

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia

Adaptaciones de la cintura escapular y miembro anterior del armadillo *Chaetophractus villosus* (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae) a hábitos fosoriales



Tesis para optar al grado de Licenciado en Ciencias Biológicas Alumno: Acuña, Francisco Directora: Dra. Nora. S. Sidorkewicj Laboratorio de Anatomía Comparada

Bahía Blanca

Diciembre 2015

A mi Directora de tesina, Dra. Nora Sidorkewicj. Por su amabilidad, predisposición y enseñanza.



A la Dra. Emma Casanave, por brindarme la oportunidad de incorporarme a un grupo de investigación, y por su presencia.



- A la Lic. Guillermina Cirone, por colaborar en el comienzo de mi tesina.
- A la cátedra de Anatomía Comparada por su compañía. Especialmente a Albertina, por su asistencia en la toma de fotografías, y a Mariela, por la ayuda estadística. A Anita, por su compañerismo durante toda la carrera.

A las cátedras donde soy ayudante, Histología Animal y Zoología de Invertebrados II, por su compañía, paciencia y buenos momentos.

A mi madre, gran sostén sobre toda mi carrera. Por alentarme a más, siempre.

A mis abuelos Coca y Pedro, por heredar de ellos: la simpleza y el esfuerzo.

A mi hermano, por su gran compañía.

Al resto de mi familia, especialmente tíos y primo.

A todas mis amistades, cosechadas dentro y fuera de la UNS, por sus gratos momentos.

A la Universidad Nacional del Sur, especialmente al Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia.

RESUMEN

El objetivo de la presente tesis fue realizar un estudio morfo-funcional del esqueleto apendicular del armadillo *Chaetophractus villosus* (Mammalia, Dasypodidae). Los objetivos particulares fueron: *i*-describir la anatomía de la cintura escapular (escápula, clavícula), estilopodio (húmero) y zeugopodio (radio, ulna); *ii*- determinar parámetros morfológicos y funcionales para algunos de los elementos mencionados; *iii*- evaluar el grado de adaptación de la especie a los hábitos fosoriales, por comparación de los resultados obtenidos con los reportados en la literatura para otros armadillos; *iv*- determinar si existen diferencias de tamaño o de forma entre machos y hembras, que puedan ser indicativos de la habilidad fosorial de ambos sexos.

Se utilizó material esqueletario de ejemplares recolectados en los alrededores de Bahía Blanca, pertenecientes a la colección de dasipódidos de la cátedra de **Anatomía Comparada** (BByF, UNS). Para el estudio morfométrico se aplicaron técnicas tradicionales univariadas, basadas en la obtención de parámetros lineales y cálculo de índices biomecánicos, y técnicas de morfometría geométrica en base al empleo de *softwares* específicos.

La cintura escapular y el miembro anterior tienen características morfológicas que coinciden con las descriptas para otros animales cavadores, con buen desarrollo de las estructuras que incrementan las fuerzas de palanca interna.

Las medidas funcionales permitieron asignarle a la especie un valor intermedio dentro del rango de fosorialidad de los dasipódidos.

Los machos y hembras presentaron escasas diferencias significativas de tamaño en sus elementos apendiculares, pero se observó un claro dimorfismo sexual por forma para el húmero y la ulna.

La combinación de los resultados obtenidos mediante las técnicas morfométricas tradicionales y geométricas, sugieren una prevalencia de movimientos rápidos en los machos, y una mayor adaptación al hábito fosorial en las hembras.

Los Xenarthra comprenden tres linajes de mamíferos americanos: Vermilingua (osos hormigueros), Tardígrada (perezosos) y Cingulata (gliptodontes fósiles, y armadillos o tatúes fósiles y actuales). Los armadillos (Fam. Dasypodidae) constituyen el grupo de xenartros vivientes de mayor diversidad; por el momento hay unas 21 especies reconocidas (Wetzel, 1985; Vizcaíno, 1995; Wetzel et al., 2008), agrupadas en 5 tribus: Dasypodini, Euphrachtini, Priodontini, Tolypeutini, y Chlamyphorini. Tienen amplia distribución en Sudamérica, y particularmente en Argentina, con una única especie que llega hasta América del Norte (Redford & Eisenberg, 1992; Gardner, 2005). En la provincia de Buenos Aires, la mayor frecuencia y abundancia corresponde a *Chaetophractus villosus* (Tribu Euphractini), encontrándoselo en todos los hábitats, tanto naturales como modificados, incluyendo áreas periurbanas (Abba & Vizcaíno, 2011).

Chaetophractus villosus, conocido vulgarmente como peludo, quirquincho común o quirquincho grande, está catalogado como especie de preocupación menor (IUCN, 2015). Son activos cavadores, de hábitos tanto diurnos como nocturnos (Ciuccio, 2004). Poseen una dieta omnívora y consumen carroña, huevos, frutos, raíces, semillas, insectos y pequeños vertebrados como lagartijas, ratones y aves; durante el invierno, la mayoría de su alimento consiste en vegetales (Nowak, 1999).

Los armadillos han sido objeto de varios estudios, muchos de ellos tendientes especialmente a dilucidar la filogenia de los cingulados (Gaudin et al., 1996; Delsuc et al., 2001, 2003; Gaudin, 2003; Gaudin & Wible, 2006; Möller-Krull et al., 2007). Son dueños de peculiaridades anatómicas y fisiológicas muy llamativas, a tal punto que Loughry & McDonough (2013; pág. 21) se refieren a ellos diciendo: *"The bizarre morphology of armadillos led to them being depicted more than any other animal from the New World in zoological works of the seventeenth century"*. De este modo, constituyen un taxón muy interesante desde el punto de vista científico, habiendo suscitado numerosas investigaciones en el campo zoológico, zoonótico y biomédico (McNab, 1980, 1985; Barreto et al., 1985; Affanni et al., 1987; Casanave, 1989; Squarcia et al., 1993, 1994, 1999, 2006, 2007, 2009;

Casanave et al., 2005, 2006; Galíndez et al., 2006; Tentoni et al., 2007, 2008; Sidorkewicj & Casanave, 2012, 2013; Superina & Loughry, 2012; Ciuccio, 2014; Kin et al., 2014; entre otros).

Al igual que el resto de los integrantes del orden, los dasipódidos poseen cigapófisis accesorias en las últimas vértebras dorsales y lumbares, denominadas apófisis xenartrales (*xenos* = extraño, *arthros* = articulación), que otorgan una gran amplitud de movimientos a la columna vertebral. La característica particular que determina el nombre del grupo (Cingulata) es la presencia de caparazón o coraza, constituido por bandas dorsales imbricadas de osteodermos; algunas son móviles mientras que otras, como las cefálicas, escapulares y pélvicas, se fusionan constituyendo escudos. La cantidad, forma y disposición de las placas son muy variables dentro de cada grupo, pero en la mayoría de los casos se ordenan en filas dentro de un número bastante definido. La dentición también presenta características atípicas entre los mamíferos, ya que las series dentarias de mandíbula y maxila se reducen a la presencia de piezas posteriores únicamente (atelodoncia), carentes de esmalte, con aspecto semejante (homodoncia), corona simple (haplodoncia), de crecimiento continuo (hipselodoncia), y sin recambio (monofiodoncia).

Entre las características fisiológicas sobresalientes de los armadillos, se pueden mencionar una temperatura corporal y tasa metabólica basal bajas en relación a su masa (McNab, 1979, 1980, 1985; Casanave & Affanni, 1994, 1995), por lo que la temperatura ambiente tiene una gran incidencia sobre su termorregulación y sus hábitos de vida (Roig, 1969, 1971). Es debido a ello que la mayoría de las especies desarrollan hábitos fosoriales, cavando túneles que les sirven transitoriamente como sitios de protección frente a condiciones climáticas adversas, y también como madrigueras y lugares de refugio contra depredadores (Arteaga & Venticinque, 2008; McDonough & Loughry, 2008; Ciuccio, 2014), aunque algunas especies se han adaptado a vivir completamente bajo tierra.

El esqueleto apendicular de los mamíferos refleja muchos de sus hábitos ecológicos, y es por ello que durante los últimos años se han realizado estudios que evalúan la estructura, función y cinemática de los componentes apendiculares de distintas especies en relación a su comportamiento locomotor (Endo et al., 2001; Bacigalupe et al., 2002; Irschick, 2002; Santori et al., 2005, 2008; Taraborelli et al., 2007). En el caso de las especies cavadoras, las variaciones apendiculares que presentan con respecto al plan mamaliano básico residen en la modificación de sus sistemas osteomusculares (principalmente del miembro anterior), de modo de aumentar las palancas internas y de disminuir las palancas externas relacionadas, logrando así el incremento de las fuerzas aplicadas (Hildebrand, 1985). La magnitud de tales modificaciones puede variar dentro de un cierto rango, pero incluso pequeñas diferencias estructurales con respecto al plan mamaliano generalizado pueden determinar modificaciones etológicas y funcionales significativas. Los armadillos, en general, cavan por rascado, cortando y aflojando el suelo con sus garras afiladas, al tiempo que flexionan y extienden alternativamente sus miembros anteriores (Hildebrand, 1985). Las especies que utilizan dicha modalidad de cavado, suelen caracterizarse por la posesión de huesos fuertes, pesados y rígidos, y por el desarrollo de uñas fuertes y alargadas; los segmentos distales, además, son más cortos que los proximales, lo que reduce las palancas externas: el radio es más corto que el húmero (reducción de la palanca externa del tríceps), y el metapodio (metacarpianos) y acropodio (falanges) están constituidos por huesos más anchos que largos (Hildebrand, 1985). Otras características presentes frecuentemente son la extensión del ángulo posterior de la escápula, que permite un aumento del brazo de palanca interno del teres mayor, y el alargamiento del olécranon, que aumenta la palanca interna del tríceps (Hildebrand, 1985).

