

**Variación intraespecífica en estilopodio
y zeugopodio posteriores del armadillo
Chaetophractus villosus (Mammalia,
Xenarthra, Dasypodidae)**

Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas

Abril de 2018

Alumna: Albertina Inés Popp

Directora: Dra. Nora Silvia Sidorkewicj

Laboratorio de Anatomía Comparada

Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia

Universidad Nacional del Sur



BIOLOGÍA
BIOQUÍMICA
FARMACIA



AGRADECIMIENTOS



A mis papás, Nazarena y Oscar por darme la vida y ser el pilar de ella. Por acompañarme y brindarme su apoyo incondicional a través del tiempo. Por nunca bajar los brazos, ni frente a las peores tormentas. Por cada palabra de aliento, gracias.



A los compañeros de vida de mis papás, Luz y Willy, por dejarme ser parte de sus vidas y familias, y por hacerme sentir en casa cada vez que los veo. Por cada consejo brindado, gracias.



A la Dra. Nora Sidorkewicj, por enseñarme y ayudarme todos estos años. Por su confianza, amabilidad y paciencia. Por enseñarme lo que era la Biología y cómo ser un buen profesional.



A Anita, por la compañía en el laboratorio y las historias compartidas. Por cada mate y cada té entre *papers* y etiquetas de colección. A Orlando, por las salidas de campo y por motivarnos a cambiar las batas por las botas, de vez en cuando.



A Fran, por su compañerismo y el apoyo desinteresado que me brindó en el transcurso de esta tesis. También por los datos ofrecidos que facilitaron el desarrollo de esta tesis.



A las amistades que me regalaron Bahía Blanca y la Universidad. Sin ellas esta maratón hubiera sido más difícil. Carito, Chino, Estefi, Exe, Fani, Giuli, Gonza, Lauti, Lu, Macu, Mica, Rocío, Tutu, gracias por las reuniones y la compañía.



A mi abuela Delia, por cada abrazo y dulce casero desinteresado, solo lleno de amor. Por querernos por quienes somos y no por lo que hacemos.



A mis tíos y primos, porque se siente bien saber que están cerca. Por cada visita y mate compartido.



A la Cátedra de Anatomía Comparada, por su compañía y apoyo en todos estos años. Y a Mariela por la valiosa ayuda estadística.



A la Dra. Emma Casanave, por permitirme ser parte de su proyecto de investigación.



A la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, por haberme otorgado una Beca de Entrenamiento, con la cual realicé esta Tesis.



Al Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, y a la Universidad Nacional del Sur por brindarme el espacio donde pude crecer y desarrollarme como profesional.



Este trabajo ha sido posible gracias a ellos.

However difficult life may seem, there is always something you can do, and succeed at.

It matters that you don't just give up.

Por difícil que parezca la vida, siempre hay algo que puedes hacer y en lo cual tener éxito.

Importa que no te rindas.

Stephen Hawking

Happiness can be found, even in the darkest of times, if one only remembers to turn on the light.

La felicidad se puede hallar, incluso en los momentos más oscuros, si uno recuerda encender la luz.

J.K. Rowling

RESUMEN

El objetivo de esta tesis fue realizar un estudio morfofuncional del fémur y tibia-fíbula en adultos de ambos sexos y juveniles de *Chaetophractus villosus* (Mammalia, Dasypodidae). Los objetivos particulares fueron: i- realizar un estudio morfológico del estilopodio y zeugopodio posteriores, a fin de identificar características adaptativas asociadas a la actividad fosorial y sitios de inserción de músculos específicos; ii-realizar un estudio morfométrico univariado de ambas secciones esqueléticas en hembras adultas, machos adultos y juveniles de sexo indeterminado; iii-calcular índices biomecánicos de uso corriente en el estudio del esqueleto apendicular de mamíferos; iv- evaluar si existen diferencias sexuales y etarias en los parámetros lineales e índices morfofuncionales calculados; v- emplear técnicas de morfometría geométrica para determinar posibles diferencias intraespecíficas de forma.

