades funcionales, los sarcómeros (40x, hematoxilina férrica). C, músculo estriado esquelético de mamífero en corte transversal. Pueden observarse fibras agrupadas en fascículos, rodeados por tejido conectivo (perimisio) (40x, hematoxilina y eosina). D, músculo estriado esquelético de mamífero en corte longitudinal, nótese el bandeo de los sarcómeros y la disposición periférica de los núcleos de estas células multinucleadas (40x, hematoxilina y eosina). Fotos gentileza Cátedra de Histología y Embriología Animal, FCNyM, UNLP.

En general en los vertebrados mas basales los músculos se disponen primariamente en forma metamérica, aunque a lo largo de la evolución este patrón se ha modificado significativamente.

El tejido muscular se clasifica en dos grandes grupos de acuerdo a las características de sus células:

- **Músculo estriado:** los sarcómeros dan lugar a una estriación transversal característica, visible al microscopio, con bandas perpendiculares al eje longitudinal de la célula. Son músculos de contracción rápida y poco sostenida. Se divide en **músculo esquelético**, de contracción voluntaria (principalmente asociado a huesos y cartílagos) y **músculo cardíaco** que presenta también estriaciones transversales, restringido al corazón y de contracción involuntaria.
- **Músculo liso:** sus células carecen de estriación transversal y son de contracción lenta, duradera e involuntaria. Forman la musculatura de la pared de los vasos sanguíneos y de las vísceras.

SISTEMA ESQUELETARIO

El esqueleto de los vertebrados da forma al cuerpo, soporta su peso y protege a las partes blandas (órganos). Muchos huesos forman sistemas de palancas que junto con los músculos posibilitan el movimiento, participando en todos los aspectos vitales como la locomoción, alimentación y respiración. También aloja la médula roja de función hematopoyética y es un reservorio de fósforo y calcio (en forma de fosfato de calcio). El fósforo es un elemento bastante raro en la naturaleza y, siendo los vertebrados organismos de naturaleza activa, es importante para neutralizar el ácido láctico producido por la actividad anaeróbica.

El sistema esquelético es muy complejo y se lo suele estudiar en partes o unidades estructurales menores. Por ejemplo, se lo puede dividir en esqueleto superficial (esqueleto dérmico o exoesqueleto) y profundo (endoesqueleto). El esqueleto dérmico se forma a partir del tegumento: el mesodermo tegumentario y las células provenientes de las crestas neurales pueden producir hueso y otros materiales osteógenos (en general formando placas óseas) y la epidermis produce queratina y otros depósitos duros con matriz proteica. El endoesqueleto constituye la mayor parte del esqueleto de los vertebrados y se origina mayoritariamente a partir del mesodermo. Los tejidos que conforman el endoesqueleto incluyen tejido conectivo fibroso, hueso y cartílago.

Otra forma práctica y útil de dividir el esqueleto para su estudio es por regiones, siendo una de las divisiones más comunes el esqueleto craneal (cráneo) y esqueleto postcraneal (el resto del cuerpo), aunque también suele dividirse en esqueleto axial (cráneo, columna vertebral, costillas y esternón) y esqueleto apendicular (cinturas y miembros) (Figura A.7).

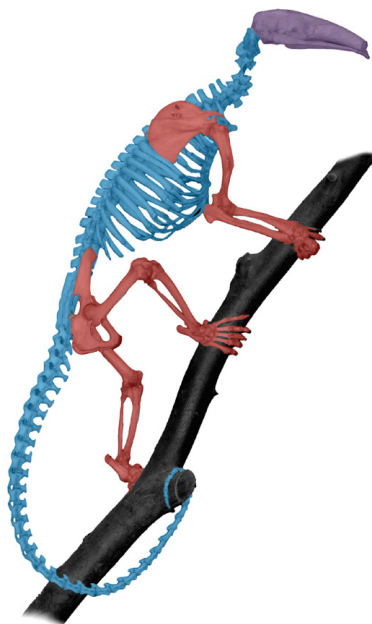


Figura A.7. Organización general del esqueleto de los vertebrados, ejemplificado con un esqueleto de oso melero (*Tamandua*). En violeta el cráneo; en azul y rojo el esqueleto postcraneal, que incluye elementos axiales (columna vertebral, costillas y esternón, en azul) y componentes del esqueleto apendicular (cinturas escapular y pélvica y miembros, en rojo).

El **esqueleto craneal** (Figura A.8) incluye:

Neurocráneo: su función es la protección ya que cubre la mayor parte del cerebro y encapsula los órganos de los sentidos. En todos los vertebrados pasa en algún momento de la ontogenia por un estadio cartilaginoso, formando el condrocráneo.

Esplacnocráneo: también llamado esqueleto visceral; su función en los craneados primitivos es simplemente el sostén de las estructuras blandas relacionadas con la respiración (branquias), pero en los gnatostomados constituye además las mandíbulas y el aparato hioideo.

Dermatocráneo: huesos dérmicos superficiales que cubren casi por completo al neurocráneo, esplacnocráneo, músculos asociados con este último y las mandíbulas y al globo ocular y otras estructuras blandas.

Por su parte, el **esqueleto postcraneal** se divide en (Figura A.7):

Esqueleto axial: incluye la columna vertebral, notocorda, costillas y esternón y aletas medianas (impares: dorsales y caudal) cuando están presentes.

Esqueleto apendicular: incluye los miembros pares y las cinturas que los soportan.

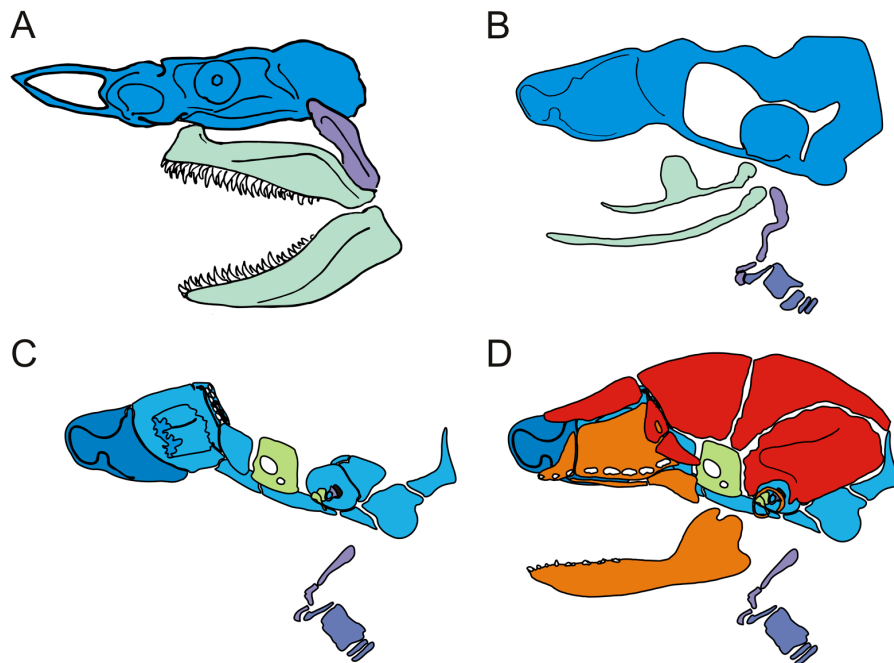


Figura A.8. Componentes del cráneo en A, un tiburón adulto y B, C y D, un embrión de ratón. En el tiburón, cartilaginoso en el adulto (condrocráneo), pueden distinguirse el neurocráneo (azul) y el esplacnocráneo, compuesto por el arco mandibular (verde pálido) y el arco hioideo (violeta). En los vertebrados osificados, el condrocráneo (B) es reemplazado durante la embriogénesis por piezas óseas endocondrales (C: celeste, verde y morado, osificaciones provenientes del neurocráneo, arco mandibular y hioideo respectivamente) y piezas óseas de origen dérmico (D: rojo y naranja, dermatocráneo craneal y visceral, respectivamente). B, C y D modificado de Depew *et al.* (2002).

Esqueleto axial

El eje longitudinal del cuerpo de los vertebrados está definido por dos elementos estructurales: la **notocorda** y la columna vertebral. La notocorda es una barra continua de tejido conectivo fibroso que envuelve un fluido celular. La **columna vertebral** consiste en una serie repetida y discreta de elementos cartilaginosos u óseos (vértebras), que se forman alrededor de la notocorda y en la mayoría de los vertebrados la reemplazan parcial o totalmente. La función original de las vértebras fue proteger la médula y la aorta dorsal. Posteriormente se convirtieron en importantes sitios de inserción muscular con participación en la locomoción. En los tetrápodos, sus roles se extendieron a la suspensión del cuerpo. La estructura de las vértebras varía considerablemente entre las diferentes regiones del cuerpo y entre las especies. Los componentes comunes incluyen un cuerpo vertebral o centro, un arco neural, que se extiende dorsalmente alrededor de la médula, forámenes intervertebrales para el paso de nervios y un arco hemal, que se extiende ventralmente alrededor de la arteria y vena caudal.

Los arcos neurales y hemales sirven además para la inserción de ligamentos y músculos que participan del soporte del cuerpo y locomoción. La superficie de los arcos disponible para la inserción muscular y la ventaja mecánica de los arcos como brazos de palanca, está incrementada en muchos organismos por procesos espinosos, espinas neurales y hemales, que se extienden desde los arcos. Especialmente en los tetrápodos, las vértebras poseen apófisis, procesos que se proyectan desde el centro y desde los arcos. Incluyen las diapófisis y las parapófisis, que articulan con las costillas, las basapófisis, procesos ventrales pares, remanentes del arco hemal y las zigoapófisis (pre y post), procesos que limitan las torsiones y refuerzan la articulación entre vértebras sucesivas (Figura A.9). En general la musculatura que sostiene y mueve la columna vertebral (y el tronco) es relativamente sencilla en los peces, mientras que se complejiza enormemente en los tetrápodos con la aparición de la parrilla costal y la respiración pulmonar.

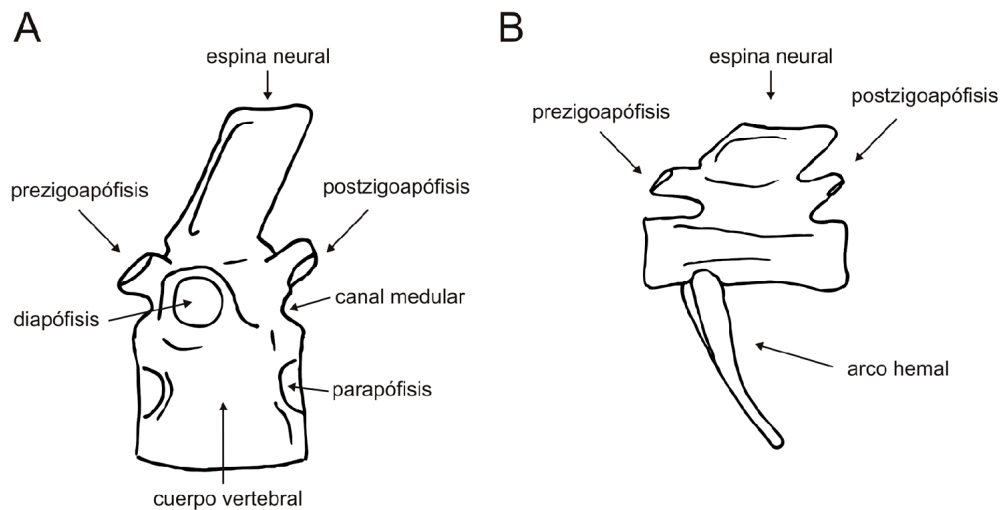


Figura A.9. Vértebras en vista lateral izquierda. A, vértebra torácica idealizada de mamífero; B, vértebra caudal idealizada de mamífero.

Esqueleto apendicular

El esqueleto apendicular incluye apéndices pares (aletas o pterigios y miembros o quiridios) y las cinturas que los soportan, pectoral y pélvica. En general en los vertebrados pisciformes la cintura escapular está vinculada al esqueleto axial (conectada con el cráneo en los peces óseos) mientras que en los tetrápodos se desvincula. Por su parte, la cintura pélvica no está vinculada al esqueleto axial en los peces, mientras que sí lo está en los tetrápodos.

Las aletas o **pterigios** de los peces poseen una arquitectura bastante sencilla, formando una lámina coherente cuyas piezas no se mueven demasiado entre sí. Usualmente gran parte de la lámina está formada por algún tipo de rayos dérmicos (Figura A.10). La musculatura que mueve las aletas también es relativamente simple y consta de pocos paquetes.

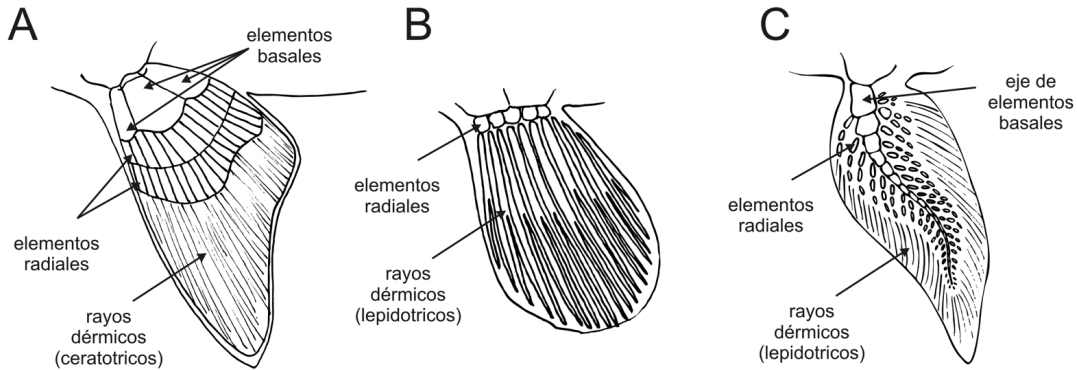


Figura A.10. Aletas de peces: A, aleta pectoral de tiburón; B, aleta pectoral de pez teleosteo y C, aleta pectoral de pez pulmonado.

El **quiridio** (Figura A.11) de los tetrápodos es más complejo, con segmentos discretos que se mueven entre sí gracias a articulaciones y a una musculatura también más complicada. Está compuesto por tres regiones: el **estilopodio** (parte proximal, incluye húmero en el miembro anterior y fémur en el posterior), el **zeugopodio** (parte media, con ulna y radio en el miembro anterior y tibia y fibula en el posterior) y el **autopodio** (parte distal del miembro, la mano y el pie). La parte proximal del autopodio (basipodio) incluye los carpales y tarsales, respectivamente. La parte distal del autopodio está formada por varios dígitos con elementos metapodiales, metacarpales (mano) y metatarsales (pie), seguidos de las falanges (que constituyen los dedos).

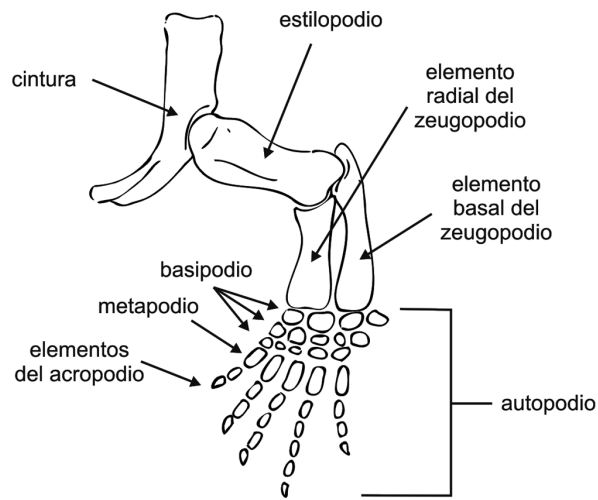


Figura A.11. Quiridio idealizado de un tetrápodo basal. Modificado de Liem *et al.* (2001).