Es importante realizar la distinción entre dos términos, "subterráneo" y "fosorial", que podrían ser tomados como equivalentes pero lejos están de serlo, y cuya definición plantea discordancias entre los distintos autores. En general, se utiliza el término "subterráneo" para referir a la condición en que la mayoría de los procesos biológicos de un animal (alimentación, apareamiento y cría) ocurren bajo tierra; el término "fosorial", en cambio, es más amplio y engloba a todas aquellas especies que se alimentan predominantemente en superficie, cavando madrigueras para un uso transitorio. En el primer caso, las adaptaciones anatómicas y fisiológicas suelen ser más extremas, mientras que en el segundo se puede encontrar una amplia gama de variantes que pueden afectar en mayor o menor grado a la morfología externa, al esqueleto craneano y apendicular, y a los sistemas sensoriales (Shimer, 1903; Dubost, 1968; Nevo, 1979; Hildebrand, 1985; Wake, 1993; Francescoli, 2000). En relación a ello, Vizcaíno et al. (1999) establecieron para los armadillos tres categorías de acuerdo a sus hábitos fosoriales: 1) especies mayormente cursoriales, 2) especies que suelen cavar, pero en las que la excavación no juega ningún papel esencial dentro de su estrategia

alimentaria, y 3) especies que son cavadoras, o se alimentan de termitas u hormigas. La especie objeto de estudio en la presente tesis, *C. villosus*, pertenece al segundo grupo.

Si bien en la bibliografía existen antecedentes que apuntan a dilucidar las adaptaciones de los miembros y cinturas de *C. villosus* en relación a su estilo de vida (Vizcaíno & Fariña, 1996; Vizcaíno et al., 1999, 2003; Vizcaíno & Milne, 2002; Milne et al., 2009), el conocimiento al respecto es incompleto. Si se tienen en cuenta las características del esqueleto apendicular de machos y hembras, que puedan servir de base para la determinación de la aptitud fosorial de ambos sexos, la información es nula. El presente trabajo¹ está focalizado en el estudio morfo-funcional de algunos de los componentes de la cintura escapular y miembro anterior de la especie, con la finalidad de obtener información original que permita profundizar en el conocimiento de su adaptación a los hábitos fosoriales. Se espera que la misma pueda integrarse con la resultante de otros subproyectos relacionados, a fin de formular para este armadillo un plan sustentable de manejo y conservación.

¹ Estudio realizado como parte del PGI 24/B198 2013-2016, SGCyT, UNS: "Estudios sobre Biología y Conservación de Algunos Mamíferos de Argentina", dirigido por la Dra. E. Casanave; Subproyecto: "Estudio de la habilidad fosorial de los dasipódidos en base a índices biomecánicos del miembro anterior".

Objetivos:

- **1.** Describir la anatomía de la cintura escapular (escápula, clavícula), estilopodio (húmero) y zeugopodio (radio, ulna) del armadillo *Chaetophractus villosus*.
- Realizar un estudio morfométrico univariado de la escápula, húmero, radio y ulna en base a la medición de parámetros lineales.
- **3.** Calcular índices biomecánicos de uso corriente en el estudio del esqueleto apendicular de mamíferos.
- **4.** Evaluar si existen diferencias sexuales en los parámetros lineales e índices morfofuncionales calculados.
- **5.** Emplear técnicas de morfometría geométrica para determinar posibles diferencias intersexuales de forma y tamaño en escápula, húmero y ulna.
- 6. Evaluar el grado de adaptación de la especie a hábitos fosoriales por comparación de los resultados obtenidos con los reportados en la literatura para otros representantes de la Familia.

Hipótesis:

H1: La anatomía ósea de cintura, estilopodio y zeugopodio anteriores de *C. villosus* se condice con la de otros animales cavadores, observándose mayor desarrollo de las estructuras que permiten la fijación de músculos directamente involucrados en el comportamiento fosorial, incrementando las fuerzas de palanca interna.

H2: Las hembras y machos adultos de *C. villosus* poseen distinta aptitud fosorial, lo que se refleja en un desarrollo diferencial de las estructuras mencionadas en H1 y, por ende, en diferentes valores de los índices morfo-funcionales asociados a las fuerzas de palanca.

Se utilizó material esqueletario de *C. villosus* perteneciente a la colección de dasipódidos de la cátedra de **Anatomía Comparada** (Dpto. Biología, Bioquímica y Farmacia, UNS). Dicha colección fue confeccionada y mantenida a partir de animales sacrificados y encontrados muertos a campo en los alrededores de Bahía Blanca (37°41′ – 38°46′S; 61°21′ – 62°44′O), en el marco de proyectos multidisciplinarios que están en marcha desde 1991. El trabajo se basó únicamente en ejemplares adultos a fin de eliminar posibles efectos alométricos.

Estudio morfológico: se realizó una descripción anatómica de la cintura escapular (escápula, clavícula), y de los componentes del estilopodio (húmero) y zeugopodio (radio, ulna) del miembro anterior. La terminología utilizada se basó en la *Nomina Anatomica Veterinaria* (NAV, 2012), como así también en las descripciones realizadas por Salton & Sargis (2008) para otras especies fosoriales.

Estudio morfométrico:

a- Morfometría tradicional univariada: el material de estudio consistió en elementos de la cintura escapular, estilopodio y zeugopodio del miembro izquierdo: 10 escápulas (4 machos, 6 hembras) y 45 complejos húmero-radio-ulna (20 machos, 25 hembras). El menor tamaño muestral para las escápulas se debió a la falta de material en la colección o a deterioro parcial del mismo.

MATERIAL EXAMINADO.

S: Escápula, 4 ejemplares: UNS CVIMA85, 01.V.1998; UNS CVIMA88, 21.VII.2013; UNS CVIMA90, 01.V.1998; UNS CVIMA93, 20.IX.2013; Húmero-Radio-Ulna, 20 ejemplares: UNS CVIMA50, 19.VI.1995; UNS CVIMA52, 16.VIII.1995; UNS CVIMA57, 18.X.1996; UNS CVIMA61, 04.IV.1997; UNS CVIMA70, 14.VII.1997; UNS CVIMA71, 18.VII.1997; UNS CVIMA74, 25.IV.1998; UNS CVIMA76, 24.IV.1998; UNS CVIMA77, 01.V.1998; UNS CVIMA78, 01.V.1998; UNS CVIMA79, 01.V.1998; UNS CVIMA80, 01.V.1998; UNS CVIMA81, 01.V.1998; UNS CVIMA80, 01.V.1998; UNS CVIMA81, 01.V.1998; UNS CVIMA83, 01.V.1998; UNS CVIMA84, 01.V.1998; UNS CVIMA85, 01.V.1998; UNS CVIMA87, 14.VII.1998; UNS CVIMA88, 21.VII.2013; UNS CVIMA90, 01.V.1998; UNS CVIMA93, 20.IX.2013.

Escápula, 6 ejemplares: UNS CVIHA70, 18.VII.1997; UNS CVIHA84, 04.IX.2013; UNS CVIHA85, 04.IX.2013; UNS CVIHA86, 20.IX.2013; UNS CVIHA87, 20.IX.2013; UNS CVIHA89, 21.VIII.2013. **Húmero-Radio-Ulna**, 25 ejemplares: UNS CVIHA41, 26.X.1994; UNS CVIHA44, 02.XI.1994; UNS CVIHA45, 21.XI.1994; UNS CVIHA46, 08.XII.1994; UNS CVIHA48, 01.IV.1995; UNS CVIHA49, 12.VI.1995; UNS CVIHA51, 13.VII.1995; UNS CVIHA53, 16.VIII.1995; UNS CVIHA54, 16.VIII.1995; UNS CVIHA55, 01.VIII.1996; UNS CVIHA56, 17.VIII.1996; UNS CVIHA58, 31.X.1996; UNS CVIHA59, 12.III.1997; UNS CVIHA60, 04.IV.1997; UNS CVIHA66, 30.V.1997; UNS CVIHA69, 18.VII.1997; UNS CVIHA70, 18.VII.1997; UNS CVIHA73, 24.IV.1998; UNS CVIHA75, 25.V.1998; UNS CVIHA82, 01.V.1998; UNS CVIHA84, 04.IX.2013; UNS CVIHA85, 04.IX.2013; UNS CVIHA86, 20.IX.2013; UNS CVIHA87, 20.IX.2013; UNS CVIHA89, 21.VIII.2013.

Se tomaron fotografías de los huesos (escápula en vista dorsal; húmero en vista caudal; radio y ulna en vista craneal) utilizando una cámara digital Panasomic Lumix DMC-TZ5. A fin de evitar problemas de paralaje, se tuvieron en cuenta las siguientes consideraciones: *i*- la cámara se fijó a una distancia visual constante con la ayuda de un soporte vertical; *ii*- las piezas óseas se colocaron sucesivamente en idéntica posición sobre hoja milimetrada, coordinadas en el centro del campo visual mediante las líneas horizontales y verticales; *iii*- todas las imágenes fueron capturadas en una sola sesión. En cada fotografía, se midieron digitalmente parámetros lineales mediante la herramienta de escalado del programa TPSDig2 (Rohlf, 2010*a*), utilizando para ello medidas de referencia obtenidas sobre cada hueso a partir de calibre digital (0,01 mm). Los parámetros digitales registrados fueron:

- Escápula (Fig. 1A): longitud de la escama (LE), ancho máximo (AE) y longitud del ángulo posteromedial (LAE).
- Húmero (Fig. 1B): longitud total (LH), longitud deltoidea (LHD), ancho tubercular (AHT), ancho epicondilar (AHE), ancho humeral en tuberosidad deltoidea (AHDE) y ancho a mitad de la diáfisis (AHD).
- ✤ Radio (Fig. 1C): longitud total (LR).
- Ulna (Fig. 1D): longitud total (LU), longitud funcional (LFU), longitud olecraneana (LOU) y ancho transverso a mitad de la diáfisis (AUD).

Fig. 1. Parámetros morfológicos medidos en los componentes de cintura escapular y miembro anterior de *C. villosus* (siglas en el texto). Escápula en vista dorsal; húmero en vista caudal; radio y ulna en vista craneal.

Con los parámetros obtenidos, se calcularon diez índices biomecánicos, propuestos en la literatura para el estudio de las capacidades locomotoras en distintas especies de mamíferos:

1- Índice escapular: IE=AE/LE; indicador del ancho relativo disponible para el origen de los músculos intrínsecos involucrados en la retracción humeral y en la estabilización del hombro (Moore et al., 2013; Rose et al., 2014).