Se utilizó material esquelético perteneciente a la colección de dasipódidos bonaerenses de la cátedra de Anatomía Comparada. La descripción morfológica se realizó en base a terminología existente en la literatura para otras especies fosoriales. Para el estudio morfométrico, se aplicaron técnicas tradicionales univariadas, basadas en la obtención de parámetros lineales y cálculo de índices biomecánicos, además de técnicas de morfometría geométrica en base al empleo de *software* específicos.

Los miembros posteriores de la especie tienen características morfológicas que coinciden con las descritas para otros animales con buena adaptación a hábitos fosoriales, destacándose principalmente una gran robustez de ambos segmentos apendiculares, fémur de gran desarrollo trocantérico, cóndilos y epicóndilos femorales expandidos mediolateralmente, fuerte fusión tibiofibular en ambas epífisis y gran desarrollo de la espina tibial.

Las tres fracciones poblacionales estudiadas se diferenciaron en algunos de los índices morfofuncionales considerados, y exhibieron también una variabilidad morfológica notoria, especialmente en cuanto a la robustez de ambos segmentos apendiculares y al grado de desarrollo de sitios específicos para la inserción de músculos involucrados en el ejercicio de palancas. La combinación de los resultados tradicionales y geométricos sugiere, por lo tanto, la existencia de diferencias etarias y sexuales en la especie, siendo los juveniles los más cursoriales y las hembras adultas las más adaptadas a los hábitos fosoriales.

INTRODUCCIÓN

Los armadillos (Dasypodidae, Xenarthra) son un grupo de mamíferos autóctonos del continente sudamericano que abarcan un rango de hábitos asociados principalmente a actividades cavícolas, desde fosoriales subterráneos (ej. *Chlamyphorus*) hasta caminadores que solo cavan en busca de alimento (ej. *Tolypeutes*) (Vizcaíno *et al.*, 1999; Vizcaíno & Milne, 2002; Arteaga & Venticinque, 2008, 2010; McDonough & Loughry, 2008; Galliari, 2014). Son el grupo mejor representado entre los xenartros vivos, con 21 especies reconocidas (Wetzel, 1985; Vizcaíno & Milne, 2002), cuya amplia distribución va desde Sudamérica hasta Norteamérica (Vizcaíno & Milne, 2002; Gardner, 2007; Gaudin & Croft, 2015).

Una de las características que definen al orden Xenarthra es la presencia de cigapófisis accesorias en las últimas vértebras torácicas y en las lumbares, denominadas apófisis xenartrales (*xenos* = extraño, *arthros* = articulación) (Engelmann, 1978; Koneval, 2003; Amson & Nyakatura, 2017). Se ha especulado que la función de estas articulaciones tiene relación con los hábitos fosoriales de varios miembros del grupo (Koneval, 2003), ya sea permitiendo el desplazamiento del peso del cuerpo hacia los miembros posteriores y liberando de este modo a los anteriores para cavar (Frechkop, 1949), o transmitiendo las fuerzas de reacción producidas durante esta actividad, desde los miembros anteriores a los posteriores (Jenkins, 1970). Otras sinapomorfías de los xenartros incluyen la fusión del *ischium* a la columna vertebral, húmero con crestas deltoideas y pectorales bien desarrolladas y la presencia de una segunda espina escapular. Estos rasgos han sido considerados como indicadores de que el ancestro común al orden Xenarthra fue fosorial (Engelmann, 1985; Koneval, 2003).

La morfología de los xenartros es muy interesante debido a la aparentemente alta plasticidad de su sistema musculoesquelético, que implica una gran disparidad en sus adaptaciones funcionales y, en algunos casos, una alta variación intraespecífica; paradójicamente, se los considera un grupo poco estudiado y los trabajos sobre la correlación entre la forma y la función son casi inexistentes (Milne *et al.*, 2012; Amson & Nyakatura, 2017).