Relaciones entre piezas esqueléticas

Los elementos del sistema esquelético de los vertebrados se vinculan de diferentes maneras:

Sinostosis: las piezas se fusionan entre sí; por ejemplo, los huesos de la cadera de los mamíferos.

Sinartrosis: las piezas esqueléticas se relacionan sin fusionar, aunque de manera prácticamente estática. Esto no implica que no exista movimiento alguno. En general la superficie de unión entre los elementos es compleja. Se denominan comúnmente “suturas” (como las del cráneo) y las hay de varios tipos (escamosa, en bisel, etc.).

Anfiartrosis: articulaciones con movilidad muy limitada; en general se dan entre elementos que, sin ser móviles, necesitan mantener cierta flexibilidad entre sí. Están constituidas por un relleno de cartílago fibroso entre ambas piezas; por ejemplo, los discos intervertebrales y la sínfisis púbica.

Diartrosis: las piezas tampoco se fusionan y se relacionan de forma mucho más móvil, comúnmente se denominan articulaciones. Las superficies de contacto están un recubiertas de cartílago suave (cartílago articular) y las piezas están sujetas entre sí mediante ligamentos. Toda la articulación está envuelta en una vaina conectiva llamada **cápsula articular**, rellena de un fluido lubricante, el **fluido sinovial**. Estas articulaciones se denominan por lo tanto **articulaciones sinoviales**.

Tipos de articulación y grados de libertad

Las articulaciones permiten que los elementos esqueléticos se muevan unos en relación con otros. En casi todos los casos este movimiento es producido por la contracción de músculos.

Existen tres tipos básicos de articulaciones (Figura A.12): bisagra (*hinge joint*), universal (*universal joint*) y esfera (*ball joint*).

Bisagra: permite la rotación alrededor de un solo eje. Su posición se puede describir mediante un número (el ángulo que forma entre las dos partes de la bisagra) lo que equivale a decir que tiene un grado de libertad de movimiento. Por ejemplo, la rodilla y el codo en humanos.

Universal: permite la rotación alrededor de dos ejes y dos ángulos sirven para describir su posición, es decir, posee dos grados de libertad de movimiento. Algunas de estas articulaciones tienen forma compleja, a veces en “silla de montar”. Por ejemplo, las vértebras cervicales de las aves.

Esfera: permite la rotación alrededor de cualquier eje que pase por el centro de la esfera. Se define con tres grados de libertad de movimiento porque cualquier rotación que se produzca puede ser descrita como una combinación de rotaciones alrededor de tres ejes que nos dan tres ángulos. Por ejemplo, el hombro y la cadera en humanos.

El miembro anterior de un mamífero tiene seis grados de libertad: tres en el hombro, uno en el codo, dos en la mano. El brazo humano tiene siete grados de libertad ya que se le suma la libertad de los dos huesos del antebrazo para girar uno sobre el otro (pronación-supinación).

Estos tres tipos básicos se hacen más complejos cuando aparecen componentes de deslizamiento entre las superficies de articulación, además de los movimientos de rotación; por ejemplo, en la rodilla o en la articulación cráneo-mandibular.

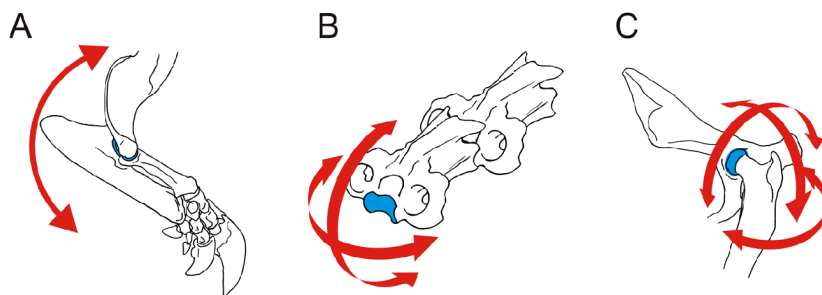


Figura A.12. Tipos de articulación. A, articulación en bisagra, con un único grado de libertad, en el codo de un armadillo; B, articulación en silla de montar, con dos grados de libertad, en las vértebras cervicales de un ave; C, articulación esférica, con tres grados de libertad, en la cadera de un caballo.

Algunas articulaciones poseen piezas internas de tejido conectivo que colaboran en la estabilidad de la articulación dirigiendo la rotación y/o el deslizamiento; un ejemplo muy conocido es el de los meniscos de la rodilla.

Las articulaciones se mantienen estructuradas gracias a la acción conjunta de elementos conectivos y musculares, como los cartílagos articulares, las cápsulas sinoviales, los ligamentos y las bursas (Figura A.13):

Cartílago articular: es el cartílago hialino, que con escasas excepciones forma parte de las articulaciones. Provee una superficie resistente y de baja fricción, apta para el movimiento entre piezas esqueléticas. El cartílago hialino articular está repleto de fluido (principalmente agua) que colabora en la difusión de las cargas aplicadas por el peso y/o el movimiento. Por ser avascular, la capacidad de auto-reparación del cartílago hialino es bastante pobre (su desgaste provoca la patología llamada artrosis).

Cápsula o envoltura sinovial: es una bolsa hermética de tejido conectivo fibroso que envuelve la articulación. Está llena de un fluido secretado por la membrana sinovial interna, denominado **líquido sinovial**, que funciona como lubricante para la articulación.

Ligamentos: son estructuras conectivas muy resistentes que unen piezas esqueléticas entre sí, en general adyacentes a las articulaciones, limitando su movilidad dentro de cierto rango de seguridad. Muchas veces están íntimamente relacionados con la cápsula sinovial, formando parte de ella (por ejemplo, los ligamentos del tobillo). En otros casos son estructuras discretas fácilmente discernibles (por ejemplo, los ligamentos cruzados de la rodilla). Algunas de las lesiones deportivas más frecuentes involucran daño a ligamentos cuando alguna articulación es forzada a moverse más allá de los límites impuestos por estos.

Bursas: son estructuras conectivas especiales, similares a sacos llenos de fluido sinovial, que se encuentran vinculadas a estructuras blandas móviles sometidas a un importante estrés de compresión por el hueso adyacente, en general entre tendones y/o ligamentos y los huesos donde se anclan (por ejemplo, las bursas debajo de la rótula).

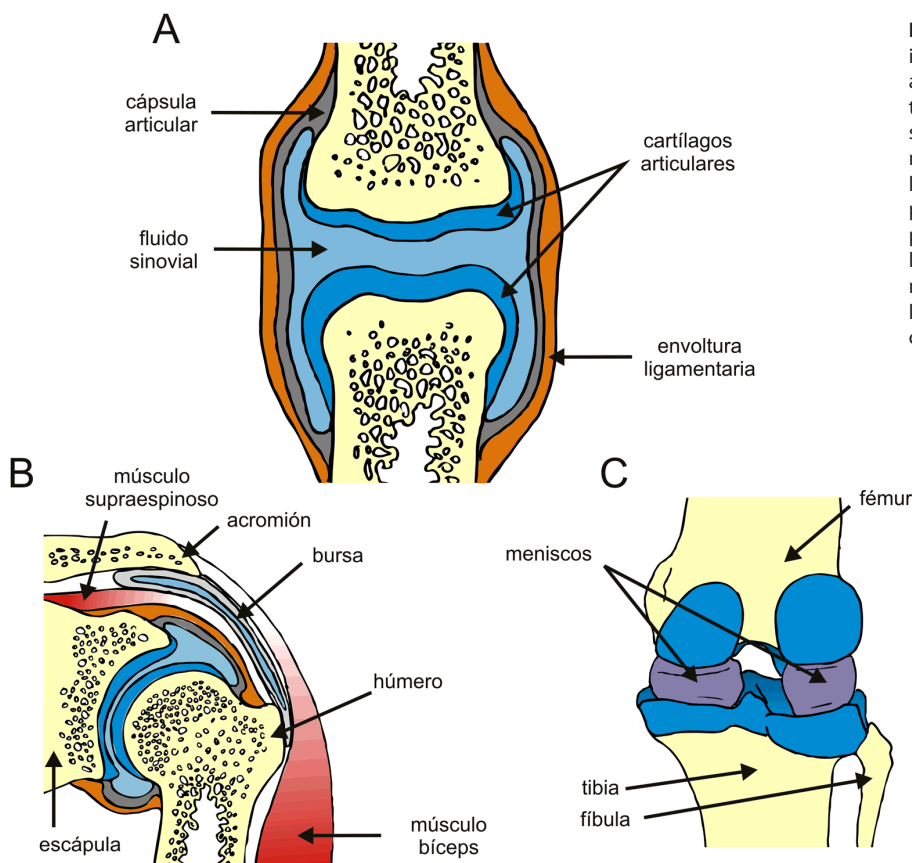


Figura A.13. Articulaciones. A, articulación idealizada (distendida), nótese los cartílagos articulares recubriendo las superficies en contacto, la cápsula articular conteniendo el fluido sinovial y la envoltura externa de ligamentos manteniendo unidas ambas piezas; B, articulación del hombro en el ser humano, nótese la presencia de una bursa con fluido sinovial interpuesta entre dos músculos; C, articulación de la rodilla en el ser humano (vista desde atrás), mostrando los dos meniscos interpuestos entre los condilos femorales y la meseta tibial. Modificado de Levangie y Norkin (2005).

SISTEMA MUSCULAR

El término músculo puede referirse tanto al tejido muscular (células musculares y su endomisio), como al órgano (células musculares con su tejido conectivo asociado, nervios y vasos sanguíneos). Aquí nos referiremos a los músculos como órganos.

Los músculos proveen la fuerza para los movimientos y, junto con el esqueleto, conforman los sistemas de palancas que hacen que un organismo, o parte de él, pueda moverse. Igualmente importante es el hecho de que los músculos también restringen o modulan el movimiento.

Los músculos no se insertan directamente en el hueso por medio de sus fibras, sino que lo hacen a través de los **tendones** (tejido conectivo fibroso). Los tendones distribuyen la fuerza del músculo hacia el sistema esquelético, generando movimientos tan diversos como el desplazamiento de un animal o movimientos delicados, como en el caso de los tendones que van del antebrazo a los dedos.

Otros músculos no se insertan en los huesos (por ejemplo, músculos abdominales de los mamíferos), pero distribuyen sus fuerzas a través de láminas delgadas resistentes de tejido conectivo, llamadas **aponeurosis**. Las láminas de tejido conectivo que vinculan grupos de músculos entre sí, o el músculo a la piel, se denominan **fascias**.

Tanto los tendones como los ligamentos, al insertarse en un elemento óseo, lo hacen a través de fibras de colágeno que se cementan en el hueso. Estas zonas de inserción tendinosa o ligamentosa se denominan **entesis** (Figura A.14).

Como se señaló, los tendones son histológicamente muy similares a los ligamentos. Los músculos contienen abundante tejido conectivo y los tendones constituyen la continuidad de este tejido formando una estructura reforzada que lo vincula al elemento esquelético. Algunas entesis de los tendones incluyen cartílago fibroso formando la interfaz tendón-hueso (entesis fibrocartilaginosas). Es común que las entesis periosteales se osifiquen a medida que el animal envejece (por ejemplo, en los mamíferos). Las entesis dejan frecuentemente marcas evidentes en el hueso, que en los restos fósiles aportan información muy útil acerca de la configuración del sistema muscular del organismo.

Los tendones pueden presentar osificaciones localizadas (huesos sesamoideos) para reforzar su estructura y/o aumentar el brazo de momento del músculo en sitios donde el tendón desliza sobre elementos esqueléticos (por ejemplo, la rótula).

Cuando un músculo se contrae, tira con la misma intensidad en ambos extremos. Por lo general, una de las uniones es relativamente libre al movimiento y se denomina inserción. La otra, más fija, se denomina origen. Sin embargo, estos términos deben ser utilizados con cautela. Que extremo de un músculo es el que experimenta el mayor desplazamiento depende también de la postura, de la actividad de otros músculos y la relación específica del movimiento con el entorno. Otra opción es considerar como origen el anclaje más proximal y como inserción el anclaje más distal (ej.: origen humeral e inserción radial del músculo bíceps braquial).

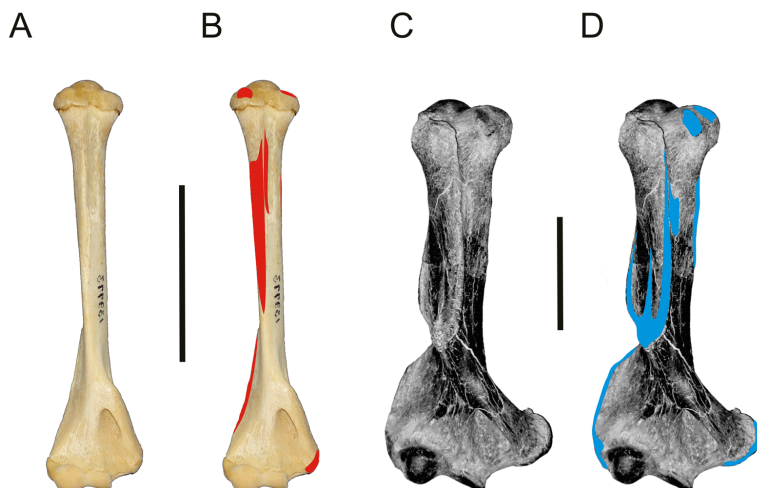


Figura A.14. Entesis de algunos músculos que se insertan en el húmero derecho de perezosos actuales y extinguidos. A, húmero del perezoso viviente de dos dedos *Choloepus*; B, entesis señaladas en rojo; C, húmero de un perezoso del Mioceno de Patagonia; D, entesis homólogas señaladas en azul.

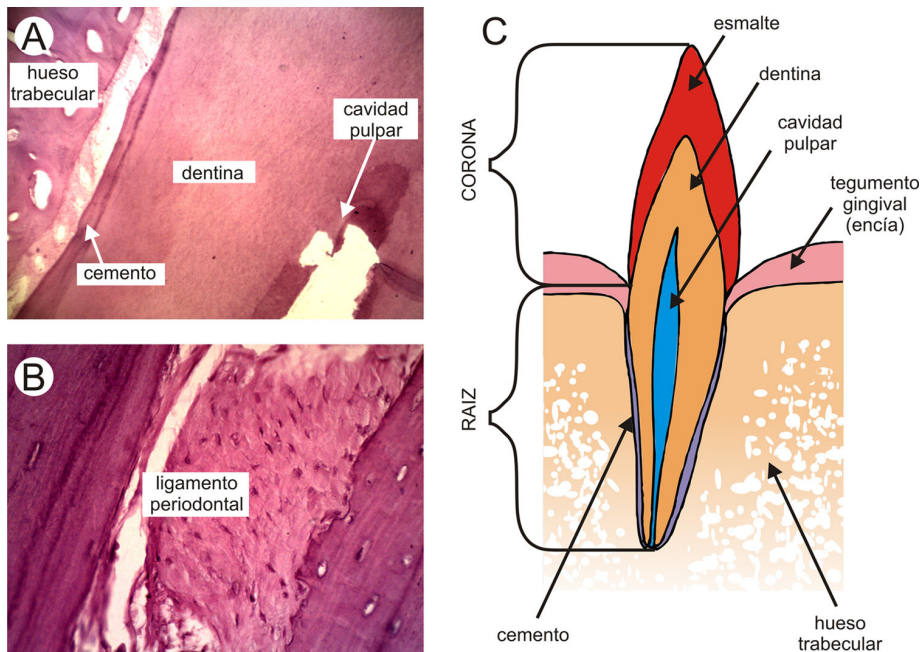
DENTICIÓN

Los dientes son elementos característicos de los vertebrados con mandíbulas. Funcionalmente, son parte del sistema que interviene en la toma del alimento y el inicio de la digestión mecánica, ya que no solo sujetan el alimento y lo introducen dentro de la cavidad oral, sino que además muchas veces lo reducen a partículas más pequeñas para facilitar la deglución y aumentar la superficie expuesta a la acción enzimática. La distribución, estructura y patrón de reemplazo de los dientes están estrechamente vinculados con los hábitos alimentarios.