- 2- Índice de extensión del ángulo escapular: IAE=LAE/AE; indicador del área relativa para el origen del teres mayor (Krishnaiah et al., 2014; Chhabra et al., 2015).
- 3- Índice de movimiento del hombro: IMH=LHD/LH; indicador de la ventaja mecánica generada por el deltoides y el pectoral mayor, actuando a través de la articulación del hombro (Vízcaíno & Milne, 2002).
- 4- Índice tubercular: IT=AHT/LH; proporciona una medida del área relativa disponible para la inserción del "manguito de los rotadores" (supraespinoso, infraespinoso, teres menor y subescapular), importantes en la estabilización glenohumeral (Costa & Buchmann, 2007).
- 5- Índice epicondilar: IEP=AHE/LH; indicador de la superficie relativa disponible para el origen de músculos flexores, pronadores y supinadores del antebrazo (Elissamburu, 2004; Elissamburu & Vizcaíno, 2004; Costa & Buchmann, 2007; Elissamburu & De Santis, 2011).
- 6- **Índice de robustez humeral a nivel de la tuberosidad deltoidea: IRHDE**=AHDE/LH; indicador de la superficie relativa disponible para inserción del deltoides (Costa & Buchmann, 2007).
- 7- **Índice de robustez humeral al punto diafisario medio: IRHD**=AHD/LH; indicador de la capacidad de la diáfisis humeral para resistir fuerzas de quiebre y curvatura (Lagaria & Youlatos, 2006; Elissamburu & De Santis, 2011).
- 8- Índice de robustez ulnar: IRU=AUD/LU; indicador del ancho relativo disponible para la inserción de los músculos relacionados con la pronación y supinación del antebrazo, y flexión de mano y dígitos (Elissamburu, 2004).
- 9- Índice de aptitud fosorial: IAF=LOU/[LU-LOU]; describe la ventaja mecánica relativa del tríceps y del dorsoepitroclear durante la extensión del codo (Vizcaíno et al., 1999; Vizcaíno & Milne, 2002).
- 10- Índice braquial: IB=[LU-LOU]/LH; indicador de la longitud relativa del antebrazo en relación al brazo, y relacionado con la rapidez con que se extiende el miembro anterior (Vizcaíno et al., 1999; Vízcaíno & Milne, 2002; Elissamburu & Vizcaíno, 2004; Rose et al., 2014).

Los índices obtenidos fueron multiplicados por 100 a fin de obtener valores comparables con los reportados en la literatura para otras especies.

El *pool* de datos para los parámetros lineales e índices biomecánicos, se analizó estadísticamente a fin de comprobar normalidad y homoscedasticidad, por medio de los tests de Kolmogorov-Smirnov y Lilliefors, respectivamente ($p \le 0,05$; Infostat versión 1.1, 2002). Los valores medios correspondientes a machos y hembras se compararon mediante test *t* de Student (Infostat versión 1.1, 2002), y las diferencias fueron consideradas significativas cuando $p \le 0,05$.

b- Morfometría geométrica: el material de estudio consistió en escápulas, húmeros y ulnas izquierdos. El tamaño muestral se incrementó en esta etapa gracias a la donación de material esqueletario, recolectado en trabajos de campo por el Grupo de Ecología Comportamental de Mamíferos (GECM, UNS). Dicho material consistió en 5 escápulas (3 machos, 2 hembras) y 5 miembros (4 machos, 1 hembra), incrementándose por lo tanto el tamaño muestral a 15 escápulas (7 machos, 8 hembras) y 50 complejos húmero-ulna (24 machos, 26 hembras).

MATERIAL INCORPORADO.

- S: Escápula, 3 ejemplares: UNS CVIMA91, 4.IX.2013; UNS CVIMA95, 27.XI.2014; UNS CVIMA96, 27.XI.2014. Húmero-Ulna, 4 ejemplares: UNS CVIMA91, 4.IX.2013; UNS CVIMA92, 4.IX.2013; UNS CVIMA95, 27.XI.2014; UNS CVIMA96, 27.XI.2014.
- Q: Escápula, 2 ejemplares: UNS CVIHA83, 4.IX.2013; UNS CVIHA 90, 27.XI.2014. Húmero-Ulna, 1 ejemplar: UNS CVIHA83, 4.IX.2013.

Sobre fotografías de los tres elementos (escápula en vista dorsal; húmero en vista caudal; ulna en vista lateral), se digitalizaron una serie de *landmarks* (7 en escápula, 24 en húmero y 19 en ulna) mediante el programa TPSDig2 (Rohlf, 2010*a*; Fig. 2 y Tabla 1). Los datos fueron analizados utilizando el *software* MorphoJ (version 1.05; Klingenberg, 2011). Para cada hueso, se realizó un ajuste de Procrustes de modo de eliminar diferencias en posición, orientación y escala, manteniéndose de ese modo únicamente la variación debida a la forma. Se aplicó un análisis canónico en búsqueda del plano óptimo de separación de los sexos, y la variación morfológica se evaluó mediante análisis de componentes principales (ACP) y análisis discriminante. Se calculó la distancia de Mahalanobis. A fin de evaluar posibles efectos del tamaño sobre la forma, se realizaron análisis de regresión entre las coordenadas de Procrustes y el logaritmo del *centroid size*, estimador de tamaño más utilizado en estudios de morfometría geométrica (Bookstein, 1986, 1991; Dryden & Mardia, 1998).

Adicionalmente, se obtuvieron para cada hueso las configuraciones consenso de la especie y de cada sexo, utilizando el *software* TPSRelw (Rohlf, 2010*b*). Se calcularon los *relative warps* (α =0), y las variaciones de forma más importantes se analizaron por medio de grillas de deformación. Las diferencias de tamaño entre machos y hembras se analizaron mediante un ANOVA (InfoStat versión 1.1, 2002) sobre el logaritmo del *centroid size* (p≤0,05).

Fig. 2. *Landmarks* digitalizados en escápula (A), húmero (B) y ulna (C) izquierdos de *C. villosus*. Escápula: vista dorsal; húmero: vista caudal; ulna: vista lateral.

Landmark		Definición
Escápula:	1	Vértice lateral de la apófisis coracoidea
	2	Extremidad lateral del acromion
	3	Extremidad caudal de la fosa glenoidea
	4	Vértice del ángulo postero-medial
	5	Intersección de la espina secundaria con el borde escapular vertebral
	6	Intersección de la espina principal con el borde escapular vertebral
	7	Vértice del ángulo antero-medial
Húmero:	1	Extremidad proximal del tubérculo mayor
	2	Extremidad distal del tubérculo mayor
	3	Máxima concavidad de la eminencia deltoidea
	4	Extremo proximal de la tuberosidad deltoidea
	5	Máxima convexidad de la tuberosidad deltoidea
	6	Extremo distal de la tuberosidad deltoidea
	7	Base de la tuberosidad deltoidea
	8	Intersección de la diáfisis con la cresta supracondilar lateral
	9	Máxima convexidad de la cresta supracondilar lateral
	10	Punto sobresaliente del epicóndilo lateral
	11	Extremidad distal del capítulo
	12	Máxima concavidad de la escotadura epifisaria distal
	13	Extremidad distal de la tróclea
	14	Punto sobresaliente del epicóndilo medial
	15	Proyección horizontal del landmark 9
	16	Proyección horizontal del landmark 8
	17	Proyección horizontal del landmark 4
	18	Proyección horizontal del landmark 3

Tabla 1. Definición de los *landmarks* digitalizados.

Tabla 1. Continuación.

Landmark		Definición
Húmero:	19	Extremidad distal del tubérculo menor
	20	Extremidad proximal del tubérculo menor
	21	Máxima convexidad proximal de la cabeza del húmero
	22	Máxima convexidad lateral de la cabeza del húmero
	23	Máxima convexidad distal de la cabeza del húmero
	24	Máxima convexidad medial de la cabeza del húmero
Illno.	1	Márima converidad provinal del alágrapon
Ullia:	1	Máxima convexidad granael del elégrenen
	2	Máxima convexidad craneal del eléctronen
	3	
	4	Extremidad proximal de la incisura troclear
	5	Maxima concavidad de la incisura troclear
	6	Punto sobresaliente del proceso coronoides
	7	Base del proceso coronoides
	8	Punto sobresaliente de la carilla articular para el radio
	9	Punto sobresaliente de la carilla articular para el hueso ulnar del carpo
	10	Máxima concavidad de la escotadura epifisaria distal
	11	Extremidad distal de la apófisis estiloides
	12	Punto sobresaliente de la carilla articular para el hueso pisiforme
	13	Máxima convexidad caudal de la diáfisis ulnar
	14	Base del pico olecraneano
	15	Vértice del pico olecraneano
	16	Extremidad proximal de la fosal ulnar lateral
	17	Máxima convexidad craneal de la fosa ulnar lateral
	18	Extremidad distal de la fosal ulnar lateral
	19	Máxima convexidad caudal de la fosa ulnar lateral

RESULTADOS

Estudio morfológico: *Chaetophractus villosus* se caracteriza por una escápula de gran tamaño, y por un miembro anterior conformado por huesos cortos y robustos, con gran desarrollo de áreas destinadas al origen e inserción de músculos activamente involucrados en actividades de cavado (Fig. 3).

Fig 3. Esqueleto apendicular anterior de *C. villosus*. **A**: vista laterocaudal de cintura y miembro en semiextensión, con indicación de referencias topográficas. **B**: vista dorsal de la cintura escapular. **C**: vista lateral de escápula y miembro en flexión.

✓ Escápula (Fig. 4): hueso plano, formado por una escama de contorno triangular, y dos proyecciones laterales (el acromion y la apófisis coracoidea). Ángulo antero-medial aproximadamente recto y de contorno redondeado; ángulo postero-medial extendido hacia atrás, originando un agudo proceso escapular (o fosa del teres mayor). En el ángulo lateral se ubica la fosa glenoidea, de silueta piriforme y diámetro antero-posterior mayor.

Borde anterior recto en los tercios proximal (vertebral) y medio, y marcadamente escotado en el tercio distal (lateral), rematando en la apófisis coracoidea; esta última se curva hacia ventral, por delante de la fosa glenoidea. Borde posterior escotado.