Gibb *et al.* (2016) dividen al orden en Cingulata y Pilosa, incluyendo en el último a los subórdenes Vermilingua (osos hormigueros) y Tardigrada (perezosos; Subor. Folívora para Gardner, 2007). Los cingulados incluyen a los gliptodontes extintos y a los armadillos (Koneval, 2003; Amson & Nyakatura, 2017), caracterizándose estos últimos por presentar un

caparazón o coraza compuesto por bandas móviles de osteodermos (Milne *et al.*, 2012), lo que se ha interpretado como una adaptación de fortalecimiento al tiempo que forman un caparazón flexible (Vickaryous & Sire, 2009; Amson & Nyakatura, 2017).

De los ocho géneros actuales de armadillos que conforman el suborden Cingulata, todos pertenecen a la familia Dasypodidae (Koneval, 2003). Se trata de animales de hábitos terrestres, tanto diurnos como nocturnos. Aunque suelen defenderse con sus garras, la reacción de defensa usual en la mayoría de las especies es correr o cavar rápidamente para luego anclarse dentro de las cuevas, lo que logran abduciendo los miembros posteriores de modo de ejercer presión contra las paredes (Koneval, 2003; Milne *et al.*, 2012).

Entre los mamíferos se conocen varias modalidades de cavado, entre las que se pueden nombrar cavado por rascado, por uso de incisivos, por rotación humeral y por levantamiento de la cabeza (Hildebrand, 1985; Kley & Kearney, 2007; Hopkins & Davis, 2009). El cavado por rascado es el patrón ancestral de cavado mamaliano y está presente en la mayoría de las especies, tanto fosoriales como no fosoriales, e implica el movimiento activo de los miembros anteriores según el plano sagital para aflojar y mover el sustrato; el cavado con incisivos, utilizado por roedores, implica roer con los dientes para excavar las madrigueras; la rotación humeral es utilizada únicamente por los topos, y consiste en una poderosa rotación del húmero para barrer la tierra hacia atrás; y el cavado por levantamiento de la cabeza, típico de topos marsupiales y espalácidos, implica el uso del hocico y las extremidades anteriores para abrir túneles. Estas estrategias no son mutuamente excluyentes, sino que suelen encontrarse distintos modos de cavado según el sustrato y el tipo de madriguera que se construye (Hopkins & Davis, 2009). Además, muchos cavadores pequeños refuerzan el trabajo utilizando sus patas posteriores (Hildebrand, 1985).

Los armadillos son generalmente considerados como cavadores con cierto grado de especialización (Galliari, 2014). De acuerdo a Hildebrand (1985), utilizan la estrategia de cavado por rascado, aflojando el suelo con sus poderosas garras, mientras flexionan y extienden sus miembros anteriores; dicha actividad se complementa con la participación de los miembros posteriores, que son utilizados a intervalos variables para empujar hacia atrás el sustrato removido. Las distintas especies del grupo, sin embargo, se diferencian en el grado de fosorialidad; Vizcaíno *et al.* (1999), por ejemplo, los dividen en tres categorías de acuerdo a sus hábitos fosoriales: a) especies que son fundamentalmente cursoriales; b) especies que

suelen cavar, pero que esta actividad no es parte esencial de su estrategia alimentaria; c) especies que son habitualmente cavadoras o que se alimentan de termitas u hormigas. De este modo, los *taxa* que exhiben mayor actividad de cavado, poseen notorias adaptaciones musculoesqueléticas en la cintura escapular y miembros anteriores, tales como gran extensión del ángulo escapular posteromedial, húmero corto y robusto, fuerte cresta deltoidea, radio y ulna fuertemente asociados, gran desarrollo olecraneano, etc. (Hildebrand, 1985). Con respecto a la cintura pélvica y el miembro posterior, sin embargo, hay carencia casi absoluta de datos y la relación entre las características morfofuncionales y el grado de fosorialidad es poco clara (Milne *et al.*, 2012).