Un diente adulto (Figura A.15) está formado por una parte visible que se proyecta por fuera de la encía, la **corona**, y otra parte, la **raíz**, anclada a la quijada mediante fibras de tejido conectivo que forman un **ligamento periodontal** y a veces por una sustancia osteoide llamada cemento. El centro o **pulpa** está constituido por nervios, vasos y **odontoblastos**, células productoras del tejido fundamental del diente, la dentina. Este tejido contiene más elementos mineralizados que el propio hueso; está compuesto por un 70% de material inorgánico de cristales de hidroxiapatita y el 30% restante por materia orgánica, proteínas colágenas que le proveen elasticidad, y agua. Es más dura y resistente al desgaste que el cemento que puede recubrirlo.

Como el hueso, el **cemento** posee regiones celulares y acelulares. Crece en capas sobre la dentina, pero en muchos mamíferos herbívoros se extiende hasta la corona entre los pliegues de esmalte y contribuye a formar la superficie oclusal. Las células del cemento (**cementocitos**) elaboran la matriz en pulsos estacionales, de manera que el cemento aumenta irregularmente con la edad. El resultado es que se producen anillos concéntricos, cuyo aspecto cambia con las propiedades mecánicas del alimento (dureza), el estado nutricional (períodos de escasez de alimento) y las estaciones. Por lo tanto, el aspecto del cemento en los fósiles puede brindar información sobre la dieta o la época del año de la muerte de animal.

El **esmalte** es la cubierta mineralizada que cubre la corona, constituye la sustancia más dura y resistente a la fricción que evolucionó en los vertebrados. Se origina a partir de los **ameloblastos** del ectodermo que rodea al germen dentario. Es totalmente acelular y está constituido en un 96% por cristales de hidroxiapatita. Los dientes de los tiburones tienen una cubierta vítrea **esmaltoide**, de origen mesodérmico.



Por la forma en que se relacionan con las quijadas (Figura A.16) los dientes o denticiones se clasifican como **acrodontes**, sujetos al borde de la mandíbula, en depresiones superficiales (peces, anfibios, escamados), **pleurodontes**, sujetos al borde interno de la mandíbula (escamados) y **tecodontes**, en los que cada diente se inserta en un **alvéolo** profundo (sinápsidos y arcosaurios), lo que le permite soportar mayores tensiones.

Según el número de recambios las denticiones se clasifican como **polifiodontes**, con múltiples generaciones de reemplazo dentario como en la generalidad de los peces, anfibios y reptiles, **monofiodontes**, grupos especializados con una única generación de dientes (como los holocéfalos), y **oligofiodontes**, con pocas generaciones.

Entre los oligofiodontes, la mayoría de los mamíferos son **difiodontes**; es decir, presentan dos generaciones. Tienen **dientes de leche** o **deciduos** que hacen erupción poco después del nacimiento, la mayoría de los cuales se reemplazan durante la infancia por las piezas **permanentes**. Como los últimos dientes de la generación lacteal completan su desarrollo y emergen en etapas más maduras de la ontogenia, consecuentemente con el alargamiento de la región facial, no se reemplazan, por lo que en general se prefiere el término **hemifiodontes**. El reemplazo de los dientes de leche y la erupción de los dientes permanentes más posteriores (véase más abajo) ocurren en una secuencia relativamente fija y específica para cada especie, por lo que frecuentemente es posible estimar la edad de un animal juvenil a través de la presencia de determinados dientes de una u otra generación. Algunos mamíferos son monofiodontes (casi todos los xenartros), en otros los dientes de leche emergen y son reemplazados por los permanentes dentro del útero (cetáceos odontocetos, algunos roedores) y en otros parecen faltar por completo (osos hormigueros, cetáceos mysticetos).

A medida que el diente madura, el canal radicular se cierra y la cavidad pulpar queda sellada. A estos dientes con raíz bien desarrollada y crecimiento limitado se los llama **braquiodontes**. En muchos mamíferos, el canal radicular permanece abierto y el diente continúa creciendo por un tiempo prolongado, o aún indefinido, reponiéndose la corona al desgaste continuamente. A estos dientes se los conoce con el término general de **hipsodontes**, aunque hay subcategorías. Los incisivos de los roedores y los yugales de muchos roedores y ungulados suelen tener este tipo de crecimiento, así como los dientes de los xenartros (Figura A.17).

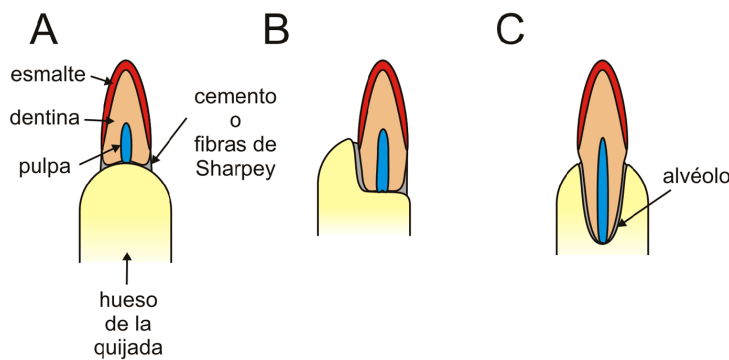


Figura A.16. Principales tipos de implantación de dientes en vertebrados. A, acrodonte; B, pleurodonte; C, tecodonte.

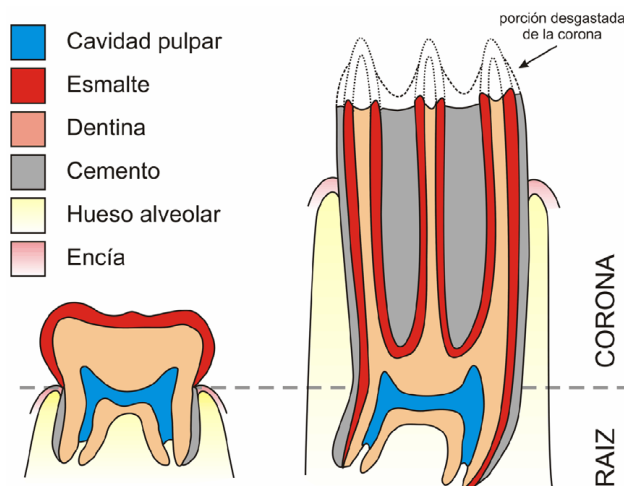


Figura A.17. Crecimiento diferencial de la corona en un mamífero con dentición braquiodonte (izquierda: el ser humano *Homo*) en comparación con uno hipsodonte (derecha: el caballo *Equus*). Modificado de Steel y Harvey (1979).

La corona es de morfología variable dependiendo del tipo de animal, la dieta, la edad y otras variables. Hay denticiones **homodontes**, con piezas de forma similar a lo largo de la mandíbula (peces, anfibios, la mayoría de los reptiles, cetáceos), y **heterodontes**, con piezas de aspecto y funciones diferentes (tiburones gato, algunos reptiles y la mayoría de los mamíferos). La heterodoncia de los mamíferos es la mejor estudiada, con una terminología particular que describe tres tipos (Figura A.18). Los **incisivos**, al frente, cumplen funciones de cortar y tomar el alimento, pero también en variados comportamientos no alimenticios. A sus lados, los caninos sirven para perforar. Por detrás de estos, (M) los **dientes yugales o de mejilla** machacan y muelen principalmente, aunque también pueden ser cortantes (véase más abajo). Entre los dientes de mejilla se distinguen los **premolares** y **molares**, siendo los últimos sólo permanentes y de aparición más tardía, cuando la región facial se ha alargado lo suficiente.

La cantidad de cada tipo de diente difiere en los distintos grupos, incluso especies, de mamíferos y se definen fórmulas dentarias utilizando iniciales y fracciones. Los humanos tienen dos incisivos, un canino, dos premolares y tres molares en cada cuadrante de las quijadas superiores e inferiores, por lo que la fórmula general para un lado se escribe I 2/2 C 1/1 P 2/2 M 3/3. La fórmula dentaria para los euterios primitivos es I 3/3 C 1/1 P 4/4 M 3/3; la de los marsupiales primitivos es I 5/4 C 1/1 P 3/3 M 4/4. En muchos linajes se produjo una reducción del número de piezas y en pocos casos (delfines, tatú carreta) el número de dientes ha aumentado.

Los dientes yugales son complejos y cumplen tareas específicas durante el procesamiento del alimento. En la superficie oclusal de los molares superiores cada cúspide se denomina **cono** (Figura A.19). Los diferentes conos son identificados mediante diferentes prefijos, siendo los principales proto-, para-, meta-, hipo-, y ento-. En los molares de la quijada superior, la cúspide ubicada en el ápice del triángulo del lado **lingual** (interno) se denomina **protocono**, la anterior en el margen **labial** (externo) es el **paracono** y la posterior del mismo margen es el **metacono**. Este conjunto de tres cúspides principales es el **trígono**. Las cúspides menores se identifican con el sufijo -ulo (por ejemplo, hipocónulo). El sufijo -ido agregado al nombre de una cúspide indica que forma parte de un diente de la quijada inferior. Las cúspides mayores de los molares inferiores forman un **trigónido**, pero el triángulo está invertido, con el **protocónido** en lado labial y el **para-cónido** y **metacónido** en el lingual. En la parte posterior de cada molar puede haber una expansión, el **talón** o **talónido**. También puede existir una cresta, el **cíngulo** o **cingúlido**, rodeando el lado externo de cada pieza.

Frecuentemente, una expansión del cíngulo, la repisa estilar, lleva pequeñas cúspides, cada una de las cuales tiene su propio nombre. Cuando los dientes superiores e inferiores contactan durante la masticación, el protocono del diente superior ocluye con la cuenca del talónido del diente inferior. Esta disposición particular del trígono/trigónido respecto a la cuenca del talónido se denomina tribosfenia y, por lo tanto, se habla de **molar tribosfénico** (Figura A.19).

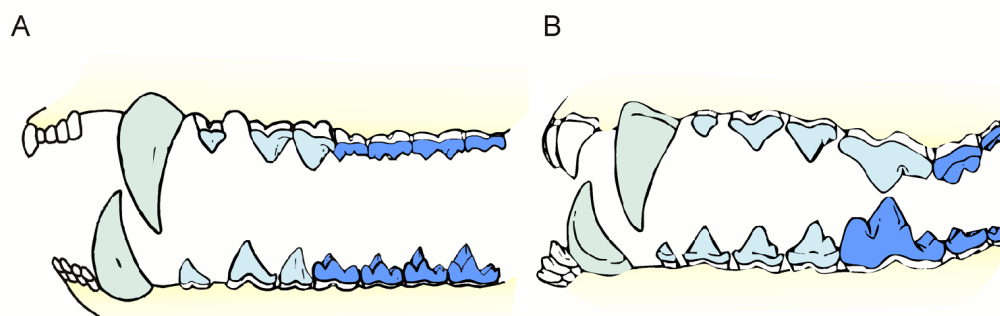


Figura A.18 Dentición heterodonte de los mamíferos en los que se distinguen dientes incisivos (blancos), caninos (verde), premolares (celeste) y molares (azul). A, marsupial (zarigüeya, *Didelphis*); B, placentario (perro, *Canis*). Modificado de Thenius (1989).

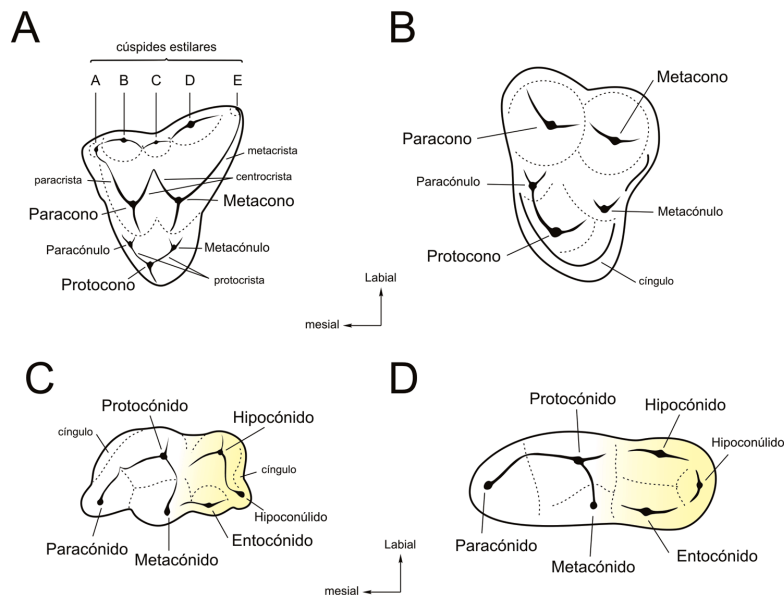


Figura A.19. Cúspides del molar tribosfénico superior (arriba) e inferior (abajo). A y C, zarigüeya (*Didelphis*); B y D, perro (*Canis*). Se diferencia la región del trigónido (blanco) del talónido (sombreada en amarillo). Modificado de Thenius (1989).

Esta condición primitiva se halla inalterada o solo ligeramente modificada en algunos mamíferos actuales, por ejemplo, las zarigüeyas (*Didelphis*). A partir de la misma se puede interpretar la evolución de la morfología de la mayoría de los demás dientes de los mamíferos (Figuras A.20 y A.21). Tempranamente en la historia de los mamíferos se agregó una cuarta cúspide principal al molar superior del lado lingual por detrás del protocono, el **hipocono**. Como resultado la superficie es más o menos cuadrada (**cuadritubercular** o **eutemórfico**).

Bunodonte: dientes más o menos cuadrangulares con cúspides en forma de picos redondeados (**bunos**). Se encuentran en omnívoros como los mapaches (Procyonidae), osos (Ursidae), cerdos (Suidae) y muchos primates (Hominidae, Cercopithecidae, Cebidae).

Selenodonte: aumenta la cantidad y el tamaño de las superficies cortantes de esmalte alargando las cúspides primarias en dirección antero-posterior; con el desgaste las cúspides adoptan forma semilunar (**selenas**). Es característico de herbívoros que deben moler alimento duro y abrasivo. Se observan en los ciervos (Cervidae) y bóvidos (Bovidae).

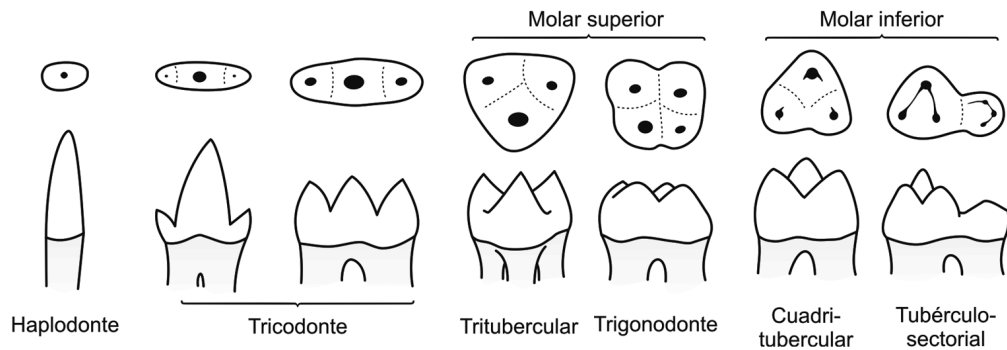


Figura A.20. Evolución de la morfología dentaria. Inicia desde un diente de corona simple (haplodonte) en los primeros sinápsidos, pasando por dientes con cúspides adicionales (triconodontes y trituberculares) en diversos grupos de terápsidos y mamíferos basales, hasta el diente tubérculo-sectorial propio de terios. Modificado de Thenius (1989).