Cara dorsal o externa ligeramente convexa, con una marcada espina principal que discurre por el centro de la escama, desde el borde vertebral hacia la cavidad glenoidea, delimitando hacia craneal y caudal las fosas supraespinosa e infraespinosa, respectivamente. La espina se proyecta a distancia considerable de la fosa glenoidea, constituyendo un acromion de notable desarrollo; este último dibuja una curva con marcada concavidad hacia caudal y ventral, rodeando parcialmente a la cabeza del húmero. Una segunda espina, de menor desarrollo, se ubica en la fosa infraespinosa, casi a nivel del borde posterior, formando ángulo agudo con la espina principal. En la fosa supraespinosa se verifica la presencia de una tercer espina, que remata en una cresta suave a lo largo del tercio medio del borde anterior. Proceso metacromial poco desarrollado.

Cara ventral o interna cóncava, con un surco a la altura de la espina principal y otros dos a la altura de las espinas menores.

Fig. 4. Escápula izquierda de *C. villosus* (ejemplar: UNS CVIMA85), en vistas dorsal o externa (A) y ventral o interna (B). Abreviaturas: A, acromion; AC, apófisis coracoidea; AM, ángulo antero-medial; BA y BP, bordes anterior y posterior, respectivamente; EP, espina principal; ES y ET, espinas secundaria y terciaria, respectivamente; FG, fosa glenoidea; FI y FS, fosas infraespinosa y supraespinosa, respectivamente; M, proceso metacromial; PE, proceso escapular; PM, ángulo postero-medial; SI, SM y SS, surcos inferior, medio y superior, respectivamente.

Clavícula (Fig. 3B): hueso delgado y ligeramente incurvado hacia craneal, sin accidentes marcados. Extremo esternal ancho, y escapular bifurcado en una rama superior reducida y una inferior más desarrollada, con carilla articular para el acromion de la escápula. ✓ Húmero (Fig. 5): hueso robusto, irregular y comprimido en sentido anteroposterior. Epífisis bien desarrolladas, la distal más ancha que la proximal. Diáfisis irregular y subtriangular en la mitad superior, chata y ancha en la mitad inferior, con cuatro caras bien delimitadas (craneal o anterior, caudal o posterior, medial y lateral).

Epífisis proximal con cabeza de contorno ovoide, que constituye la superficie articular para la fosa glenoidea de la escápula. Tubérculos mayor (lateral o externo) y menor (medial o interno) a ambos lados de la cabeza, separados por la corredera bicipital o surco intertubercular, que remata hacia craneal en un foramen.

Epífisis distal con fuerte compresión anteroposterior. Capítulo más desarrollado que la tróclea en vista craneal, y a la inversa en vista caudal. Epicóndilo medial notorio, epicóndilo lateral de menor desarrollo.

Diáfisis con tuberosidad deltoidea y crestas supracondilares muy marcadas. La tuberosidad deltoidea se inicia como una eminencia en el tubérculo mayor, para extenderse y ensancharse notoriamente hacia distal. La cresta supracondilar lateral forma un borde agudo; se inicia en el centro de la diáfisis y remata en el epicóndilo lateral. La cresta supracondilar medial es redondeada y soporta un gran foramen epicondilar, evidente sólo en vista medial. Gran fosa coronoidea en la cara craneal, por debajo de la cresta supracondilar medial. Cara caudal con fosa olecraneana ancha, larga y de contorno triangular.

Fig. 5. Húmero izquierdo de *C. villosus* (ejemplar: UNS CVIMA85) en vistas craneal o anterior (A) y caudal o posterior (B). Abreviaturas: C, capítulo; CA, cabeza articular; CB, corredera bicipital; CSL y CSM, crestas supracondilares lateral y medial, respectivamente; ED, eminencia deltoidea; EL y EM, epicóndilos lateral y medial, respectivamente; FC, fosa coronoidea; FH, foramen humeral; FO, fosa olecraneana; T, tróclea; TD, tuberosidad deltoidea; TM y tm, tubérculos mayor y menor, respectivamente.

✓ Radio (Fig. 6): hueso delgado, de cuerpo triangular, con el eje dispuesto de tal manera que, en pronación, la epífisis proximal adquiere posición externa (o lateral), y la distal se ubica internamente. Cara craneal de la diáfisis con cresta marcada en los dos tercios distales.

Extremidad proximal en forma de silla de montar, con tres carillas articulares; la de mayor contorno es ovalada y cóncava, y articula con el capítulo humeral; la segunda, de menor tamaño y contorno semilunar, contacta con la tróclea humeral; la tercera, pequeña y de posición posteroinferior, es plana y articula con la ulna. Extremidad distal más ancha que la proximal. Posee facetas articulares para el radial e intermedio del carpo, la primera (anterior) casi plana y la segunda (posterior) cóncava. Apófisis estiloides desarrollada.

Fig. 6. Radio izquierdo de *C. villosus* (ejemplar: UNS CVIMA85) en vistas craneal o anterior (A) y caudolateral o postero-lateral (B). Abreviaturas: AE, apófisis estiloides; C, cresta anterior del radio; CC, CT y CU, carillas articulares para capítulo humeral, tróclea humeral y ulna, respectivamente; FI y FR, facetas articulares para el intermedio y radial, respectivamente.

✓ Ulna (Fig. 7): hueso fuerte, curvado y comprimido lateralmente. Constituye el elemento más largo del miembro anterior.

Incisura troclear (o cavidad sigmoidea mayor) profunda y alargada en sentido transverso, formando una superficie de contorno cilíndrico para articulación con la tróclea humeral. Proceso coronoides desarrollado. Olécranon de gran tamaño, proyectándose por encima de la cavidad sigmoidea, para finalizar en un pico agudo y recurvado hacia medial y caudal; durante la extensión del antebrazo encaja en la fosa olecraneana del húmero. Marcada fosa lateral para inserción de tríceps y dorsoepitroclear. Diáfisis de sección romboide, con dos aristas agudas (una cráneo-medial, enfrentando al radio, la otra caudo-lateral), y entre ellas dos redondeadas.

Epífisis distal con una carilla articular para el hueso ulnar del carpo, por debajo y por detrás una más pequeña para el pisiforme, e internamente una para el radio. Apófisis estiloides medianamente desarrollada.

Fig. 7. Ulna izquierda de *C. villosus* (ejemplar: UNS CVIMA85) en vistas craneal o anterior (A) y caudo-medial o postero-medial (B). Abreviaturas: AE, apófisis estiloides; CP, CR y CU, carillas articulares para el pisiforme, radio y ulnar, respectivamente; FL, fosa lateral; IT, incisura troclear; O, olécranon; PC, proceso coronoides; PO, pico olecraneano.

Estudio morfométrico:

a- Morfometría tradicional univariada: los datos cumplieron con los requisitos de normalidad y homoscedasticidad (p>0,10 en todos los casos).

Los valores promedio obtenidos para los parámetros lineales e índices biomecánicos se presentan en las Tablas 2 y 3, respectivamente. El ancho de la escama escapular alcanza valores muy cercanos a los de la longitud, debido a la extensión posterior del ángulo posteromedial para originar el proceso escapular, sitio de origen del teres mayor (Tabla 2). Con respecto al miembro, y tal como se mencionara en la descripción morfológica, la ulna es el hueso más largo, caracterizándose por una longitud mayor que la del húmero y mucho mayor que la del radio; ello se debe al enorme desarrollo del proceso olecraneano, que representa un 38% de la longitud ulnar total (Tabla 2).

Los parámetros lineales exhibieron, en general, una dispersión similar en machos y hembras (Tabla 2). Para la escápula, no se detectaron diferencias significativas entre los promedios de ambos sexos ($p\geq0,74$ para las tres comparaciones), pero los valores absolutos más elevados de LE se registraron en los machos, y los de LAE en las hembras. En cuanto al estilopodio y zeugopodio, la mayoría de los valores promedio fueron superiores en las hembras, aunque dichas diferencias fueron significativas sólo para LH, LHD, AHT, AHE y LFU (p<0,05 en todos los casos; Tabla 2).

En el análisis de los índices biomecánicos, no se detectaron diferencias significativas entre ambos sexos ($p \ge 0,11$ en todos los casos), posiblemente debido a la magnitud de la desviación en cada *set* de datos. No obstante, se observó una tendencia a mayores valores absolutos de IAE, IT e IEP en las hembras, y de IB en los machos (Tabla 3). En el primer caso (IAE), se estarían reforzando las tendencias reflejadas en los parámetros lineales, sugiriendo de este modo en las hembras una mayor elongación de la superficie destinada al origen del teres mayor. En el caso de IT e IEP, los mayores valores absolutos se relacionaron con los valores significativamente más altos de AHT y AHE, respectivamente, sugiriendo una mayor superficie disponible para la inserción del supraespinoso, infraespinoso, teres menor y subescapular ("manguito de los rotadores"), como así también un ensanchamiento del área de origen de flexores, pronadores y supinadores del antebrazo. En los machos, en cambio, el

mayor valor del índice IB estaría asociado a la posesión de un húmero significativamente más corto que el de las hembras.

Tabla 2. Parámetros morfológicos medidos en escápula, húmero, radio y ulna de *C. villosus* (promedio \pm desvío estándar; mm). Las diferencias significativas entre sexos están indicadas con sombreado (p≤0,05). Tamaño muestral: 20 machos y 25 hembras (total: 45 ejemplares), excepto para LE, AE y LAE (4 machos y 6 hembras; total: 10 ejemplares).

Hueso	Parámetro	Machos	Hembras	Total
Escápula:	Longitud de escama (LE)	58,58 ± 4,10	57,83 ± 3,01	58,13 ± 3,28
	Ancho máximo (AE)	50,49 ± 2,21	49,94 ± 2,94	50,16 ± 2,55
	Longitud del ángulo posteromedial (LAE)	20,73 ± 2,23	21,08 ± 2,88	20,94 ± 2,51
Húmero:	Longitud total (LH)	58,35 ± 2,76	60,42 ± 2,66	59,50 ± 2,87
	Longitud deltoidea (LHD)	30,84 ± 1,54	32,18 ± 1,56	31,58 ± 2,58
	Ancho tubercular (AHT)	18,13 ± 1,18	19,80 ± 3,13	19,06 ± 1,68
	Ancho epicondilar (AHE)	23,88 ± 1,26	25,14 ± 1.09	24,58 ± 1,32
	Ancho en tuberosidad deltoidea (AHDE)	14,50 ± 0,99	14,61 ± 0,99	14,56 ± 0,98
	Ancho a mitad de la diáfisis (AHD)	8,37 ± 0,59	8,57 ± 0,79	8,48 ± 0,71
Radio:	Longitud total (LR)	37,98 ± 1,61	39,27 ± 1,70	38,63 ± 1,70
Ulna:	Longitud total (LU)	63,20 ± 2,09	64,26 ± 1,92	63,79 ± 2,05
	Longitud funcional (LFU)	38,95 ± 1,43	39,58 ± 1,39	32,77 ± 7,81
	Longitud olecraneana (LOU)	24,26 ± 1,21	24,68 ± 0,91	24,49 ± 1,06
	Ancho transverso a mitad de la diáfisis (AUD)	8,73 ± 0,52	8,95 ± 0,38	8,85 ± 0,46

Índice	Machos	Hembras	Total
Escapular (IE)	86,19 ± 5,70	86,48 ± 5,33	86,46 ± 5,16
Extensión del ángulo escapular (IAE)	40,98 ± 2,54	42,25 ± 5,84	41,74 ± 4,64
Movimiento del hombro (IMH)	52,86 ± 1,36	53,27 ± 1,45	53,09 ± 1,41
Tubercular (IT)	31,07 ± 1,40	32,76 ± 4,71	32, 01 ± 3,70
Epicondilar (IEP)	40,93 ± 1,21	41,64 ± 1,60	41,32 ± 1,47
Robustez humeral a nivel de tuberosidad deltoidea (IRHDE)	24,85 ± 1,39	24,18 ± 1,36	24,48 ± 1,40
Robustez humeral al punto diafisario medio (IRHD)	14,35 ± 0,83	14,18 ± 1,08	14,26 ± 0,97
Robustez ulnar (IRU)	22,42 ± 1,19	22,63 ± 0,92	22,53 ± 1,04
Aptitud fosorial (IAF)	62,33 ± 3,36	62,40 ± 2,53	62,37 ± 2,89
Braquial (IB)	66,83 ± 2,82	65,58 ± 2,45	66,13 ± 2,66

Tabla 3. Índices biomecánicos correspondientes a la cintura escapular y miembro anterior de *C. villosus* (valor promedio ± desvío estándar). Tamaño muestral: 20 machos y 25 hembras (total: 45 ejemplares), excepto para IE e IAE (4 machos y 6 hembras; total: 10 ejemplares).

b- Morfometría geométrica:

- **Escápula:** no se detectaron diferencias en el tamaño de la escápula de machos y hembras (p=0,94). Tampoco se encontró variabilidad de forma entre sexos (Mahalanobis: p=0,11; Procrustes: p=0,53), lo que probablemente se deba al pequeño tamaño muestral, combinado con la alta variabilidad morfológica individual del hueso, evidente a simple vista, y el bajo número de *landmarks* utilizados.
- **Húmero:** no se detectaron diferencias de tamaño entre sexos (p = 0,36). Sin embargo, se observaron diferencias de forma, con valores altamente significativos de distancias de

- Mahalanobis (p<0.0001) y de Procrustes (p=0.0013). Mediante el análisis canónico se observó una mayor robustez humeral general en las hembras (Fig. 8), y las diferencias más evidentes se detectaron principalmente en el desarrollo tubercular (distancia entre landmarks 2 y 20) y epicondilar (distancia entre landmarks 10 y 14), a nivel de la eminencia y tuberosidad deltoidea (landmarks 2 a 7), y en las crestas supracondilares lateral (landmarks 8 a 10) y medial (landmarks 14 a 16). La cabeza articular (landmarks 21 a 24) se caracterizó por una forma alargada y delgada en los machos, y más ancha y corta en las hembras. El análisis discriminante clasificó correctamente a todos los individuos en función del sexo (Fig. 9). En el ACP, las diferencias observadas fueron las mismas que en el análisis canónico, aunque no se evidenció una clara separación entre machos y hembras en el plano de las dos primeras CP; estas componentes representaron el 29,58% de la varianza total. Puesto que no se detectaron diferencias en tamaño entre machos y hembras, la regresión entre las coordenadas de Procrustes y el logaritmo del centroid size se realizó usando todo el conjunto de datos; este análisis demostró que solamente 5,23% de la varianza se explicaría por efectos alométricos (p=0,0008). Las grillas de deformación (Fig. 10) permitieron observar que la mayor variación entre los sexos se concentró a nivel de la tuberosidad deltoidea (landmarks 6 y 7); estos landmarks representaron el 25,45% y 22,41% de la varianza, respectivamente.
- Ulna: al igual que para la escápula y el húmero, tampoco se detectó dimorfismo sexual relacionado con el tamaño (p=0,20). El análisis canónico detectó diferencias de forma entre los sexos, con alta significación en los valores de Mahalanobis (p<0,0001) y de Procrustes (p=0,03). Las hembras se caracterizaron por una curvatura ulnar más pronunciada entre los *landmarks* 11 y 14, desplazamiento hacia distal de la fosa lateral (*landmarks* 16 a 19), mayor desarrollo del olécranon (*landmarks* 4 a 13), y mayor profundidad de la incisura troclear (*landmark* 5) (Fig. 11). El análisis discriminante clasificó correctamente al 100% de los individuos (Fig. 12). Las dos primeras CP acumularon el 47,54% de la varianza total, y las diferencias fueron las mismas que las detectadas con el análisis canónico. La regresión entre las coordenadas de Procrustes y el logaritmo del *centroid size* para todo el conjunto de datos demostró que sólo una pequeña cantidad de la varianza (6,82%) se debió a alometría (p=0,0009). El análisis de los *relative warps* permitió constatar que la mayor variabilidad se localizó en los

landmarks 10, 14 y 15, los cuales representaron el 14,96%, 28,11% y 13,09% de la varianza, respectivamente (Fig. 13).

Fig. 8. Comparación de consensos de machos y hembras (líneas negras) con respecto al consenso específico (línea gris) para el húmero de *C. villosus.*

Fig. 9. Húmero. Resultados del análisis discriminante entre machos (barras negras) y hembras (barras blancas) de *C. villosus.*

Fig. 10. Húmero. Distribución de los individuos de *C. villosus* (N=50) en el plano determinado por los dos primeros *relative warps* (RW). Puntos negros: machos (N=24); puntos contorneados: hembras (N=26). Se incluyen las grillas de deformación de algunos de los individuos más extremos.

Fig. 11. Comparación de consensos de machos y hembras (líneas negras) con respecto al consenso específico (línea gris) para la ulna de *C. villosus.*

Fig. 12. Ulna. Resultados del análisis discriminante entre machos (barras negras) y hembras (barras blancas) de *C. villosus.*

Fig. 13. Ulna. Distribución de los individuos de *C. villosus* (N=50) en el plano determinado por los dos primeros *relative warps* (RW). Puntos negros: machos (N=24); puntos contorneados: hembras (N=26). Se incluyen las grillas de deformación de algunos de los individuos más extremos.

DISCUSIÓN

Las características óseas observadas en la cintura escapular y miembro anterior de C. villosus coinciden con las descriptas para otros animales de hábitos fosoriales (Edwards, 1937; Maynard Smith & Savage, 1956; Hildbrand, 1985; Stein, 2000; Lagaria & Youlatos, 2006; Salton & Sargis, 2008; Hopkins & Davis, 2009; Elissamburu & De Santis, 2011; Rose et al., 2014), e incluyen el acortamiento y ensanchamiento de los huesos largos y la formación de grandes superficies para inserción muscular. Los armadillos utilizan una modalidad de cavado por rascado, en la cual se combinan movimientos de retracción humeral, pronación y extensión del antebrazo, y flexión de la muñeca y los dedos (Hildbrand, 1985). El presente estudio permitió comprobar para C. villosus un gran desarrollo relativo de los sitios de origen e inserción de los principales músculos involucrados en dichos movimientos. La marcada extensión del ángulo escapular posterior sugiere un incremento en el área de origen del teres mayor, principal retractor humeral intrínseco. Las características del húmero indicarían un gran desarrollo, además, del sitio de inserción de dicho músculo (superficie medial de la diáfisis), como así también de otros retractores del brazo, principalmente el deltoides (inserción en eminencia y tuberosidad deltoideas), y el dorsal ancho (inserción en la cara medial del húmero); la expansión de la epífisis distal sugiere asimismo un gran desarrollo de los pronadores del antebrazo y flexores carpales y digitales (origen en el epicóndilo medial). El gran desarrollo relativo del olécranon conferiría una marcada ventaja mecánica al principal extensor del antebrazo, el tríceps.

En la literatura existen pocos antecedentes de trabajos que aborden aspectos morfofuncionales del esqueleto apendicular de los dasipódidos, y que sirvan de base para establecer una "categoría de fosorialidad" para *C. villosus* en base a las características observadas. Vizcaíno et al. (1999), clasificaron a la Familia en tres grupos según sus hábitos fosoriales, asignando a las tribus Euphrachtini y Dasypodini un grado intermedio de fosorialidad, entre los más cursores (Tolypeutini) y los más fosoriales (Priodontini y Chlamyphorini). Posteriormente, Vizcaíno & Milne (2002), en un estudio relativo a la estructura y función de los miembros de 14 especies de armadillos, analizaron tres de los índices biomecánicos que se consideraron en esta tesis, el índice de aptitud fosorial (IAF), el de movimiento del hombro (IMH), y el índice braquial (IB). Los autores concluyeron que los dos primeros aumentan desde las especies más cursoras (promedios: 58,02 y 58,78 para IAF e IMH, respectivamente) a las más fosoriales (promedios: 112,68 y 77,40, respectivamente), mientras que IB sigue la tendencia opuesta (80,17 y 61,54 para cursores y estrictamente fosoriales, respectivamente). Como puede observarse en la Tabla 4, los índices obtenidos para *C. villosus* en esta tesis difieren ligeramente de los reportados por Vizcaíno & Milne (2002), lo que puede deberse a los valores levemente mayores registrados por los autores mencionados para la longitud deltoidea (que incrementa el IMH) y para la longitud olecraneana (que incrementa el IAF y disminuye el IB). Las diferencias en los parámetros lineales podrían atribuirse a los diferentes operadores y métodos de medición utilizados (Vizcaíno & Milne, 2002: calibre; esta tesis: mediciones digitales), a las diferencias en el tamaño muestral en que se basaron ambos estudios (detallado en Tabla 4), o a la utilización de individuos pertenecientes a distintas poblaciones; no obstante, los rangos de valores de IAF e IB obtenidos en ambos casos permiten corroborar para la especie un valor intermedio dentro del rango de fosorialidad del grupo.