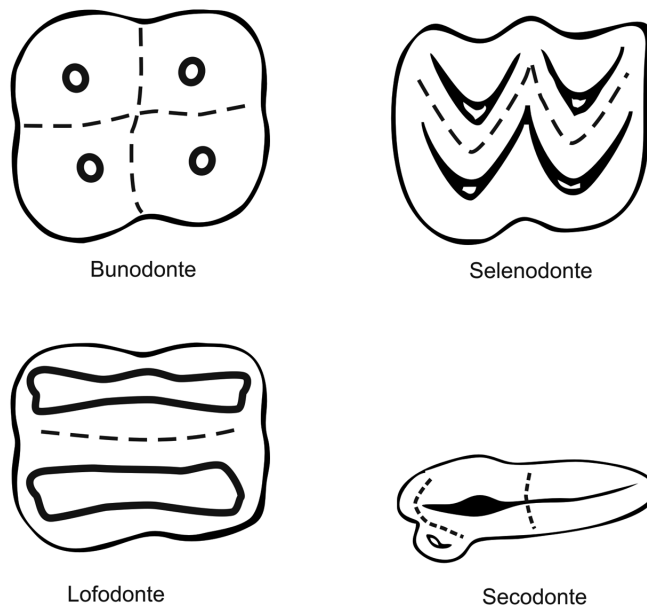


Figura A.21. Diferentes morfologías de la corona de dientes yugales en mamíferos (esquemas idealizados): bunodonte, típico de animales con dieta omnívora, selenodonte y lofodonte, de animales herbívoros, y secodonte, de carnívoros. Modificado de Thenius (1989).

Lofodonte: la corona posee crestas o **lofos** que se extienden entre las cúspides y pueden estar orientados en sentido antero-posterior o transversal. En los casos más simples, bilofodonte como el tapir, se pueden identificar los conos y cónidos. Constituye otra estrategia morfológica para moler exhaustivamente en herbívoros. Están presentes en tapires (Tapiridae), manatíes (Trichechidae), lagomorfos y muchos roedores. La polilofodoncia (multiplicación del número de lofos) se observa en elefantes (Elephantidae) y carpinchos (Hydrochaeridae). En los équidos se registra una condición lofoselenodonte.

Secodonte: son dientes especializados para cortar; las cúspides están alineadas antero-posteriormente y unidas por crestas cortantes. Particularmente dentro del orden Carnivora, corresponde al cuarto premolar superior y el primer molar inferior de las formas más zoófagas. El diente **plagiaulacoideo** es un tipo de diente secodonte presente en algunos marsupiales tanto herbívoros como carnívoros.

Bibliografía de referencia

- De Iuliis, G. y Pulera, D. (2011). *The Dissection of Vertebrates: A Laboratory Manual* (p. 352). Elsevier Academic Press. 2da Ed.
- Diogo, R. y Abdala, V. (2010). *Muscles of Vertebrates: Comparative Anatomy, Evolution, Homologies and Development* (p. 500). New Hampshire: CRC Press.
- Gavrilov, K. (1958). *Curso de Anatomía y Fisiología Comparadas*. Tucumán: Universidad Nacional de Tucumán.
- Kardong, K. (2007). *Vertebrados: Anatomía Comparada, Función y Evolución* (p. 800). McGraw-Hill- Interamericana de España. 4ta Ed.
- Ross, M. H. y Pawlina, W. (2011). *Histología* (p. 975). Buenos Aires: Panamericana. 6ta Ed.

- Abdala, F. y Damiani, R. (2004). "Early development of the mammalian superficial masseter muscle in cynodonts". En *Palaeontologia Africana*, 40, 23-29.
- Ackerly, D. D. (2000). "Taxon sampling, correlated evolution, and independent contrast". En *Evolution*, 54, 1480-1492.
- Alexander, R. McN. (1976). "Estimates of speeds of dinosaurs". En *Nature*, 261, 129-130.
- (1983). *Animal Mechanics* (p. 301). Oxford: Blackwell. 2da Ed.
- (1985). "Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs". En *Zoological Journal of the Linnean Society*, 83, 1-25.
- (1989). *Dynamics of dinosaurs and other extinct giants* (p. 129). Nueva York: Columbia.
- (1990). *Animals* (p. 590). Cambridge: Cambridge University Press.
- (1996). *Optima for Animals* (p. 176). Princeton University Press.
- Alexander, R. McN. y Pong, C. M. (1992). "Locomotion and bone strength of the white rhinoceros, *Ceratotherium simum*". *Journal of Zoology*, 227, 63-69.
- Alexander, R. McN., Jayes, A. S., Maloiy, G. M. O. y Wathuta, E. M. (1979). "Allometry of the limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*)". En *Journal of Zoology (London)*, 189, 305-314.
- Ameghino, F. (1894). "Enumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie". En *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba*, 13, 259-455.
- (1898). "Sinopsis geológico-paleontológica de la Argentina". En *Censo Nacional de la República Argentina* (pp.113-255), Tomo I (Territorio), Capítulo I, Parte 3. Buenos Aires.
- Amundson, R. y Lauder, G. V. (1994). "Function without purpose: the uses of causal role function in evolutionary biology". En *Biology and Philosophy*, 9, 443-469.
- Anderson, J. F., Hall-Martin, A. y Russell, D. A. (1985). "Long bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs". En *Journal of Zoology (London)*, 207, 53-61.
- Andrews, P., Lord, J. M. y Evans, E. M. N. (1979). "Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas". En *Biological Journal of the Linnean Society*, 11, 177-205.

- Aramayo, S. A. y 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, Argentina. Parte I: Edentata, Litopterna, Proscoscidea. Parte II: Carnivora, Artiodactyla y Aves". *IV Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Actas 1, 532-547.
- Argot, C. (2001). "Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the Didelphidae, and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*". En *Journal of Morphology*, 247, 51-79.
- (2002). "Functional-adaptive anatomy of the hindlimb in the Didelphidae, and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*". En *Journal of Morphology*, 253, 76-108.
- (2004). "Evolution of South American mammalian predators (Borhyaenoidea): anatomical and palaeobiological implications". En *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140, 487-521.
- Arnold, S. J. (1983). "Morphology, performance and fitness". En *American Zoologist*, 23, 347-361.
- Bakker, R. T. (1971). "Dinosaur physiology and the origin of mammals". En *Evolution*, 25, 636-658.
- Bargo, M. S. (2001). "The ground sloth *Megatherium americanum*: skull shape, bite forces, and diet". En *Acta Paleontologica Polonica*, Special Issue 46, 41-60.
- Bargo, M. S. y Vizcaíno, S. F. (2008). "Paleobiology of Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus". En *Ameghiniana*, 45, 175-196.
- Bargo, M. S., Toledo, N. y Vizcaíno, S. F. (2006). "Muzzle of South American ground sloths (Xenarthra, Tardigrada)". En *Journal of Morphology*, 267, 248-263.
- (2012). "Paleobiology of the Santacrucian sloths and anteaters (Xenarthra, Pilosa)". En Vizcaíno, S. F., Kay, R. F. y Bargo M. S. (Eds.). *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (pp. 216-242). Cambridge: Cambridge University Press.
- Bargo, M. S., Vizcaíno, S. F. y Kay, R. F. (2009). "Predominance of orthal masticatory movements in the early Miocene *Eucholaeops* (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada, Megalonychidae) and other megatherioid sloths". En *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29, 870-880.
- Bargo, M. S., Vizcaíno, S. F., Archuby, F. y Blanco, R. E. (2000). "Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene) mylodontids ground sloths (Mammalia, Xenarthra)". En *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20, 601-610.
- Barone, R. (1976). *Anatomie Comparée des Mammifères Domestiques. Tome 1, Ostéologie*, (p. 810). París: Vigot.
- Barrick, R. E., Showers, W. J. y Fischer, A. G. (1996). "Comparison of thermoregulation of four ornithischian dinosaurs and a varanid lizard from the Cretaceous Two Medicine Formation: evidence from oxygen isotopes". En *Palaios*, 11, 295-305.
- Bernard, A., Lécuyer, C., Vincent, P. y otros (2010). "Regulation of body temperature by some Mesozoic marine reptiles". *Science*, 328, (p. 1379).
- Betz, O. (2006). "Ecomorphology: Integration of form, function, and ecology in the analysis of morphological structures". En *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie*, 15, 409-416.
- Biewener, A. A. y Taylor, C. R. (1986). "Bone strain: a determinant of gait and speed?". En *Journal of Experimental Biology*, 123, 383-400.
- Billet, G., Blondel, C. y Muizon, C. de (2009). "Dental microwear analysis of notoungulates (Mammalia) from Salla (Late Oligocene, Bolivia) and discussion on their precocious hypsodonty". En *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 274, 114-124.
- Black, K. H., Camens, A. B., Archer, M. y Hand, S. J. (2012). Herds Overhead: *Nimbadon lavarackorum* (Diprotodontidae), heavy weight marsupial herbivores in the Miocene forests of Australia. En *PLoS ONE* 7(11): e48213.
- Blanco, R. E. y Czerwonogora, A. (2003). "The gait of *Megatherium*". En *Senckenbergiana Biologica*, 83, 61-68.
- Bock, W. J. (1977). "Toward an ecological morphology". En *Vogelwarte*, 29, 127-135.
- (1980). "The definition and recognition of biological adaptation". En *American Zoologist*, 20, 217-227.
- (1988). "The nature of explanations in morphology". En *American Zoologist*, 28, 205-215.
- (1990). "From Biologische Anatomie to Ecomorphology. Proceedings of the 3rd International Congress of Vertebrate Morphology". En *Netherlands Journal of Zoology*, 40, 254-277.
- Bock, W. J. y von Wahlert, Y. G. (1965). "Adaptation and the form-function complex". En *Evolution*, 19, 269-299.

- Bona P., Degrange F. J. y Fernández M. S. (2013). "Skull Anatomy of the Bizarre Crocodylian *Mourasuchus nativus* (Alligatoridae, Caimaninae)". En *The Anatomical Record*, 296, 227-239.
- Bonaparte, J. (1965). "Nuevas icnitas de la Quebrada del Yeso (La Rioja) y consideraciones acerca de la edad de los afloramientos". En *Acta Geológica Lilloana*, 7, 5-16.
- Bond, M. (1986). "Los ungulados fósiles de Argentina: evolución y paleoambientes". En Simposio "Evolución de los Vertebrados Cenozoicos", IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas 2: 187-190.
- Bond, M., Cerdeño, E. P. y López, G. (1995). "Los Ungulados Nativos de América del Sur". En Alberdi, M. T., Leone, G. y Tonni, E. P. (Eds.). *Evolución climática y biológica de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental* (pp. 259-275). Madrid: Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Monografías.
- Bond, M., Perea, D., Ubilla, M. y Tauber, A. A. (2001). "*Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921, the only surviving Protheroheriidae (Liptopterna, Mammalia) into the South American Pleistocene". En *Palaeovertebrata*, 30, 37-50.
- Bookstein, F. L. (1986). "Size and Shape spaces for landmark data in two dimensions: comment". En *Statistical Science*, 1, 181-222.
- Bookstein, F. L., Sampson, P. D., Streissguth, A. P. y Barr, H. M. (1990). "Measuring "dose" and "response" with multivariate data using partial least squares techniques". En *Communication in Statistics — Theory and Methods*, 19, 765-804.
- Boué, C. (1970). "Morphologie fonctionnelle des dents labiales chez les ruminants". En *Mammalia*, 34, 696-711.
- Bramwell, C. D. y Whitfield, G. R. (1974). "Biomechanics of *Pteranodon*". En *Philosophical Transactions of the Royal Society, London B.*, 267, 503-581.
- Brody, S. (1945). *Bioenergetics and Growth* (p. 1007). Nueva York: Reinhold Publishing Corporation.
- Bromley, R. G. (1996). *Trace Fossils: Biology, Taphonomy and Applications* (p. 361). Londres: Chapman and Hall.
- Brooks, D. R. y McLennan, D. A. (1991). *Phylogeny, ecology, and behavior: a research program in comparative biology* (p. 434). Chicago: The University of Chicago Press.
- Brown, J. H., Gillooly, F., Allen, A. P., Savage, V. M. y West, G. B. (2004). "Toward a metabolic theory of ecology". En *Ecology*, 85, 1771-1789.
- Brown, J. H. y West, G. B. (2000). *Scaling in Biology* (p. 352). Nueva York: Oxford University Press.
- Brown, J. H., Gupta, V. K., Li, B. L. y otros (2002). "The fractal nature of nature: power laws, ecological complexity, and biodiversity". En *Proceedings of the Royal Society, B.*, 357, 619-626.
- Calder, W. A. (1996). *Size, Function, and Life History* (p. 431). Nueva York: Dover Publications.
- Candela, A. M. y Picasso, M. B. J. (2008). "Functional anatomy of the locomotor behavior in Miocene porcupines". En *Journal of Morphology*, 269, 552-593.
- Candela, A. M., Rasía, L. L. y Pérez, M. E. (2012). "Paleobiology of Santacrucian Caviomorph rodents: a morphofunctional approach". En Vizcaíno, S.F., Kay, R.F. y Bargo, M.S. (Eds.). *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (pp. 287-305). Cambridge: Cambridge University Press.
- Capra, F. (2007). *The Science of Leonardo: Inside the Mind of the Great Genius of the Renaissance* (p. 329). Doubleday.
- Carrano, M. T. (1999). What, if anything, is a cursor? Categories versus continua for determining locomotor habit in mammals and dinosaurs. En *Journal of Zoology, London* 247: 29-42
- Carrano, M. T. (2006). "Body-size evolution in the Dinosauria". En Carrano, M. T., Blob, R.W., Gaudin, T. J. y Wible, J. R. (Eds.). *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles* (pp. 225-268). Chicago: The University of Chicago Press.
- Carrano, M. T. y Hutchinson, J. R. (2002). "Pelvic and Hindlimb Musculature of *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria: Theropoda)". En *Journal of Morphology*, 253, 207-228.
- Carril, J., Degrange, F. J. y Tambussi, C. P. (2014). "Jaw muscle reconstruction of the Late Pliocene psittaciform *Nandayus vorohuensis* from Argentina". En *Ameghiniana*, 51, 361-365.
- Cartmill, M. (1985). "Climbing". En Hildebrand, M., Bramble D. M., Liem, K. F. y Wake, D. B. (Eds.). *Functional Vertebrate Morphology* (pp. 73-88). Chicago: The University of Chicago Press.

- Casamiquela, R. M. (1974). "El bipedismo de los megaterioideos. Estudio de pisadas fósiles en la Formación Río Negro típica". En *Ameghiniana*, 11, 249-282.
- (1983). "Pisadas del Pleistoceno (Superior?) del balneario Monte Hermoso, Buenos Aires. La confirmación del andar bipedal en los Megaterioideos". En *Cuadernos del Instituto Superior Juan XXIII*, 4, 1-15.
- Casinos, A. (1996). "Bipedalism and quadrupedalism in Megatherium: an attempt at biomechanical reconstruction". En *Lethaia*, 29, 87-96.
- Cassini, G. H. (2013). "Skull geometric morphometrics and Paleocology of Santacrucian (late Early Miocene; Patagonia) native ungulates (Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata)". En *Ameghiniana*, 50, 193-216.
- Cassini, G. H. y Vizcaíno, S. F. (2012). "An approach to the biomechanics of the masticatory apparatus of early Miocene (Santacrucian Age) South American ungulates (Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata): moment arm estimation based on 3D landmarks". En *Journal of Mammalian Evolution*, 19, 9-25.
- Cassini, G. H., Vizcaíno, S. F. y Bargo, M. S. (2012a). "Body mass estimation in Early Miocene native South American ungulates: a predictive equation based on 3D landmarks". En *Journal of Zoology*, 287, 53-64.
- Cassini, G. H., Cerdeño, M. E., Villafañe, A. y Muñoz, N. A. (2012b). "Paleobiology of Santacrucian native ungulates (Meridiungulata; Astrapotheria, Litopterna and Notoungulata)". En Vizcaíno, S. F., Kay, R. F. y Bargo, M. S. (Eds.). *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (pp. 243-286). Cambridge: Cambridge University Press.
- Cerda, I. A. y Chinsamy, A. (2012). "Biological implications of the bone microstructure of the Late Cretaceous ornithomimid dinosaur *Gasparinisaura cincosaltensis*". En *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32, 355-368.
- Chatterjee, S., Templin, R. J. y Campbell, K. E. (2007). "The aerodynamics of *Argentavis*, the world's largest flying bird from the Miocene of Argentina". En *PNAS* 104 (30), 12398-12403.
- Christiansen, P. y Adolfssen, J. S. (2005). "Bite forces, canine strength and skull allometry in carnivores (Mammalia, Carnivora)". En *Journal of Zoology, London*, 266, 133-151.
- Christiansen, P. y Harris, J. M. (2005). "Body size of *Smilodon* (Mammalia: Felidae)". En *Journal of Morphology*, 266, 369-384.
- Ciccioli, P. L. (2008). *Evolución paleoambiental, estratigrafía y petrología sedimentaria de la Formación Toro Negro, Sierras Pampeanas Noroccidentales, provincia de La Rioja* (p. 336). Tesis Doctoral Inédita, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Cifelli, R. L. y Guerrero Díaz, J. (1997). "*Litopterns*". En Kay, R. F., Madden, R. H. y Flynn, J. J. (Eds.). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene fauna of La Venta, Colombia* (pp. 289-302). Smithsonian Institution Press.
- Clauss, M., Kaiser, T. y Hummel, J. (2008). "The morphophysiological adaptations of browsing and grazing mammals". En Gordon, I. J. y Prins, H. H. T. (Eds.). *The Ecology of Browsing and Grazing. Ecological Studies*, 195, 47-88.
- Clementz, M. T. (2012). "New insight from old bones: stable isotope analysis of fossil mammals". En *Journal of Mammalogy*, 93, 368-380.
- Cock, A. G. (1966). "Genetical aspects of metrical growth and form in animals". En *Quarterly Review of Biology*, 41, 131-190.
- Costa, R. L., Jr. y Greaves, W. S. (1981). "Experimentally produced tooth wear facets and the direction of jaw motion". En *Journal of Paleontology*, 55, 635-638.
- Cressie, N. (1986). "Size and Shape spaces for landmark data in two dimensions: comment". En *Statistical Science*, 1, 226.
- Croft, D. A. (2000). *Archaeohyracidae (Mammalia: Notoungulata) from the Tinguiririca Fauna, central Chile, and the evolution and paleoecology of South American mammalian herbivores* (p. 311). Tesis Doctoral Inédita, Chicago: University of Chicago.
- Croft, D. A. y Anderson L. C. (2008). "Locomotion in the extinct notoungulate *Protypotherium*". En *Palaeontologia Electronica*, 11.1.1A.
- Damuth, J. (1981a). "Population density and body size in mammals". En *Nature*, 290, 699-700.
- (1981b). "Home range, home range overlap and energy use among animals". En *Biological Journal of the Linnean Society*, 15, 185-193.
- (1987). "Inter-specific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy use". En *Biological Journal of the Linnean Society*, 31, 193-246.

- (1990). "Problems in estimating body masses of archaic ungulates using dental measurements". En Damuth, J. y MacFadden, B. J. (Eds.). *Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications* (pp. 229-253). Cambridge: Cambridge University Press.
- (1991). "Of size and abundance". En *Nature*, 351, 268-269.
- (1993). "Cope's rule, the island rule and the scaling of mammalian population density". En *Nature*, 365, 748-750.
- Damuth, J. y MacFadden, B. J. (1990). *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications* (p. 397). Cambridge: Cambridge University Press.
- De Esteban-Trivigno, S., Mendoza, M. y De Renzi, M. (2008). "Body mass estimation in Xenarthra: A predictive equation suitable for all quadrupedal terrestrial placentals?". En *Journal of Morphology*, 269, 1276-1293.
- De Esteban-Trivigno, S. (2011). "Ecomorfología de xenartros extintos a través del análisis de la mandíbula con métodos de morfometría geométrica". En *Ameghiniana*, 48, 381-398.
- Degrange, F. J., Tambussi, C. P., Moreno, K., Witmer, L. M. y Wroe, S. (2010). "Mechanical analysis of feeding behavior in the extinct 'terror bird' *Andalgalornis steulleti* (Gruiformes: Phorusrhacidae)". En *PLoS ONE* 5 (8): e11856.
- Degrange, F., Noriega, J. I. y Areta, J. I. (2012). "Diversity and paleobiology of the Santacrucian birds". En Vizcaíno, S. F., Kay, R. F. y Bargo, M. S. (Eds.). *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (pp. 138-155). Cambridge: Cambridge University Press.
- De Iuliis, G., Bargo, M. S. y Vizcaíno, S. F. (2000). "Variation in skull morphology and mastication in the fossil giant armadillos *Pampatherium* spp. and allied genera (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae), with comments on their systematic and distribution". En *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20, 743-754.
- Demes, B., Larson, S. G., Stern, J. T., Jungers, W. L. y otros (1994). "The kinetics of primate quadrupedalism: 'hindlimb drive' reconsidered". En *Journal of Human Evolution*, 26, 353-374.
- Depew, M. J., Tucker, A. S., y Sharpe P. T. (2002). "Craniofacial development". En Rossant, J. y Tam, P. P. L. (Eds.). *Mouse development: patterning, morphogenesis, and organogenesis* (pp. 421-498). San Diego: Academic Press.
- Desojo, J. B. y Vizcaíno, S. F. (2009). "Jaw biomechanics in the South American aetosaur *Neoaetosauroides engaeus*". En *Paläontologische Zeitschrift*, 83, 499-510.
- Diniz-Filho, J. A. F., Ramos de Sant'Ana, C. E. y Bini, L. M. (1998). "An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia". En *Evolution*, 52, 1247-1262.
- Diogo, R. y Abdala, V. (2010). *Muscles of Vertebrates: Comparative Anatomy, Evolution, Homologies and Development* (p. 500). New Hampshire: CRC Press.
- Dressino, V. y Lamas, S. G. (2003). "Teoría craneana funcional de Cornelis Jakob van der Klaauw: una teoría sobre adaptación morfológica". En *Episteme*, 16, 99-110.
- Dryden, I. L. y Mardia, K. V. (1998). *Statistical shape analysis* (p. 347). Chichester: John Wiley & Sons.
- Efremov, I. A. (1940). "Taphonomy: a new branch of paleontology". En *Pan American Geologist*, 74, 81-93.
- Egi, N., Takai, M., Shigehara, N. y Tsubamoto, T. (2004). "Body mass estimates for Eocene eosimiid and Amphipithecoid primates using prosimian and anthropoid scaling methods". En *International Journal of Primatology*, 25, 211-236.
- Elgin, R. A, Hone, D. W. E y Frey, E. (2011). "The extent of the pterosaur flight membrane". En *Acta Palaeontologica Polonica*, 56, 99-111.
- Elissamburu, A. (2010). "Estudio biomecánico y morfofuncional del esqueleto apendicular de *Homalodotherium* Flower 1873 (Mammalia, Notoungulata)". En *Ameghiniana*, 47, 25-43.
- Elissamburu, A. y Vizcaíno, S. F. (2004). "Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: *Caviomorpha*)". En *Journal of Zoology*, 262, 145-159.
- (2005). "Diferenciación morfométrica del húmero y fémur de las especies de *Paedotherium* (Mammalia, Notoungulata) del Plioceno y Pleistoceno temprano". En *Ameghiniana*, 42, 159-166.
- Eftman, H. O. (1929). "Functional adaptations of the pelvis in marsupials". En *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 58, 189-232.
- Ercoli, M. D. (2010). *Estudio de los hábitos locomotores en los Borhyaenoidea (Marsupialia, Sparassodonta) de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior de la provincia de Santa Cruz) a partir de la diferenciación morfológica en depredadores vivientes*. Tesis de Licenciatura Inédita, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

- Ercoli, M. D. y Prevosti, F. J. (2011). "Estimación de masa de las especies de Sparassodonta (Metatheria, Mammalia) de la Edad Santacrucense (Mioceno Temprano) a partir de tamaños de centroide de elementos apendiculares: inferencias paleoecológicas". En *Ameghiniana*, 48, 462-479.
- Evans, D. C. (2010). "Cranial anatomy and ontogeny of *Hypacrosaurus altispinus*, and a comparative analysis of skull growth in lambeosaurines (Ornithischia: Hadrosauridae)". En *Zoological Journal of the Linnean Society*, 159, 398-434.
- Falcon-Lang, H. J., Benton, M. J. y Stimson, M. (2007). "Ecology of earliest reptiles inferred from basal Pennsylvanian trackways". En *Journal of the Geological Society, London* 164, 1113-1118.
- Fariña, R. A. (1995). "Bone strength and habits in large glyptodonts". En *Lethaia*, 28, 189-196.
- Fariña, R. A. (1996). "Trophic relationships among Lujanian mammals". En *Evolutionary Theory*, 11, 125-134.
- Fariña, R. A., Vizcaíno, S. F. y Blanco, E. (1997). "Scaling of the indicator of athletic capability in fossil and extant land tetrapods". En *Journal of Theoretical Biology*, 185, 441-446.
- Fariña R. A., Vizcaíno, S. F. y Bargo, M. S. (1998). "Body mass estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna". *Mastozoología Neotropical*, 5, 87-108.
- Farlow, J. O., Hurlburt, G. R., Eelsey, R. M., Britton A. R. C. y Langston, W.Jr. (2005). "Femoral dimensions and body size of *Alligator mississippiensis*: estimating the size of extinct mesoeucrocodylians". En *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25, 354-369.
- Felsenstein, J. (1985). "Phylogenies and the comparative method". En *The American Naturalist*, 125, 1-15.
- Fernández, M. S. y Herrera, Y. (2009). "Paranasal sinus system of *Geosaurus araucanensis* and the homology of the antorbital fenestra of metriorhynchids (Thalattosuchia: Crocodylomorpha)". En *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29, 702-714.
- Fernández, M. E., Vasallo, A. I. y Zárate, M. (2000). "Functional morphology and palaeobiology of the pliocene rodent †*Actenomys* (Caviomorpha: Octodontidae): the evolution to a subterranean mode of life". En *Biological Journal of the Linnean Society*, 71, 71-90.
- Fisher, R. A. (1936). "The use of multiple measurements in taxonomic problems". En *Annals of Eugenics*, 7, 179-188.
- Fiorelli, L. E. (2010). "Predation bite-marks on a peirosaurid crocodyliform from the Upper Cretaceous of Neuquén Province, Argentina". En *Ameghiniana*, 47, 387-400.
- Fleagle, J. G. (1979). *Primate adaptation and evolution* (p. 486). Nueva York: Academic Press.
- Flessa, K. W., Erben, H. K., Hallam, A., Hsü, K. J., Hüssner, H. M. y otros (1986). "Causes and consequences of extinctions". En Raup, D. M. y Jablonski, D. (Eds.). *Patterns and processes in the history of life* (pp. 235-257). Berlín: Springer Verlag.
- Forasiepi, A. M., Goin, F. J. y Tauber, A. A. (2004). "Las especies de *Arctodictis* Mercerat 1891 (Metatheria, Borhyaenidae), grandes carnívoros del Mioceno de América del Sur". En *Revista Española de Paleontología*, 19, 1-22.
- Fortelius, M. y Solounias, N. (2000). "Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets". En *American Museum Novitates*, 3301, 1-36.
- Fraser, D. y Theodor, J. M. (2011). "Comparing ungulate dietary proxies using discriminant function analysis". En *Journal of Morphology*, 272, 1513-1526.
- Freguelli, J. (1950). "Ichnites del Paleozoico Superior del oeste argentino". En *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 5, 136-148.
- Garland, T. Jr. y Janis, C. M. (1993). "Does metatarsal/femur ratio predict maximal running speed in cursorial mammals?". En *Journal of Zoology* (London), 229, 133-151.
- Garland, T. Jr., Dickerman, A. W. Janis, C. M. y Jones, J. A. (1993). "Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation". En *Systematic Biology*, 42, 265-292.
- Garland, T. Jr., Bennet, A. F. y Rezende E. (2005). "Phylogenetic approaches in comparative physiology". En *The Journal of Experimental Biology*, 208, 3015-3035.
- Gastaldo, R. A., Savrda, C. y Lewis, R. D. (1996). *Deciphering Earth History: A Laboratory Manual with Internet Exercises*. Raleigh: Contemporary Publishing Company.
- Gaudin, T. J. (2004). "Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence". En *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140, 255-305.
- Gayon, J. (2000). "History of the concept of allometry". En *American Zoologist*, 40, 748-758.

- Gebo, D. L. (1996). "Climbing, brachiation, and terrestrial quadrupedalism: historical precursors of hominid bipedalism". En *American Journal of Physical Anthropology*, 101, 55-92.
- Giannini, N. P. (2003). "Canonical Phylogenetic Ordination". En *Systematic Biology*, 52, 684-695.
- Giannini, N. P. y García-López D. A. (2014). "Ecomorphology of mammalian fossil lineages: identifying morphotypes in a case study of endemic South American ungulates". En *Journal of Mammalian Evolution*, 21, 195-212.
- Giannini, N. P., Wible, J. R. y Simmons, N. B. (2006). "On the cranial osteology of chiroptera. I. Pteropus (Megachiroptera: Pteropodidae)". En *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 295, 1-134.
- Gingerich, P. D. (1990). "Prediction of body mass in mammalian species from long bone lengths and diameters". En *Contributions from the Museum of Paleontology*. University of Michigan 28, (pp. 79-92).
- Gingerich, P. D., Smith, B. H. y Rossenberg, K. (1982). "Allometric scaling in the dentition of primates and prediction of body weight from tooth size in fossils". En *American Journal of Physical Anthropology*, 58, 81-100.
- Goodall, C. R. (1991). "Procrustes Methods in the Statistical Analysis of Shape". En *Journal of the Royal Statistical Society, Series B (Methodological)* 53, 285-339.
- Goodwin, M. y Horner, J. R. (2004). "Cranial histology of pachycephalosaurs (Ornithischia: Marginocephalia) reveals transitory structures inconsistent with head-butting behavior". En *Paleobiology*, 30, 253-267.
- Gordon, I. J. y Illius, A. W. (1988). "Incisor arcade structure and diet selection in ruminants". En *Functional Ecology*, 2, 15-22.
- Gould, S. J. (1966). "Allometry and size in ontogeny and phylogeny". En *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 41, 587-640.
- Gould, S. J. y Lewontin, R. C. (1979). "The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme". En *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 205(1161), 581-598.
- Gould, S. J. y Vrba, E. S. (1982). "Exaptation: a missing term in the science of form". En *Paleobiology*, 8: 4-15.
- Grafen, A. (1995). "The phylogenetic regression". En *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 326, 119-157.
- Greaves, W. S. (1973). "The inference of jaw motion from tooth wear facets". En *Journal of Paleontology*, 47, 1000-1001.
- (1974). "Functional implications of mammalian jaw joint position". En *Forma et Functio*, 7(4), 363-376.
- Green, J. L. (2009a). "Intertooth variation in orthodontine microwear in armadillos (Cingulata) and tree sloths (Pilosa)". En *Journal of Mammalogy*, 90, 768-778.
- (2009b). "Dental microwear in the orthodontine of the Xenarthra (Mammalia) and its use in reconstructing the palaeodiet of extinct taxa: the case study of *Nothrotheriops shastensis* (Xenarthra, Tardigrada, Nothrotheriidae)". En *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156, 201-222.
- Grellet-Tinner, G. y Fiorelli, L. E. (2010). "A new Argentinean nesting site showing neosauropod dinosaur reproduction in a Cretaceous hydrothermal environment". En *Nature Communications*, 1, 32.
- Grellet-Tinner, G., Fiorelli L. E. y Brincalepe Salvador, R. (2012). "Water vapor conductance of the Lower Cretaceous dinosaurian eggs from Sanagasta, La Rioja, Argentina: paleobiological and paleoecological implications for South American faveololithid and megaloolithid eggs". En *Palaeos*, 27, 35-47.
- Gröning, F., Jones, M. E. H., Curtis, N., Herrel, A., O'Higgins, P., Evans, S. E. y Fagan, M. J. (2013). "The importance of accurate muscle modeling for biomechanical analyses: a case study with a lizard skull". En *Journal of the Royal Society Interface*, 10, 2013-0216.
- Haas, G. (1973). "Muscles of the jaws and associated structures in the Rhynchocephalia and Squamata". En *Biology of the Reptilia*, Vol. 4 (pp. 285-490). Londres: Academic Press.
- Hanna, R. R. (2002). "Multiple injury and infection in a sub-adult theropod dinosaur *Allosaurus fragilis* with comparisons to allosaur pathology in the Cleveland-Lloyd Dinosaur Quarry collection". En *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22, 76-90.
- Harvey, P. H. y Pagel, M. D. (1991). *The Comparative Method in Evolutionary Biology* (pp. 248). Oxford: Oxford University Press.
- Hasiotis, S. T. (2007). "Continental ichnology: fundamental processes and controls on trace-fossil distribution". En Miller, W. III (ed.). *Trace Fossils- Concepts, Problems, Prospects* (pp. 268-284). Elsevier Press.
- Hasiotis, S. T., Platt, B. F., Hembree, D. I. y Everhart, M. (2007). "*The trace-fossil record of vertebrates*". En Miller, W. III (ed.). *Trace Fossils—Concepts, Problems, Prospects* (pp. 196-218). Elsevier Press.