Costa & Buchmann (2007) obtuvieron valores para otros tres índices biomecánicos humerales en Euphractus (Tribu Euphractini), Cabassous (Priodontini) y Dasypus (Dasypodini), que corresponderían a los que han sido denominados en esta tesis como tubercular (IT), robustez humeral a nivel de la tuberosidad deltoidea (IRHDE) y epicondilar (IEP). Nuestros resultados permitieron constatar que C. villosus presenta, para los tres índices (IT: 32,01 ± 3,70; IRHDE: 24,48 ± 1,40; IEP: 41,32 ± 1,47), valores de magnitud superiores a los reportados por los autores citados para *Dasypus* (rangos de IT: 24-29; IRHDE: 22-23; IEP: 29-38), y similares a los de Euphractus y Cabassous (IT: 29-35; IRHDE: 23-26; IEP: 38-53). Con respecto a estos dos últimos géneros, los autores mencionan que los mayores valores de los intervalos de IT e IEP correspondieron a Cabassous, y los de IRHDE a Euphractus, pero no discriminan claramente entre ellos; sin embargo, concluyen que Cabassous sería el género más robusto en relación a las medidas humerales (y por ende, el más fosorial) y Dasypus el menos robusto, correspondiendo a *Euphractus* una categoría intermedia. De acuerdo a estos resultados, C. villosus se encuadraría en la categoría intermedia, aunque dos de las medidas funcionales consideradas (IT e IRHD) alcanzaron los valores extremos reportados por Costa & Buchmann (2007).

	Este estudio	Vizcaíno & Milne (2002)
Longitud del húmero	59,50 ± 2,87	59,2 ± 3,0
	(LH; N= 45)	(HL; N= 13)
Longitud deltoidea	31 58 + 2 58	337+20
longituu ueitoiuea	(LHD; N= 45)	(PH; N= 13)
Longitud de la ulna	63,79 ± 2,05	63,8 ±2,8
	(LU; N= 45)	(UL; N= 14)
Longitud del olécranon	24,49 ± 1,06	25,9 ±2,1
	(LOU; N= 45)	(OL; N= 14)
Índice de movimiento del hombro	53.09 + 1.41	57.02 + 3.52
	(IMH; N= 45)	(SMI; N= 13)
Índice de aptitud fosorial	62,37 ± 2,89	69,30 ± 10,09
	(IAF; N= 45)	(IFA; N= 14)
Índice braquial	66 13 + 2 66	63 83 + 5 52
mane stuquidi	(IB: N= 45)	(BI: N= 13)
	(12)	(23, 11 20)

Tabla 4. Parámetros lineales e índices biomecánicos (promedio ± d.s.) resultantes de este estudio y reportados por Vizcaíno & Milne (2002) para *C. villosus*. Se indica entre paréntesis la sigla utilizada en cada caso, como así también el tamaño muestral (N).

Los restantes índices considerados en esta tesis han sido utilizados por otros autores para el estudio de aspectos cinemáticos en roedores (IRHD, Lagaria & Youlatos, 2006; Elissamburu & De Santis, 2011), mustélidos (IE, Moore et al., 2013; Rose et al., 2014) y humanos (IAE, Krishnaiah et al., 2014; Chhabra et al., 2015), pero no existen antecedentes de su aplicación en armadillos, lo que dificulta la extracción de conclusiones a partir de ellos. Esto se debe a que, si bien la comparación de medidas funcionales puede resultar muy útil para discriminar entre las capacidades locomotoras de distintas especies dentro de un orden, la misma no es recomendable cuando se trata de especies pertenecientes a órdenes diferentes, debido a que cada grupo puede tener un rango distintivo de valores; esto ha sido demostrado por Vizcaíno et al. (1999) para el IAF, quien obtuvo valores sustancialmente inferiores en la vizcacha *Lagostomus maximus*, un cavador poderoso (IAF=0,27 ± 0,06), que en *Tolypeutes matacus*, el más cursorial de los dasipódidos (0,53 ± 0,04). Explicaciones plausibles para esta aparente paradoja hacen alusión a que la historia filogenética establece restricciones que se tornan más fuertes a medida que se asciende hacia niveles taxonómicos superiores (Richman & Price, 1992; Vizcaíno et al., 1999).

Los estudios que analizan las adaptaciones a la fosorialidad en mamíferos, y en particular en armadillos, suelen abordar el tema a nivel específico, sin realizar una distinción entre sexos. El análisis morfométrico realizado como parte de esta tesis, tanto con metodología tradicional como con técnicas geométricas, sugiere un mayor desarrollo en las hembras de la mayoría de las estructuras directamente involucradas en el aumento de las palancas internas; sin embargo, es necesario tener en cuenta algunas consideraciones. En primer lugar, los parámetros lineales medidos sólo tienen valor como medidas orientativas del tamaño de los elementos apendiculares en machos y hembras, dado que no se contemplaron los tamaños de los ejemplares por falta de datos al respecto (masa corporal, longitud total, etc.). Los índices biomecánicos, en cambio, serían variables de mayor confiabilidad si se examinan trabajos previos de Vizcaíno et al. (1999) y Vizcaíno & Milne (2002), quienes demostraron que varios de los índices relativos al miembro anterior de armadillos son independientes de las variaciones en la masa corporal. En segundo lugar, las técnicas de morfometría geométrica parecen ser más útiles que las tradicionales para poner de manifiesto diferencias en los huesos largos de hembras y machos de C. villosus, cuando estas últimas se basan en la toma de medidas digitales. Esto podría deberse a que las medidas lineales, por depender únicamente de la digitalización de dos *landmarks* extremos, pueden ser más sensibles a problemas de paralaje, y por ende presentar mayor dispersión, que la reconstrucción de un contorno basado en un mayor número de landmarks.

Para la escápula, si bien las hembras exhibieron una tendencia hacia la elongación del proceso escapular (lo que podría representar una ventaja fosorial por permitir un mayor desarrollo del teres mayor), los resultados no fueron concluyentes. La falta de dimorfismo sexual en la escápula de los armadillos ha sido demostrada para *Euphractus sexcinctus* (Monteiro, 2000) y parece concordar con la tendencia general observada en muchos

mamíferos (Ventura, 1992; Taylor & Siegel, 1995). En nuestro caso, la alta variabilidad morfológica individual del hueso, evidente a simple vista, combinada con el pequeño tamaño muestral y el bajo número de *landmarks* utilizados, impide sacar conclusiones al respecto. Dado que el número de *landmarks* no pudo ser incrementado por razones inherentes al tipo de análisis aplicado², se plantea la necesidad de ampliar el estudio incorporando nuevas mediciones a partir, por ejemplo, de material de museos.

El húmero y la ulna de C. villosus no presentaron dimorfismo sexual por tamaño. Sin embargo, se observaron claras diferencias de forma que sugieren una ventaja fosorial de las hembras debido al mayor desarrollo relativo de los sitios de origen e inserción de los principales músculos involucrados en las actividades de cavado, y que permiten incrementar las fuerzas aplicadas por aumento de las palancas internas. A pesar de la falta de diferenciación estadísticamente significativa entre los índices funcionales de ambos sexos, las tendencias observadas, combinadas con los análisis geométricos, revelaron diferencias a nivel de eminencia y tuberosidad deltoidea, anchos intertubercular y epicondilar, y desarrollo relativo del olécranon. Estas características indican una mayor potencia en los movimientos de retracción del brazo (mediados principalmente por el deltoides; inserción en la tuberosidad del mismo nombre), extensión del antebrazo (tríceps; inserción en el olécranon), pronación del antebrazo y flexión de mano y dígitos (musculatura originada en el epicóndilo medial), al tiempo que se mantiene una gran estabilización en la articulación glenohumeral (supraespinoso, infraespinoso, teres menor y subescapular; inserción en los tubérculos humerales mayor y menor). La mayor potencia durante la extensión del antebrazo quedaría evidenciada además por la fuerte curvatura ulnar, asociada al desplazamiento hacia distal de la fosa lateral, área de inserción del tríceps y del dorsoepitroclear. La mayor estabilidad en la articulación glenohumeral, por otra parte, se pondría de manifiesto también por la forma más redondeada de la cabeza humeral. En contraposición a estas características, la morfología que caracterizó al húmero y la ulna de los machos, en combinación con los valores más altos de índice braquial (IB), sugieren que, dentro del morfotipo "fosorial" generalizado de la especie, las palancas externas serían más elevadas que en las hembras, por lo que los movimientos rápidos tendrían una incidencia mayor. Como fuera expuesto previamente, valores elevados

² Los análisis de morfometría geométrica imponen una restricción al número máximo de *landmarks* permitidos, en relación al tamaño muestral (Zelditch et al., 2004).

del índice braquial, que representan antebrazos comparativamente largos y esbeltos, han sido asociados a especies mamalianas arbóreas, cursoriales o menos especializadas en los hábitos fosoriales, mientras que los valores bajos se asocian a formas con antebrazos cortos y robustos, predominantemente fosoriales (Toledo et al., 2012; Rose et al., 2014).

Estudios de índole ecológica han demostrado que las cuevas que construyen algunos armadillos son variables en tamaño y complejidad, lo que podría estar indicando un uso diferencial de las mismas para distintos fines (refugio, cría), o bien por parte de diferentes grupos etarios (juveniles, adultos) o de diferentes sexos (McDonough et al., 2000; Abba et al., 2005; Poljak et al., 2007). Sin embargo, el conocimiento sobre las estrategias y comportamiento respecto de la construcción de estos túneles es aún incompleto, y no se poseen datos sobre la intervención efectiva de las distintas fracciones poblacionales en dicho proceso. Los resultados del presente trabajo sugieren una mayor adaptación al hábito fosorial en las hembras de *C. villosus* que en los machos. Sin embargo, es necesaria la realización de estudios profundos al respecto, que analicen si estas diferencias morfológicas se traducen en una mayor participación de las mismas en las actividades de cavado o en la construcción de las cuevas más profundas.

La cintura escapular y el miembro anterior de *Chaetophractus villosus* se caracterizan por un buen desarrollo de los sitios de origen e inserción de los principales músculos involucrados en actividades de cavado, destacándose principalmente la extensión del ángulo escapular posterior, el gran desarrollo de la tuberosidad deltoidea, la expansión de la epífisis humeral distal y el gran desarrollo relativo del olécranon.

Cinco de los diez índices funcionales analizados (IAF, IB, IT, IRHDE e IEP), coincidieron con valores que se consideran intermedios dentro del rango de fosorialidad de los dasipódidos.

Los machos y hembras presentaron escasas diferencias significativas de tamaño en sus elementos apendiculares; sin embargo, en los primeros se observó un incremento relativo del antebrazo con respecto al brazo, lo que implica un aumento de las palancas externas, mientras que en las hembras se verificó la tendencia a un mayor desarrollo de estructuras relacionadas con el aumento de las palancas internas.

Se constató la existencia de un claro dimorfismo sexual por forma para el húmero y la ulna, caracterizándose las hembras por un mayor desarrollo relativo de la tuberosidad deltoidea, mayor ancho intertubercular y epicondilar, curvatura ulnar más pronunciada, fosa ulnar desplazada hacia distal y mayor desarrollo del olécranon, principalmente.

Para la escápula, la existencia de dimorfismo sexual por forma no fue clara.

La combinación de los resultados obtenidos mediante morfometría tradicional y geométrica, sugieren una mayor prevalencia de movimientos rápidos en los machos, y una mayor adaptación al hábito fosorial en las hembras.

Para el estudio de diferencias intersexuales en el esqueleto apendicular de *C. villosus*, las técnicas de morfometría geométrica son más confiables que las tradicionales, si estas últimas se basan en el registro de medidas digitales.

BIBLIOGRAFÍA

- ABBA A & S. VIZCAÍNO. 2011. Distribución de los armadillos (Xenarthra: Dasypodidae) en la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Mastozool. Neotrop.* 18: 185-206.
- ABBA A., D.E. UDRIZAR SAUTHIER & S.F. VIZCAÍNO. 2005. Distribution and use of burrows and tunnels of *Chaetophractus villosus* (Mammalia, Xenarthra) in the eastern Argentinean pampas. *Acta Theriol.* 50: 115-124.
- AFFANNI J.M., E. CASANAVE, L. GARCÍA-SAMARTINO & R. DEZI. 1987. Absence of apnea in armadillos covered with soil. *Respirat. Physiol.* 67: 239-242.
- ARTEAGA M.C & E. VENTICINQUE. 2008. Influence of topography on the location and density of armadillo burrows (Dasypodidae: Xenarthra) in the central Amazon, Brazil. *Mamm. Biol.* 73: 262–266.
- BACIGALUPE L.D., J. IRIARTE-DÍAZ & F. BOZINOVIC. 2002. Functional morphology and geographic variation in the digging apparatus of cururos (Octodontidae: *Spalacopus cyanus*). *J. Mammal.* 83: 145-152.
- BARRETO M., P. BARRETO & A. D'ALESSANDRO. 1985. Colombian armadillos: Stomach contents and infection with *Trypanosoma cruzi*. *J. Mammal.* 66: 188-193.
- BOOKSTEIN F.L. 1986. Size and shape spaces for landmark data in two dimensions: comment. *Stat. Sci.* 1: 238-242.
- BOOKSTEIN F.L. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 435 pp.
- CASANAVE E.B. 1989. Estudio sobre las reacciones fisiológicas de *Chaetoprhactus villosus* sometido a enterramiento experimental. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Univ. Buenos Aires, 2 v, 238 pp.
- CASANAVE E.B. & J.M. AFFANNI. 1994. Body temperature of the armadillo *Chaetoprhactus villosus* (Mammalia, Dasypodidae). *Arch. Int. Physiol. Biochim.* 102: 243-246.

- CASANAVE E.B. & J.M. AFFANNI. 1995. Decrease body temperature in armadillos experimentally covered by soil. *Arch. Int. Physiol. Biochim.* 103: 29-32.
- CASANAVE E.B., P.M. BERMÚDEZ & N.N. POLINI. 2005. Haemostatic mechanisms of the armadillo *Chaetophractus villosus* (Xenarthra, Dasypodidae). *Comp. Clin. Pathol.* 13: 171-175.
- CASANAVE E.B., P.M. BERMÚDEZ & N.N. POLINI. 2006. Principal coagulation factors and natural anticoagulants in the armadillo *Chaetophractus villosus* (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae). *Comp. Clin. Pathol.* 14: 210-216.
- CHHABRA N., S. PRAKASH & B.K. MISHRA. 2015. Morphometric analysis of adult dry human scapulae. *Int. J. Med. Health Res.* 1: 35-38.
- CIUCCIO M. 2014. Ecología comportamental de los dasipódidos en el pastizal pampeano, con particular consideración de los hábitos alimenticios. Enfoque eco-morfo-fisiológico. Tesis Doctoral. Univ. Nacional del Sur, 136 pp.
- COSTA F.R. & F.S.C. BUCHMANN. 2007. Importância da robustez do úmero e fêmur em Tatus (Dasypodidae, Xenarthra, Mammalia) para o desenvolvimento do hábito fossorial. *An. VIII Congresso Ecol. Brasil*, 23-28/09/2007, Caxambu, Brasil, 2 pp.
- DELSUC F., M.J. STANHOPE & E.J.P. DOUZERY. 2003. Molecular systematics of armadillos (Xenarthra, Dasypodidae): Contribution of Maximum Likelihood and Bayesian analyses of mitochondrial and nuclear genes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 28: 261-275.
- DELSUC F., F.M. CATZEFLIS, M.J. STANHOPE & E.J. DOUZERY. 2001. The evolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: Implications for status of the enigmatic fossil *Eurotamandua*. *Proc. Royal Soc. London B.* 268: 1605-1615.
- DRYDEN I.L. & K.V. MARDIA. 1998. *Statistical Shape Analysis*. John Wiley and Sons, New York, 347 pp.
- DUBOST G. 1968. Les mammifères souterrains. *Revue d'Ecol. Biol. Sol* 5: 99-197.

- EDWARDS L.P. 1937. Morphology of the forelimb of the mole (*Scalops aquaticus*, L.) in relation to its fossorial habits. *Ohio J. Sci.* 37: 20-41.
- ELISSAMBURU A. 2004. Análisis morfométrico y morfofuncional del esqueleto apendicular de *Paedotherium* (Mammalia, Notoungulata). *Ameghiniana* 41: 363-380.
- ELISSAMBURU A. & L. DE SANTIS. 2011. Forelimb proportions and fossorial adaptations in the rodent *Ctenomys* (Caviomorpha): Chisel-tooth vs. scratch-digging caviomorpha. *J. Mammal.* 92: 683-689.
- ELISSAMBURU A & S.F. VIZCAÍNO. 2004. Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). *J. Zool.* 262: 145-159.
- ENDO H., M. SASAKI, Y. HAYASHI, H. KOIE, Y. YAMAYA & J. KIMURA. 2001. Carpal bone movements in gripping action of the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*). *J. Anat.* 198: 243-246.
- FRANCESCOLI G. 2000. Sensory capabilities and communication in subterranean rodents. En: Life Underground. The Biology of Subterranean Rodents. E.A. Lacey, J.L. Patton & G.N. Cameron (eds.), pp. 111-144. Univ. Chicago Press, Chicago.
- GALÍNDEZ E.J., S. ESTECONDO & E.B. CASANAVE. 2006. The spleen of a specially adapted mammal, the Little hairy armadillo *Chaetophractus vellerosus* (Xenarthra, Dasypodidae). A light an electron microscopic study. *Int. J. Morphol.* 24: 339-348.
- GARDNER A.L. 2005. Order Cingulata. En: *Mammal Species of the World*. D.E. Wilson & D.M. Reeder (eds.), pp. 94-99. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore, MD.
- GAUDIN T.J. 2003. Phylogeny of the Xenarthra (Mammalia). Senckenberg. Biol. 89: 27-40.
- GAUDIN T.J. & J.R. WIBLE. 2006. The phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): A craniodental analysis. En: *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles*. M.T. Carrano, T.J. Gaudin, R.W. Blob & J.R. Wible (eds.), pp. 153-198. Univ. Chicago Press, Chicago.

- GAUDIN T.J., J.R. WIBLE, J.A. HOPSON & W.D. TURNBULL. 1996. Reexamination of the morphological evidence for the cohort Epitheria (Mammalia, Eutheria). *J. Mammal. Evol.* 3: 31-79.
- HILDEBRAND M. 1985. Digging of quadrupeds. En: *Functional Vertebrate Morphology*. M.Hildebrand, D.M. Bramble, K.R. Liem & D.B. Wake (eds.), pp. 89-109. Belknap Press,Cambridge.
- HOPKINS S.S.B & E.B. DAVIS. 2009. Quantitative morphological proxies for fossoriality in small mammals. *J. Mammal.* 90: 1449-1460.
- INFOSTAT versión 1.1. 2002. Grupo InfoStat, FCA, Univ. Nacional de Córdoba, Argentina.
- IRSCHICK D.J. 2002. Evolutionary approaches for studying functional morphology: examples from studies of performance capacity. *Integ. Comp. Biol.* 42: 278-290.
- IUCN. 2015. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2015-4. <u>http://www.iucnredlist.org</u>.
- KIN M.S., M. FORT, S.T. DE ECHAIDE & E.B. CASANAVE. 2014. *Brucella suis* in armadillos (*Chaetophractus villosus*) from La Pampa, Argentina. *Vet. Microbiol.* 170: 442-445.
- KLINGENBERG C.P. 2011. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Mol. Ecol.* 11: 353-357.
- KRISHNAIAH M., S. NAGARAJ, M. PRAVEEN KUMAR & A.R. SHERKE. 2014. Study of scapular measurements and scapular indices of Andhrapradesh region. *IOSR J. Dent. Med. Sci.* 13: 117-120.
- LAGARIA A. & D. YOULATOS. 2006. Anatomical correlates to scratch digging in the forelimb of European ground squirrels (*Spermophilus citellus*). *J. Mammal.* 87: 563-570.
- LOUGHRY W.J. & C.M. McDONOUGH. 2013. *The nine-banded armadillo: a natural history*. Univ. Oklahoma Press, USA, 344 pp.
- MAYNARD SMITH J. & R.J.G. SAVAGE. 1956. Some locomotory adaptations in mammals. *J. Linn. Soc. London, Zool.* 42: 603-622.