- Henderson, D. M. (1999). "Estimating the masses and centres of mass of extinct animals by 3-D mathematical slicing". En *Paleobiology*, 25, 88-106.
- Herrel, A., Aerts, P. y De Vree, F. (1998). "Ecomorphology of the lizard feeding apparatus: a modelling approach". En *Netherlands Journal of Zoology*, 48, 1-25.
- (1999). "Morphology of the feeding system in Agamid lizards: ecological correlates". En *The Anatomical Record*, 254, 496-507.
- (2000). "Cranial kinesis in geckoes: functional implications". En *The Journal of Experimental Biology*, 203, 1415-1423.
- Herrel, A., De Smet, A., Aguirre, L.F. y Aerts, P.J. (2008). "Morphological and mechanical determinants of bite force in bats: do muscles matter?". En *Experimental Biology*, 211, 86-91.
- Herrera, L. Y. (2012). *Análisis morfológico y paleobiológico de Cricosaurus araucanensis (Gasparini y Dellapé, 1976) (Crocodyliformes: Metriorhynchidae)* (pp. 346). Tesis Doctoral Inédita, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
- Herrera, L. Y., Fernández, M. S. y Gasparini, Z. (2013). "The snout of *Cricosaurus araucanensis*: a case study in novel anatomy of the nasal region of metriorhynchids". En *Lethaia*, 46, 331-340.
- Hiiemae, K. M. (1978). "Mammalian mastication: a review of the activity of the jaw muscles and movements they produce in chewing". En Butler, P. M. y Joysey, K. A. (Eds.). *Development, Function and Evolution of Teeth* (pp. 359-398). Nueva York: Academic Press.
- Hiiemae, K. M. y Crompton, A. W. (1985). "Mastication, food transport, and swallowing". En Hildebrand, M., Bramble, D. M., Liem, K. F. y Wake, D. B. (Eds.). *Functional Vertebrate Morphology* (pp. 262-290). Cambridge y Londres: Harvard University Press.
- Hildebrand, M. y Goslow, G. E. (2001). *Analysis of vertebrate structure* (p. 635). 5ta ed. Wiley and Sons.
- Hofmann, R. R. y Stewart, D. R. M. (1972). "Grazer or browser: A classification based on the stomach structure and feeding habits of East African ruminants". En *Mammalia*, 36, 226-240.
- Hood, C. S. (2000). "Geometric morphometric approaches to the study of sexual size dimorphism in mammals". En *Hystrix*, 11, 77-90.
- Horner, J. R., Ricqlès, A. de y Padian, K. (2000). "Long bone histology of the hadrosaurid *Maiasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements". En *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20, 109-123.
- Horner, J. R., Padian, K. y de Ricqlès, A. (2001). "Comparative osteohistology of some embryonic and perinatal archosaurs: developmental and behavioral implications for dinosaurs". En *Paleobiology*, 27, 39-58.
- Horner, J. R. y Padian, K. (2004). "Age and growth dynamics of *Tyrannosaurus rex*". En *Proceedings Royal Society (B)* 271, 1875-1880.
- Howell, A. B. (1944). *Speed in Animals* (p. 270). Chicago: The University of Chicago Press.
- Huey, R. B. y Kingsolver, J. (1989). "Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance". En *TRENDS in Ecology and Evolution*, 4, 131-135.
- Hunt, K. D., Cant, J. G. H., Gebo, D. L., Rose, M. D., Walker, S. E. y Youlatos D. (1996). "Standardized descriptions of primate locomotor and postural modes". En *Primates*, 37, 363-387.
- Hutchinson, J. R. (2004). "Biomechanical modeling and sensitivity analysis of bipedal running ability II. Extinct taxa". En *Journal of Morphology*, 262, 441-461.
- Huxley, J. S. (1932). *Problems of relative growth* (p. 318). Nueva York: Lincoln Mac Veagh-The Dial Press.
- Huxley, J. S. y Tessier, G. (1936). "Terminology of relative growth". En *Nature*, 137, 780-781.
- Jackson, J. B. C. y Erwin, D. H. (2006). "What can we learn about ecology and evolution from the fossil record?". En *TRENDS in Ecology and Evolution*, 21, 322-328.
- Janis, C. M. (1988). "An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in Ungulate Mammals, and the correlation of these factors with dietary preference". En Russell, D. E., Santoro, J. P. y Sigoneau-Russell, D. (Eds.). *Teeth Revisited: Proceedings of the VII International Symposium on Dental Morphology* (pp. 367-387). París: Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle.

- (1990). "Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids". En Damuth, J. y MacFadden, B. J. (Eds.). *Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications* (pp. 255-299). Cambridge: Cambridge University Press.
- (1995). "Correlations between craniodental morphology and feeding behavior in ungulates: Reciprocal illumination between living and fossil taxa". En Thomason, J. J. (Ed.). *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology* (pp. 76-98). Cambridge: Cambridge University Press.
- (2008). "An evolutionary history of browsing and grazing ungulates". En Gordon I. J. y Prins, H. H. T. (Eds.). *The Ecology of Browsers and Grazers* (pp. 21-45). Berlín: Springer-Verlag.
- Janis, C. M. y Constable, E. (1993). "Can ungulate craniodental features determine digestive physiology?" En *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13, 43A.
- Janis, C. M. y Ehrhardt, D. (1988). "Correlation of relative muzzle width and relative incisor width with dietary preference in ungulates". En *Zoological Journal of the Linnean Society*, 92, 267-284.
- Jarman, P. J. (1974). "The social organization of antelope in relation to their ecology". En *Behaviour*, 48, 215-267.
- Jungers, W. L., Godfrey, L. R., Simons, E. L., Wunderlich, R. E., Richmond, B. G. y Chatrath, P. S. (2002). "Ecomorphology and behaviour of giant extinct lemurs from Madagascar". En Plavcan, J. M., Kay, R. F., Jungers, W. L. y van Schaik, C. P. (Eds.). *Reconstructing behavior in the primate fossil record* (pp. 371-411). Nueva York: Kluwer Academic / Plenum publishers.
- Kardong, K. (2007). *Vertebrados: Anatomía Comparada, Función y Evolución* (p. 800). Madrid: McGraw-Hill- Interamericana España. 4ta Ed.
- Karr, J. R. y James, F. C. (1975). "Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities". En Cody, M. L. y Diamond, J. M. (Eds.). *Ecology and evolution of communities* (pp. 258-291). Cambridge: Harvard University Press.
- Kay, R. F., Vizcaíno, S. F. y Bargo, M. S. (2012). "A review of the paleoenvironment and paleoecology of the Miocene Santa Cruz Formation". En Vizcaíno, S. F., Kay, R. F. y Bargo, M. S. (Eds.). *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (pp. 331-365). Cambridge: Cambridge University Press.
- Kemp, T. S. (1979). "The Primitive Cynodont *Procynosuchus*: Functional Anatomy of the Skull and Relationships". En *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 285 (1005), 73-122.
- Kendall, D. G. (1984). "Shape-manifolds, Procrustean matrices and complex projective spaces". En *Bulletin of the London Mathematical Society*, 16, 81-121.
- (1986). Size and Shape spaces for landmark data in two dimensions: comment. *Statistical Science* 1: 222-226.
- Kleiber, M. (1932). "Body size and metabolism". En *Hilgardia*, 6, 315-353.
- Klingenberg, C. P. y Ekau, W. (1996). "A combined morphometric and phylogenetic analysis of an ecomorphological trend: pelagization in Antarctic fishes (Perciformes: Nototheniidae)". En *Biological Journal of the Linnean Society*, 59, 143-177.
- Koch, P. L. (1998). "Isotopic paleoecology and land vertebrates: individuals, species, and ecosystems". En *PALAIOS*, 13(4), 309-310.
- Koch, P. L., Fisher, D. C. y Dettman, D. L. (1989). "Oxygen isotopes in the dentition of extinct proboscideans: a measure of season-of-death and seasonality". En *Geology*, 17, 515-519.
- Koch, P. L., Hoppe, K. A. y Webb, S. D. (1998). "The isotopic ecology of late Pleistocene mammals in North America, Part 1: Florida". En *Chemical Geology*, 52, 119-138.
- Koehl, M. A. R. (1996). "When does morphology matter?" En *Annual Reviews in Ecology and Systematics*, 27.
- Kramarz, A. (2009). "Adiciones al conocimiento de *Astrapothericulus* (Mammalia, Astrapotheria): anatomía cráneo-dentaria, diversidad y distribución". En *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12, 55-66.
- Kramarz, A. G. y Bond, M. (2005). "Los Litopterna (Mammalia) de la Formación Pinturas, Mioceno Temprano-Medio de Patagonia". En *Ameghiniana*, 42, 611-625.
- (2009). "A new Oligocene astrapothere (Mammalia, Meridiungulata) from Patagonia and a new appraisal of astrapothere phylogeny". En *Journal of Systematic Palaeontology*, 7, 117-128.
- Krapovickas, V., Ciccioli, P. L., Mángano, M. G., Marsicano, C. A., Limarino, C. O. (2009). "Paleobiology and paleoecology of an arid-semiarid Miocene South American ichnofauna in anastomosed fluvial deposits". En *Palaeogeography*,

- Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 284, 129-152.
- Kubo, T. (2011). "Estimating body weight from footprints: Application to pterosaurs". En *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 299, 197-199.
- Kutschera, U. (2007). "Palaeobiology: the origin and evolution of a scientific discipline". En *TRENDS in Ecology and Evolution*, 22, 172-173.
- Lamm, E. T. (2007). "Paleohistology widens the field of view in paleontology". *Microscopy and Microanalysis*, 13 / Supplement S02, 50-51.
- Langer, P. y Chivers, D. J. (1994). "Classification of foods for comparative analysis of gastro-intestinal tracts". En Chivers, D. J. y Langer, P. (Eds.). *The digestive system in mammals: Food, form and function* (pp. 74-82). Nueva York: Cambridge University Press.
- Lauder, G. V. (1995). "On the inference of form from structure". En Thomason, J. J. (Ed.). *Functional morphology in vertebrate paleontology* (pp. 1-18), Nueva York: Cambridge University Press.
- Lemell, P., Beisser, C. J., Weisgram, J. (2000). "Morphology and function of the feeding apparatus of *Pelusios castaneus* (Chelonia; Pleurodira)". En *Journal of Morphology*, 244, 127-135.
- Lessa, E. P. y Stein, B. R. (1992). "Morphological constraints in the digging apparatus of pocket gophers (Mammalia: Geomyidae)". En *Biological Journal of the Linnean Society*, 47, 439-453.
- Lessa, E. P. y Fariña, R. A. (1996). "Reassessment of extinction patterns among the late Pleistocene mammals of South America". En *Palaeontology*, 39, 651-662.
- Lessa, E. P., Van Valkenburgh, B. y Fariña, R. A. (1997). "Testing hypotheses of differential mammalian extinctions subsequent to the Great American biotic interchange". En *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 135, 157-162.
- Lessa, E. P. y Stein, B. R. (1992). "Morphological constraints in the digging apparatus of pocket gophers (Mammalia: Geomyidae)". En *Biological Journal of the Linnean Society*, 47, 439-453.
- Levangie, P. K. y Norkin, C. C. (2005). *Joint Structure and Function, A Comprehensive Analysis* (p. 588). Filadelfia: F.A. Davis. 4ta Ed.
- Liem, K. F. (1991a). "Toward a new morphology: pluralism in research and education". En *American Zoologist*, 31, 759-767.
- (1991b). "Functional morphology". En Keenleyside, M. H. A. (Ed.). *Cichlid Fishes: Behaviour, Ecology and Evolution* (pp. 129-150). Londres: Chapman & Hall.
- Liem, K. F., Bemis, W. E., Walker, Jr, W. F. y Grande L. (2001). *Functional anatomy of the vertebrates: an evolutionary perspective* (p. 766). Harcourt College Publisher.
- Lindstedt, S. L., Miller, B. J. y Buskirk, S. W. (1986). "Home range, time, and body size in mammals". En *Ecology*, 67, 413-418.
- Lucas, P. W. (2004). *Dental Functional Morphology. How Teeth Work* (p. 355). Cambridge: Cambridge University Press.
- Lyman R. L. (2010). "What Taphonomy is, What it isn't, and Why Taphonomists Should care about the Difference". En *Journal of Taphonomy*, 8, 1-16.
- Manera de Bianco, T. y Aramayo, S. A. (2004). "Taphonomic features of Pehuen-Co palaeoichnological site (Late Pleistocene), Buenos Aires Province, Argentina". En *1st International Congress on Ichnology* (Trelew, Argentina). Actas (p. 49).
- Marshall, L. G. (1977). "Evolution of the carnivorous adaptive zone in South America". En Hecht, M. K., Goody, P. C. y Hecht, B. M. (Eds.). *Major Patterns in Vertebrate Evolution* (pp. 709-722). Nueva York: Plenum Press.
- Marshall, L. G. (1978). "Evolution of the Borhyaenidae, extinct South American predaceous marsupials". En *University of California Publications in Geological Sciences*, 117, 1-89.
- Massare, J. A. (1988). "Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: Implications for method of predation". En *Paleobiology*, 14, 187-205.
- Maynard Smith, J. y Savage, R. J. G. (1959). "The mechanics of mammalian jaws". En *School Sciences Review*, 141, 289-301.
- McMahon T. A. (1973). "Size and shape in biology". En *Science*, 179, 1201-1204.
- McNab, B. K. (1985). "Energetics, population biology, and distribution of xenarthrans, living and extinct". En Montgomery, G. G. (Ed). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas* (pp. 219-232). Washington: Smithsonian Institution.
- Mendoza, M. (2005). "Hacia una caracterización ecomorfológica compleja: una revisión de la paleoautoecología de los ungulados". En *Ameghiniana*, 42, 233-248.

- Mendoza, M. y Palmqvist, P. (2006). "Characterizing adaptive morphological patterns related to diet in Bovidae (Mammalia: Artiodactyla)". En *Acta Zoologica Sinica*, 52, 988-1008.
- (2008). "Hypsodonty in ungulates: An adaptation for grass consumption or for foraging in open habitat?" En *Journal of Zoology*, 274, 134-142.
- Mendoza, M., Janis, C.M. y Palmqvist, P. (2002). "Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: a multivariate approach". En *Journal of Zoology*, 258, 223-246.
- (2005). "Ecological patterns in the trophic-size structure of large mammal communities: a 'taxon-free' characterization". En *Evolutionary Ecology Research*, 7, 505-530.
- (2006). "Estimating the body mass of extinct ungulates: a study on the use of multiple regression". En *Journal of Zoology*, 270, 90-101.
- Miller, W. III. (Ed.) (2007). *Trace Fossils - Concepts, Problems, Prospects* (p. 611). Ámsterdam: Elsevier.
- Millien, V. y Bovy, H. (2010). "When teeth and bones disagree: body mass estimation of a giant extinct rodent". En *Journal of Mammalogy*, 91, 11-18.
- Miljutin, A. (2009). "Substrate utilization and feeding strategies of mammals: description and classification". En *Estonian Journal of Ecology*, 58, 60-71
- Minter, N. J. y Braddy, S. J. (2009). "Ichnology of an Early Permian tidal flat: The Robledo Mountains Formation of the Robledo Mountains, Southern New Mexico, USA". En *Special Papers in Palaeontology*, 82, (p. 107).
- Mitteroecker, P. y Huttegger, S. (2009). "The concept of morpho spaces in evolutionary and developmental biology: mathematics and metaphors". En *Biological Theory*, 4(1), 54-67
- Mones, A. (1982). "An equivocal nomenclature: What means hypsodonty?" En *Paläontologische Zeitschrift*, 56, 107-111.
- Montalvo, C. I., Melchor, R. N., Visconti, G. y Cerdeño, M. E. (2008). "Vertebrate taphonomy in loess-palaeosol deposits: A case study from the late Miocene of central Argentina". En *Geobios*, 41, 133-143.
- Motani, R. (2001). "Estimating body mass from silhouettes: testing the assumption of elliptical body cross-sections". En *Paleobiology*, 27, 735-750.
- (2002). "Swimming speed estimation of extinct marine reptiles: energetic approach revisited". En *Paleobiology*, 28, 251-262.
- Muizon, C. de (1998). "*Mayulestes ferox*, a borhyaenoid (Metatheria, Mammalia) from the early Palaeocene of Bolivia. Phylogenetic and palaeobiologic implications". En *Geodiversitas*, 20, 19-142.
- Myers, T. J. (2001). "Prediction of marsupial body mass". En *Australian Journal of Zoology*, 49, 99-118.
- Nee, S., Read, A. F., Greenwood, J. J. D. y Harvey, P. H. (1991). "The relationship between abundance and body size in British birds". En *Nature*, 351, 312-313.
- Norberg, U. M. y Rayner, J. M. V. (1987). "Ecological morphology and flight in bats (Mammalia, Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation". En *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, Serie B*, 316, 335-427.
- Nowak, R. M. (1999). *Walker's Mammals of the World* (p. 1936). Baltimore: Johns Hopkins University Press. 6ta ed.
- Ollier, S., Couteron, P. y Chessel, D. (2006). "Orthonormal transform to decompose the variance of a life-history trait across a phylogenetic tree". En *Biometrics*, 62, 471-477.
- Owen-Smith, N. (1988). *Megaherbivores. The influence of very large body size on Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Oxnard, C. (1984). *The Order of Man*. Hong Kong: Hong Kong University Press.
- Padian, K. (1995). "Form and function: The evolution of a dialectic". En Thomason, J. J. (Ed.). *Functional morphology and vertebrate paleontology* (pp. 264-277). Cambridge: Cambridge University Press.
- Padian, K. y Rayner, J. M. V. (1993). "The wings of pterosaurs". En *American Journal of Science*, 293(A), 91-166.
- Pagel, M. D. (1991). "Constructing 'everyanimal'". En Damuth, J. y MacFadden, B. (Eds.). "*Review of Body size in Mammalian Paleobiology*" en *Nature*, 351, 532-533. Cambridge University Press.
- Paul, G. S. (1988). *Predatory Dinosaurs of the World: A Complete Illustrated Guide* (p. 464). Simon & Schuster Eds.
- PC-MATLABTM for MS-DOS Personal Computers (1990). Massachusetts: The MathWorks, Inc.

- Pearson, K. (1905). *Mathematical contributions to the theory of evolution. XIII. On the general theory of skew correlation and non-linear regression* (p. 64). Draper's Company Research Memoirs: Biometric Series (Vol. II). Dulau and Co.
- Pérez, L. M., Toledo, N., De Iuliis, G., Bargo, M. S. y Vizcaíno, S. F. (2010). "Morphology and function of the hyoid apparatus of fossil xenarthrans". en *Journal of Morphology*, 271, 1119-1133.
- Pérez-Barbería, F. J. y Gordon, I. J. (2001). "Relationships between oral morphology and feeding style in the ungulata: A phylogenetically controlled evaluation". En *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268, 1023-1032.
- Peters, R. H. (1983). *The ecological implications of Body Size*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Plotnick, R. y Baumiller, T. (2000). "Invention by evolution: functional analysis in paleobiology". En Erwin, D. H. y Wing, S. L. (Eds.). *Deep Time: Paleobiology's Perspective* (pp. 305-323). Supplement to Vol. 26(4) of *Paleobiology*.
- Polly, P. D. (2007). "Limbs in mammalian evolution". En Hall, B. K. (Ed.). *Fins into Limbs: Evolution, Development, and Transformation* (pp. 245-268). Chicago: The University of Chicago Press.
- Pough, F. H., Janis, C. M. y Heiser, J. B. (2013). *Vertebrate Life* (p. 720). Nueva York: Prentice Hall. 9na Ed.
- Prevosti, F. J. y Palmqvist, P. (2001). "Análisis ecomorfológico del cánido hipercarnívoro *Theriodictis platensis* (Mammalia, Carnívora) basado en un nuevo ejemplar del Pleistoceno de Sudamérica". En *Ameghiniana*, 38, 375-384.
- Prevosti, F. J. y Vizcaíno, S. F. (2006). "Paleoecology of the large carnivore guild from the Late Pleistocene of Argentina". En *Acta Palaeontologica Polonica*, 51, 407-422.
- Prevosti, F. J., Forasiepi, A. M. Ercoli, M. D. y Turazzini, G. F. (2012). "Paleoecology of the mammalian Carnívores (Metatheria, Sparassodonta) of the Santa Cruz Formation". En Vizcaíno, S. F., Kay R. F. y Bargo, M. S. (Eds.). *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (pp. 173-193). Cambridge: Cambridge University Press.
- Prevosti, F. J., Forasiepi, A. M. y Zimicz, N. (2013). "The evolution of the Cenozoic terrestrial mammalian predator guild in South America: competition or replacement?" En *Journal of Mammalian Evolution*, 20, 3-21.
- Quader, S., Isvaran, K., Hale, R. E., Miner, B. G. y Seavy N. E. (2004). "Nonlinear relationships and phylogenetically independent contrasts". En *Journal of Evolutionary Biology*, 17, 709-715.
- Radinsky, L. B. (1987). *The Evolution of Vertebrate Design* (p. 197). Chicago / Londres: The University of Chicago Press.
- Rayner, J. M. V. (1991). "Wake structure and force generation in avian flapping flight". En *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici* (II), 702-715.
- Reed, K. E. (1998). "Using large mammal communities to examine ecological and taxonomic structure and predict vegetation in extant and extinct assemblages". En *Paleobiology*, 24, 384-408.
- Reguero, M. A., Candela, A. M. y Cassini, G. (2010). "Hypsodonty and Body Size in rodent-like notoungulates". En Madden, R., Carlini, A. A., Vucetich, M. G. y Kay, R. (Eds.). *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia* (pp. 362-371). Cambridge: Cambridge University Press.
- Reilly, S. M. y Wainwright, P. C. (1994). "Conclusion: Ecological Morphology and the Power of Integration". En Wainwright, P. C. y Reilly, S. M. (Eds.). *Ecological Morphology. Integrative Organismal Biology* (pp. 339-354). Chicago: The University of Chicago Press.
- Reiss, M. (1988). "Scaling of home range size: body size, metabolic needs and ecology". En *Trends in Ecology and Evolution*, 3, 85-86.
- Rensberger, J. M. (1973). "An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals". En *Journal of Paleontology*, 47, 515-528.
- Riggs, E. S. (1935). "A skeleton of *Astrapotherium*". En *Field Museum of Natural History, Geological Series*, 6(13), 167-177.
- Rinehart y Lucas (2001). "A statistical analysis of a growth series of the Permian nectridean *Diplocaulus magnicornis* showing two-stage ontogeny". En *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(4), 803-806.
- Romer, A. S. (1962). *The Vertebrate Body* (p. 627). Filadelfia: Saunders. 3era ed.
- Rudwick, M. J. S. (1964). "The Inference of Function from Structure in Fossils". En *The British Journal for the Philosophy of Science*, 15(57), 27-40.
- Rüttimann, B. (1992). "A noteworthy meeting of the society for nature research in Zurich: Two important precursors of Julius Wolff: Carl Culmann and Hermann von Meyer". En Regling, G. (Ed.). *Wolff's Law and Connective Tissue Regulation* (pp. 13-22). Nueva York: Walter de Gruyter.

- Samuels, J. X. (2009). "Cranial morphology and dietary habits of rodents". En *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156, 864-888.
- Samuels, J. X. y Van Valkenburgh, B. (2008). "Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents". En *Journal of Morphology*, 269, 1387-1411.
- Sanford, G. M., Lutterschmidt, W. I. y Hutchinson, V. H. (2002). "The comparative method revisited". En *BioScience*, 52, 830-836.
- Sargis, E. J. (2002a). "Functional morphology of the forelimbs of tupaiids (Mammalia, Scandentia) and its phylogenetic implications". En *Journal of Morphology*, 53, 10-42.
- (2002b). "Functional morphology of the hindlimbs of tupaiids (Mammalia, Scandentia) and its phylogenetic implications". En *Journal of Morphology*, 254, 149-185.
- Savage, V. M., Gillooly, J. F., Woodruff, W. H., West, G. B., Allen, A. P., Enquist, B. J. y Brown, J. H. (2004). "The predominance of quarter-power scaling in biology". En *Functional Ecology*, 18, 257-282
- Savazzi, E. (1999). "Introduction to functional morphology". En Savazzi, E. (Ed.). *Functional morphology of the invertebrate skeleton* (pp. 3-14). Chichester, Inglaterra: Wiley.
- Scanlon, V. C. y Sanders, T. (2007). *Essentials of Anatomy and Physiology* (p. 604). Filadelfia: F. A. Davis. 5ta Ed.
- Schaller, O. (2007). *Illustrated Veterinary Anatomical Nomenclature* (p. 628). Stuttgart: Enke Verlag. 2da Ed.
- Schmidt-Nielsen, K. (1984). *Scaling: why is animal size so important?* (p. 256). Cambridge: Cambridge University Press.
- Schwenk, K. (2000). *Feeding. Form, Function and Evolution in Tetrapod Vertebrates* (p. 537). San Diego: Academic Press.
- Scholey, K. D. (1983). *Developments in vertebrate flight: climbing and gliding of mammals and reptiles and the flapping flight of birds*. Tesis Doctoral Inédita, University of Bristol.
- Scott, W. B. (1913). *A History of Land Mammals in the Western Hemisphere* (p. 786). Nueva York: MacMillan.
- (1928). "Mammalia of the Santa Cruz beds. Part IV. Astrapotheria". En Scott, W. B. (Ed.). *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899*. Vol. 6, Paleontology III, (pp. 301-352). Princeton: Princeton University Press.
- (1983). "Prediction of body weight of fossil Artiodactyla". En *Zoological Journal of the Linnean Society*, 27, 199-215.
- (1990). "Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass". En Damuth, J. y MacFadden, B. J. (Eds.). *Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications* (pp. 301-335). Cambridge: Cambridge University Press.
- Shingleton, A. (2010). "Allometry: The Study of Biological Scaling". En *Nature Education Knowledge*, 3(10), 2.
- Shipman, P. (1981). *Life history of a fossil. An introduction to Taphonomy and Paleoecology* (p. 222). Harvard: Harvard University Press.
- Shu, D.-G., Luo, H.-L., Conway Morris, S., Zhang, X.-L., Hu, S.-X., Chen, L., Han, J., Zhu, M., Li, Y. y Chen, L.-Z. (1999). "Lower Cambrian vertebrates from south China". En *Nature*, 402, 42-46.
- Shu, D.-G., Conway Morris, S., Han, J., Zhang, Z.-F., Yasui, K., Janvier, P., Chen, L., Zhang, X.-L., Liu, J.-N., Li, Y. y Liu, H.-Q. (2003). "Head and backbone of the Early Cambrian vertebrate Haikouichthys". En *Nature*, 421(30), 526-529.
- Skedros, J. G. y Baucom, S. L. (2007). "Mathematical analysis of trabecular 'trajectories' in apparent trajectorial structures: The unfortunate historical emphasis on the human proximal femur". En *Journal of Theoretical Biology*, 244, 15-45.
- Smith, R. J. (1993). "Logarithmic transformation bias in allometry". En *American Journal of Physical Anthropology*, 90, 215-228.
- Smith, A. P. y Ganzhorn, J. U. (1996). "Convergence and divergence in community structure and dietary adaptation in Australian possums and gliders and Malagasy lemurs". En *Australian Journal of Ecology*, 21, 31-46.
- Snowdon, P. (1991). "A ratio estimator for bias correction in logarithmic regression". En *Canadian Journal of Forest Research*, 21, 720-724.
- Solounias, N., Fortelius, M. y Freeman, P. (1994). "Molar wear rates in ruminants: a new approach". En *Annales Zoologici Fennici*, 31, 219-227.
- Solounias, N. y Moelleken, S. M. C. (1993). "Dietary adaptation of some extinct ruminants determined by premaxillary shape". En *Journal of Mammalogy*, 74, 1059-1071.