- McDONOUGH C.M. & W.J. LOUGHRY. 2008. Behavioral ecology of armadillos. En: *The Biology of the Xenarthra*. S.F. Vizcaíno & W.J. Loughry (eds.), pp. 281-293. Univ. Florida Press, Gainesville.
- McDONOUGH C.M., M.J. DELANEY., P.Q. LE, M.S. BLACKMORE & W.J. LOUGHRY. 2000. Burrow characteristics and habitat associations of armadillos in Brazil and the United States of America. *Rev. Biol. Trop.* 48: 109-120.
- McNAB B.K. 1979. The influence of body size on the energetics and distribution of fossorial and burrowing mammals. *Ecology* 60: 1010-1021.
- McNAB B.K. 1980. Energetics, population, biology, and distribution in armadillos. *J. Mammal.* 61: 606-627.
- McNAB B.K. 1985. Energetics, population, biology, and distribution of xenarthrans, living and extinct. En: *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*. G.G. Montgomery (ed.), pp. 219-232. Smith. Inst. Press, Whashington, D. C.
- MILNE N., S.F. VIZCAÍNO & J.C. FERNICOLA. 2009. A 3D geometric morphometric analisys of digging abiity in the extant and fossil cingulate humerus. *J. Zool.* 278: 48-56.
- MÖLLER-KRULL M., F. DELSUC, G. CHURAKOV, C. MARKER, M. SUPERINA, J. BROSIUS, E.J.P. DOUZERY & J. SCHMITZ. 2007. Retroposed elements and their flanking regions resolve the evolutionary history of xenarthran mammals (Armadillos, Anteaters, and Sloths). *Mol. Biol. Evol.* 24: 2573-2582.
- MONTEIRO L.R. 2000. Geometric morphometrics and the development of complex structures: Ontogenetics changes in scapular shape of dasypodid armadillos. *Hystrix* 11: 91-98.
- MOORE L.A., J.E. BUDNY, A.P. RUSSELL & M.T. BUTCHER. 2013. Architectural specialization of the intrinsic thoracic limb musculature of the American badger (*Taxidea taxus*). J. Morphol. 274: 35-48.
- NEVO E. 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10: 269-308.

- NOMINA ANATOMICA VETERINARIA (NAV). 2012. International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature (ICVGAN), USA, 160 pp.
- NOWAK R.M. 1999. *Walker's Mammals of the World*. 6th ed. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore, Maryland, 1936 pp.
- POLJAK S., J. ESCOBAR, G. DEFERRARI & M. LIZARRALDE. 2007. Un nuevo mamífero introducido en la Tierra del Fuego: el "peludo" *Chaetophractus villosus* (Mammalia, Dasypodidae) en Isla Grande. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 80: 285-294.
- REDFORD K.H. & J.F. EISENBERG. 1992. Order Xenarthra (Edentata). En: *Mammals of the Neotropics.* K.H. Redford & J.F. Eisenberg (eds.), pp. 46-68. Univ. Chicago Press, Chicago.
- RICHMAN A.D. & T. PRICE. 1992. Evolution of ecological differences in the Old World leaf warblers. *Nature* 355: 817-821.
- ROHLF F.J. 2010*a. TPSDig2, version 2.16.* Dept. Ecol. Evol., State Univ. New York at Stony Brook, New York.
- ROHLF F.J. 2010*b. TPSRelw, version 1.49.* Dept. Ecol. Evol., State Univ. New York at Stony Brook, New York.
- ROIG V.G. 1969. Termorregulación en *Euphractus sexcinctus* (Mammalia, Dasypodidae). *Physis* 26: 27-32.
- ROIG V.G. 1971. Observaciones sobre la termorregulación en *Zaedyus pichiy*. *Acta Zool. Lill*.28: 13-18.
- ROSE J., A. MOORE, A. RUSSELL & M. BUTCHER. 2014. Functional osteology of the forelimb digging apparatus of badgers. *J. Mammal.* 95: 543-558.
- SALTON J.A. & E.J. SARGIS. 2008. Evolutionary morphology of the Tenrecoidea (Mammalia) carpal complex. *Biol. J. Linn. Soc.* 93: 267-288.
- SANTORI R.T., O. ROCHA-BARBOSA, M.V. VIEIRA, J. MAGNAM NETO & M.F. LOGUERCIO. 2005. Locomotion in aquatic, terrestrial, and arboreal habitat of thick-tailed opossum, *Lutreolina crassicaudata* (DESMAREST, 1804). *J. Mammal.* 86: 902-908.

- SANTORI R.T., M.V. VIEIRA, O. ROCHA-BARBOSA, J.A.B. MAGNAM NETO & N. GOBBI. 2008. Water absorption of the fur and swimming behavior of semiaquatic and terrestrial Oryzomine rodents. *J. Mammal.* 89: 1152-1161.
- SHIMER H.W. 1903. Adaptations to aquatic, arboreal, fossorial and cursorial habits in mammals. III. Fossorial adaptations. *Amer. Nat.* 37: 819-825.
- SIDORKEWICJ N.S. & E.B. CASANAVE. 2012. Morphology of the middle ear in three species of armadillos (Dasypodidae, Xenarthra) from Argentina. *Int. J. Morphol.* 30: 1500-1507.
- SIDORKEWICJ N.S. & E.B. CASANAVE. 2013. Morphological characterization of the mandible of the armadillos *Chaetophractus vellerosus* and *Zaedyus pichiy* (Xenarthra: Dasypodidae). *Iheringia, Sér. Zool.* 103: 153-162.
- SQUARCIA S.M., E.B. CASANAVE & G.R. CIRONE. 1993. Morfología craneana de *Chaetophractus villosus* (Mammalia, Dasypodidae). *Iheringia, Sér. Zool.* 75: 55-56.
- SQUARCIA S.M., E.B. CASANAVE & G.R. CIRONE. 1994. Morfometría craneana de Chaetophractus villosus (Mammalia, Dasypodidae). An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso 22: 103-106.
- SQUARCIA S.M., E.B. CASANAVE & G.R. CIRONE. 1999. Sexual dimorphism in *Chaetophractus villosus* (Mammalia, Dasypodidae) based on craniometrical characters. *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso* 24: 91-94.
- SQUARCIA S.M., N.S. SIDORKEWICJ & E.B. CASANAVE. 2006. Cranial Osteology of the armadillo *Chaetophractusvillosus* (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae). *Int. J. Morphol.* 24: 541-543.
- SQUARCIA S.M., N.S. SIDORKEWICJ & E.B. CASANAVE. 2007. The hypertrophy of the tympanic bulla in three species of dasypodids (Mammalia, Xenarthra). *Int. J. Morphol.* 25: 597-602.
- SQUARCIA S.M., N.S. SIDORKEWICJ, R. CAMINA & E.B. CASANAVE. 2009. Sexual dimorphism in the mandible of the armadillo *Chaetophractus villosus* (Desmarest, 1804) (Dasypodidae) from northern Patagonia, Argentina. *Braz. J. Biol.* 69: 347-352.

- STEIN B.R. 2000. Morphology of Subterranean Rodents. En: Life Underground. The Biology of Subterranean Rodents. E.A. Lacey, J.L. Patton & G.N. Cameron (eds.), pp. 19-61. Univ. Chicago Press, Chicago.
- SUPERINA M. & W.J. LOUGHRY. 2012. Life on the Half-Shell: Consequences of a carapace in the evolution of armadillos (Xenarthra: Cingulata). *J. Mammal. Evol.* 19: 217-224.
- TARABORELLI P., P. SASSI & S.M. GIANNONI. 2007. Registro morfo-ecológico de Microcavia australis (Caviidae, Rodentia) en la puna de la provincia de San Juan, Argentina. Mastozool. Neotrop. 14: 107-112.
- TENTONI J., N.N. POLINI & E.B. CASANAVE. 2007. Citoquímica hematológica en el mamífero autóctono *Chaetophractus villosus*. *Hematología* 11: 216-219.
- TENTONI J., N.N. POLINI & E.B. CASANAVE. 2008. Fibrinolytic system of the armadillo *Chaetophractus villosus* (Xenarthra, Dasypodidae). *Comp. Clin. Pathol.* 17: 193-196.
- TOLEDO N., M.S. BARGO, G.H. CASSINI & S.F. VIZCAÍNO. 2012. The forelimb of early Miocene sloths (Mammalia, Xenarthra, Folivora): Morphometrics and functional implications for substrate preferences. *J. Mammal. Evol.* 19: 185-198.
- VIZCAÍNO S.F. 1995. Identificación específica de las "mulitas", género *Dasypus* L. (Mammalia, Dasypodidae), del noroeste argentino. Descripción de una nueva especie. *Mastozool. Neotrop.* 2: 5-13.
- VIZCAÍNO S.F. & R.A. FARIÑA. 1996. Un índice de aptitud fosorial para armadillos (Xenarthra: Cingulata) fósiles sudamericanos. *Ameghiniana* 33: 473.
- VIZCAÍNO S.F. & N. MILNE. 2002. Structure and function in armadillo limbs (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). *J. Zool., Lond.* 257: 117-127.
- VIZCAÍNO S.F., R.A. FARIÑA & G.V. MAZZETTA. 1999. Ulnar dimensions and fossoriality in armadillos and other South American mammals. *Acta Theriol.* 44: 309-320.
- VIZCAÍNO S.F., N. MILNE & M.S. BARGO. 2003. Limb reconstruction of *Eutatus seguini* (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). Paleobiological implications. *Ameghiniana* 40: 89-101.

- WAKE M.H. 1993. The skull as a locomotor organ. En: *The Skull. Vol. 3: Functional and Evolutionary Mechanisms*. J. Hanken & B.K. Hall (eds.), pp. 197-240. Univ. Chicago Press, Chicago.
- WETZEL R.M. 1985. Taxonomy and Distribution of Armadillos, Dasypodidae. En: *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*. G.G. Montgomery (ed.), pp. 23-46. Smith. Inst. Press, Washington D.C.
- WETZEL R.M., A.L. GARDNER, K.H. REDFORD & J.F. EISENBERG. 2008. Order Cingulata. En: Mammals of South America: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats. A. L. Gardner (ed.), pp. 128-156. Univ. Chicago Press.
- ZELDITCH M.L., D.L. SWIDERSKI, H.D. SHEETS & W.L. FINK. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: a Primer*. Elsevier Academic Press, London, 443 pp.