- Solounias, N. y Semprebon, G. (2002). "Advances in reconstruction of ungulate ecomorfology with application to early fossil equids". En *American Museum Novitates*, 3366, 1-49.
- Solounias, N., Teaford, M. y Walker, A. (1988). "Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid". En *Paleobiology*, 14, 287-300.
- Solounias, N., Rivals, F. y Semprebon, G. M. (2010). "Dietary interpretation and paleoecology of herbivores from Pikermi and Samos (late Miocene of Greece)". En *Paleobiology*, 36(1), 113-136.
- Spencer, L. M. (1995). "Morphological correlates of dietary resource partitioning in the African Bovidae". En *Journal of Mammalogy*, 76, 448-471.
- Steel, R. y Harvey, A. P. (1979). *The Encyclopedia of prehistoric life* (p. 218). Londres: Mitchell Beazley.
- Stein, B.R. y Casinos, A. (1997). "What is a cursorial mammal?" En *Journal of Zoology, London*, 242, 185-192.
- Strömberg, C. A. E., Dunn, R. E., Madden, R. H., Kohn, M. J. y Carlini, A. A. (2013). "Decoupling the spread of grasslands from the evolution of grazer-type herbivores in South America". En *Nature Communications*, 4, 1478.
- Swihart, R. K., Slade, N. A. y Bergstrom, B. J. (1988). "Relating body size to the rate of home range use in mammals". En *Ecology*, 69, 393-399.
- Talevi, M. y Fernandez, M. S. (2012). "Unexpected skeletal histology of an ichthyosaur from the Middle Jurassic of Patagonia: implications for evolution of bone microstructure among secondary aquatic tetrapods". En *Naturwissenschaften*, 99, 241-244.
- Talevi, M. y Fernández, M. S. (2015). "Remodelling of skeletal tissues bone and structural specializations in an elasmosaurid (Sauropterygia:Plesiosauroidea) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina". En *Historical Biology*, 27(1), 60-67.
- Talevi, M., Fernández, M. S. y Salgado, L. (2012). "Variación ontogenética en la histología ósea de *Caypullisaurus bonapartei* Fernández, 1997 (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae)". En *Ameghiniana*, 49, 38-46.
- Taylor, B. K. (1978). "The anatomy of the forelimb in the anteater (*Tamandua*) and its functional implications". En *Journal of Morphology*, 157, 347-368
- Texera, W. A. (1974). "Algunos aspectos de la biología del huemul (*Hippocamelus bisulcus*) (Mammalia: Artiodactyla, Cervidae) en cautividad". En *Anales del Instituto Patagónico, Punta Arenas* (Chile) 5, 155-188.
- Thenius, E. (1989). *Zähne und Gebiß der Säugetiere* (p. 513). Berlín: Walter de Gruyter Inc.
- Tobalske, B. W. y Dial, K.P. (1996). "Flight kinematics of black-billed magpies and pigeons over a wide range of speeds". En *The Journal of Experimental Biology*, 199, 263-280.
- Toledo, N. (2012). *El aparato locomotor de los perezosos (Xenarthra, Folivora) santacrucenses (Mioceno Temprano). Implicancias paleoecológicas* (p. 373). Tesis Doctoral Inédita, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
- Toledo, N., Bargo M. S. y Vizcaíno S. F. (2013). "Muscular reconstruction and functional morphology of the forelimb of Early Miocene Sloths (Xenarthra, Folivora) of Patagonia". En *The Anatomical Record*, 296, 305-325
- (2015). "Muscular reconstruction and functional morphology of the hind limb of Santacrucian (Early Miocene) sloths (Xenarthra, Folivora) of Patagonia". En *The Anatomical Record*, 298, 842-864.
- Toledo, N., Bargo, M. S., Cassini, G. H. y Vizcaíno, S. F. (2012). "The forelimb of Early Miocene sloths (Mammalia, Xenarthra, Folivora): morphometrics and functional implications for substrate preferences". En *Journal of Mammalian Evolution*, 19(3), 185-198.
- Toledo, N., Cassini, G. H., Vizcaíno S. F. y Bargo, M. S. (2014). "Mass estimation of Santacrucian sloths from the Early Miocene Santa Cruz Formation of Patagonia, Argentina". En *Acta Palaeontologica Polonica*, 59(2), 267-280.
- Toon, S. y Toon, A. (2004). *Koalas* (Phascolarctidae). En M.C. McDade (Ed.), *Grzimek Animals Life Encyclopedia* (p. 42-50). Detroit: Thomson Gale Group.
- Townsend, K. E. B. y Croft, D. A. (2005). "Low-magnification microwear analyses of South American endemic herbivores". En *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25, 123A.
- Townsend, K. E. B. y Croft, D. A. (2008). "Diets of notoungulates from the Santa Cruz Formation, Argentina: New evidence from enamel microwear". En *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28, 217-230.
- Urey, H. C. (1947). "The Thermodynamic Properties of Isotopic Substances". En *Journal of the Chemical Society*, (p.562-581).

- Van Couvering, J. A. H. (1980). "Community evolution in Africa during the Cenozoic". En Berensmeyer, A. K. y Hill, A. (Eds.). *Fossils in the Making* (pp.272-298). Chicago: The University of Chicago Press.
- Van der Klaauw, C. J. (1948). "Ecological studies and reviews. IV. Ecological Morphology". En *Bibliographia Biotheoretica*, 4(2), 23-111.
- Van Valkenburgh, B. (1985). "Locomotor diversity within past and present guilds of large predatory mammals". En *Paleobiology*, 11, 406-428.
- Van Valkenburgh, B. (1990). "Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores". En Damuth, J. y MacFadden, B. J. (Eds.). *Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications* (pp. 181-205). Cambridge: Cambridge University Press.
- Van Valkenburgh, B. (1999). "Major patterns in the history of carnivorous mammals". En *Annual Review Earth and Planetary Science*, 27, 463-93.
- Van Valkenburgh, B. y Wayne, R. K. (1994). "Shape divergence associated with size convergence in sympatric East African jackals". En *Ecology*, 75, 1567-1581.
- Villafañe, A. L., Ortiz-Jaureguizar, E. y Bond, M. (2006). "Cambios en la riqueza taxonómica y en las tasas de primera y última aparición de los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna durante el Cenozoico)". En *Estudios Geológicos*, 62, 155-166.
- Vizcaíno, S. F. (2009). "The teeth of the 'toothless'. Novelties and key innovations in the evolution of xenarthrans (Mammalia, Xenarthra)". En *Paleobiology*, 35(3), 343-366.
- Vizcaíno, S. F. y Bargo, M. S. (1998). "The masticatory apparatus of *Eutatus* (Mammalia, Cingulata) and some allied genera. Evolution and paleobiology". *Paleobiology*, 24(3), 371-383.
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S. y Cassini, G. H. (2006b). "Dental occlusal surface area in relation to body mass, food habits and other biologic features in fossil Xenarthrans". En *Ameghiniana*, 43(1), 11-26.
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S. y Fariña, R. A. (2008). "Form, function and paleobiology in xenarthrans". En Vizcaíno, S. F. y Loughry, W. L. (Eds.). *The Biology of the Xenarthra* (pp. 86-99). Florida: University Press of Florida.
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Kay R. F. y Milne, N. (2006a). "The armadillos (Mammalia, Xenarthra) of the Santa Cruz Formation (Early-Middle Miocene). An approach to their paleobiology". En *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 237, 255-269.
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Kay, R. F., Fariña, R. A., Di Giacomo, M., Perry, J. M., Prevosti, F. J., Toledo, N., Cassini, G. H. y Fernicola, J. C. (2010). "A baseline paleoecological study for the Santa Cruz Formation (late-early Miocene) at the Atlantic coast of Patagonia, Argentina". En *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 292, 507-519.
- Vizcaíno, S. F., Blanco, R. E., Bender, J. B. y Milne, N. (2011a). "Proportions and function of the limbs of glyptodonts". En *Lethaia*, 44, 93-101.
- Vizcaíno, S. F., Cassini, G. H., Fernicola, J. C. y Bargo, M. S. (2011b). "Evaluating habitats and feeding habits through ecomorphological features in glyptodonts (Mammalia, Xenarthra)". En *Ameghiniana*, 48(3), 305-319.
- Vizcaíno, S. F., Cassini, G. H., Toledo, N. y Bargo, M. S. (2012b). "On the evolution of large size in mammalian herbivores of Cenozoic faunas of southern South America". En Patterson, B. y Costa, L. (Eds.). *Bones, clones and biomes: an 80-million year history of Recent Neotropical mammals* (pp. 76-101). Chicago: The University of Chicago Press.
- Vizcaíno, S. F. y De Iuliis, G. (2003). "Evidence for advanced carnivory in fossil armadillos (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae)". En *Paleobiology*, 29, 123-138.
- Vizcaíno, S. F., De Iuliis, G. y Bargo, M. S. (1998). "Skull shape, masticatory apparatus, and diet of *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pamphathiidae). When anatomy constrains destiny". En *Journal of Mammalian Evolution*, 5, 291-322.
- Vizcaíno, S. F. y Fariña, R. A. (1999). "On the flight capabilities and distribution of the giant Miocene bird *Argentavis magnificens* (Teratornithidae)". En *Lethaia*, 32, 271-278.
- Vizcaíno, S. F. y Fariña, R. A. (2000). "El vuelo de un gigante". En *Museo (Revista de la Fundación Museo de La Plata)*, 3(14), 11-18.
- Vizcaíno, S. F., Fariña, R. A., Bargo, M. S. y De Iuliis, G. (2004). "Functional and phylogenetical assessment of the masticatory adaptations in Cingulata (Mammalia, Xenarthra)". En *Ameghiniana*, 41(4), 651-664.

- Vizcaíno, S. F., Fariña, R. A. y Mazzetta, G. (1999). "Ulnar dimensions and fossoriality in armadillos and other South American mammals". En *Acta Theriologica*, 44(3), 309-320.
- Vizcaíno, S. F., Fernicola, J. C. y Bargo, M. S. (2012a). "Paleobiology of Santacrucian glyptodonts and armadillos (Xenarthra, Cingulata)". En Vizcaíno, S. F., Kay, R. F. y Bargo, M. S. (Eds.). *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (pp. 194-215). Cambridge: Cambridge University Press.
- Vizcaíno, S. F., Kay, R. F. y Bargo, M. S. (Eds.) (2012c). *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (p. 392). Cambridge: Cambridge University Press.
- (2012d). "Background for a palaeoecological study of the Santa Cruz Formation (late Early Miocene) on the Atlantic coast of Patagonia". En Vizcaíno, S. F., Kay, R. F. y Bargo, M. S. (Eds.). *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (pp.1-22). Cambridge: Cambridge University Press.
- Vizcaíno, S. F. y Milne, N. (2002). "Structure and function in armadillo limbs (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae)". En *Journal of Zoology*, 257, 117-27.
- Vizcaíno, S. F., Milne, N. y Bargo, M. S. (2003). "Limb reconstruction of *Eutatus seguini* (Mammalia: Dasypodidae). Paleobiological implications". En *Ameghiniana*, 40(1), 89-101.
- Vizcaíno, S. F., Zárate, M. A., Bargo, M. S. y Dondas, A. (2001). "Pleistocene burrows in the Mar del Plata area (Buenos Aires Province, Argentina) and their probable builders". En *Acta Paleontologica Polonica*, 46(2), 157-169.
- Von Meyer, G. H. (1867). "Die Architectur der spongiosa". En *Archiv für Anatomie, Physiologie und Wissenschaftliche Medicin.*, 34, 615-628.
- Wainwright, P. C. (1991). "Ecomorphology: Experimental functional anatomy for ecological problems". En *American Zoologist*, 31, 680-693.
- Wainwright, P. C. y Reilly, S. M. (1994). *Ecological Morphology. Integrative Organismal Biology* (p. 376). Chicago: The University of Chicago Press.
- Weibel, E. R., Taylor, R. y Bolis, L. (1998). *Principles of Animal Design: The Optimization and Symmorphosis Debate* (p. 336). Cambridge: Cambridge University Press.
- Werner, C. F. (1961). *Wortelemente lateinisch-griechischer Fachausdrücke in den biologischen Wissenschaften*, 2 Aufl. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft Geest und Portig.
- West, G. B., Brown, J. H. y Enquist, B. J. (1997). "A general model for the origin of allometric scaling laws in biology". En *Science*, 276, 122-126.
- West, G. B., Brown, J. H. y Enquist, B. J. (1999a). "The fourth dimension of life: Fractal geometry and allometric scaling of organisms". En *Science*, 284, 1677-1679.
- West, G. B., Brown, J. H. y Enquist, B. J. (1999b). "A general model for the structure and allometry of plant vascular systems". En *Nature*, 400, 664-667.
- Westneat, M. W. (2003). "A biomechanical model for analysis of muscle force, power output and lower jaw motion in fishes". En *Journal of Theoretical Biology*, 223, 269-281.
- Whitenack, L. B. y Motta P. J. (2010). "Performance of shark teeth during puncture and draw: implications for the mechanics of cutting". En *Biological Journal of the Linnean Society*, 100, 271-286.
- Wilga, C. D. y Motta, P. J. (2000). "Durophagy in sharks: feeding mechanics of the hammerhead *Sphyrna tiburo*". En *Journal of Experimental Biology*, 203, 2781-2796.
- Wilga, C. D., Wainwright, P. C. y Motta P. J. (2000). "Evolution of jaw depression mechanics in aquatic vertebrates: insights from Chondrichthyes". En *Biological Journal of the Linnean Society*, 71, 165-185.
- Wilson, J., Marsicano, C. y Smith, R. M. H. (2009). "Dynamic locomotor capabilities revealed by early dinosaur track makers from southern Africa". En *PlosONE*, 4(10), e7331.
- Witmer, L. M. (1995). "The Extant Phylogenetic Bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils". En Thomason, J. (Ed.). *Functional morphology in vertebrate paleontology* (pp. 19-33). Cambridge: Cambridge University Press.
- Witton, M. P. (2008). "A new approach to determining pterosaur body mass and its implications for pterosaur flight". En *Zitteliana, Reihe B* 28, 143-158.

- Wolff, J. (1869). "Über die bedeutung der architektur der spongiösen substanz für die frage vom knochenwachsthum".
En Zentralblatt fuer die Medizinischen Wissenschaften: *VII Jahrgang, 54*, 849-851.
- (1870). "Über die innere Architektur der Knochen und ihre Bedeutung für die Frage vom Knochenwachstum".
En *Virchow's Archiv*, 50(3), 389-453.
- (1892). *Das Gesetz der Transformation der Knochen*. Berlín: Verlag von August Hirschwald.
- (1986). *The Law of Bone Remodeling*. Berlín / Heidelberg / Nueva York: Springer.
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J. M., Olesen, J. M., Valido, A. y Warren, P. H. (2005). "Body size in ecological networks". En *TRENDS in Ecology and Evolution*, 20(7), 402-409.

LOS AUTORES

Sergio F. Vizcaíno es Doctor en Ciencias Naturales por la Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Es Profesor Titular de Zoología Vertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP) e Investigador Principal del CONICET. Trabaja en la División Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata. Es uno de los iniciadores y principales propulsores en América del Sur del estudio de la paleobiología de vertebrados basada en la correlación entre forma y función. Aplica sus conocimientos de biomecánica al entrenamiento de arqueros de fútbol.

M. Susana Bargo es Doctora en Ciencias Naturales por la UNLP e Investigadora Independiente de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC). Trabaja en la División Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata. Su línea de investigación se centra en la paleobiología de mamíferos fósiles sudamericanos, particularmente en el grupo de los xenartros (armadillos, perezosos y osos hormigueros).

Guillermo H. Cassini es Doctor en Ciencias Naturales por la UNLP. Es Investigador Asistente del CONICET, docente de la Universidad Nacional de Luján y Curador Asociado de la Colección Nacional de Mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Focaliza su investigación en el área de la ecomorfología estudiando la relación de la morfología craneana con el uso del recurso alimentario y la historia (ontogenia y filogenia) de los ungulados y de los mamíferos en general. Ha profundizado sus conocimientos en estadística avanzada aplicándolos en diversas disciplinas biológicas.

Néstor Toledo es Doctor en Ciencias Naturales por la UNLP. Es docente de Anatomía Comparada de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP) e Investigador Asistente del CONICET. Trabaja en la División Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata. Sus intereses comprenden la anatomía del esqueleto postcraneal, la morfología funcional y la biomecánica de la postura y la locomoción en perezosos y osos hormigueros y de mamíferos en general, así como la evolución de la locomoción. Escribe relatos de ciencia ficción inspirados en problemáticas biológicas. Ilustra sus propios trabajos científicos y literarios.

La paleobiología reconstruye la historia de vida de organismos extintos. El objetivo de este libro es iniciar al lector en el estudio de la paleobiología de vertebrados fósiles infiriendo la función a partir de la forma. Se identifican tres atributos esenciales, tamaño corporal, preferencia y uso de sustrato (incluye locomoción) y alimentación. En el Capítulo I se definen la terminología específica y el marco conceptual. En el II se detallan las herramientas metodológicas. En el III se revisan las propiedades mecánicas de los biomateriales. El IV trata sobre el tamaño corporal, su influencia en diferentes aspectos de la vida y modos de estimarlo en vertebrados extinguidos. En los capítulos V y VI se analiza la diversidad de aparatos locomotores en relación a la preferencia y uso del sustrato y en el VII y VIII la diversidad de aparatos bucales en relación a los tipos de alimentación. El capítulo IX aporta una reconstrucción paleoecológica integral basada en la relación forma-función y complementada con información proveniente de otras disciplinas. Por último, un apéndice compila nociones de anatomía básica para estudiar vertebrados fósiles.