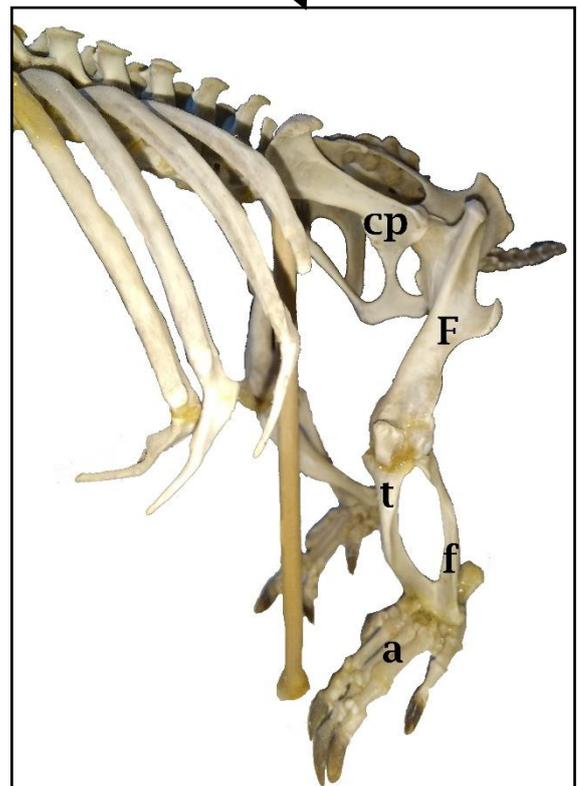
Chaetophractus villosus, vulgarmente conocido como peludo argentino o quirquincho grande, es una especie encuadrada en la categoría de fosorialidad intermedia, debido a que el cavado no juega en ella un papel esencial dentro de su estrategia alimentaria (Vizcaíno *et al.*, 1999). Está catalogado como especie de preocupación menor (IUCN, 2017) y habita regiones con climas y recursos alimentarios muy diversos, como lo demuestra su distribución, que va desde el Gran Chaco de Bolivia, hasta el sur de la provincia de Santa Cruz (Poljak *et al.*, 2007). Se lo encuentra en áreas abiertas y está bien adaptado a las condiciones semidesérticas. En la región pampeana, se reportó que construyen sus madrigueras y túneles en las áreas más altas, no inundables (Abba *et al.*, 2005). Si bien no se conocen datos sobre preferencias de suelo en los lugares seleccionados para la construcción de cuevas, se ha sugerido que las condiciones del terreno influyen de manera significativa (Arteaga & Venticinque, 2010).

Estudios previos han demostrado la existencia de dimorfismo sexual en el húmero, radio y ulna de esta especie, con mayor desarrollo de estructuras que favorecerían el incremento de las palancas internas en las hembras, lo cual podría interpretarse como una ventaja fosorial sobre los machos (Acuña, 2015; Acuña *et al.*, 2017). Dada la participación activa de los miembros posteriores durante las actividades de cavado, como ya fuera expuesto, en la presente tesis se propone realizar un estudio morfofuncional del estilopodio (fémur) y zeugopodio (tibia-fíbula) posteriores de *C. villosus* (Fig. 1) en base al cálculo de índices biomecánicos y a técnicas de morfometría geométrica, a fin de determinar si existen diferencias intraespecíficas de tamaño y/o de forma en los elementos mencionados. Se espera efectuar una contribución significativa al conocimiento del esqueleto apendicular posterior y su relación

con las habilidades fosoriales en la especie, y que sirva de base para ampliar el estudio hacia otros representantes del grupo.



Fig. 1: Esqueleto de *C. villosus* en vista lateral, con detalle ampliado de cintura pélvica y miembro posterior. Abreviaturas: a: autopodio; cp: cintura pélvica; F: fémur; f: fibula; t: tibia.



HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

HIPÓTESIS:

H1: *Chaetophractus villosus* posee características morfológicas en el estilopodio y zeugopodio posteriores similares a las que poseen otras especies de mamíferos fosoriales, con mayor desarrollo de estructuras que permiten la fijación de músculos involucrados en la remoción del sustrato.

H2: Existen diferencias intraespecíficas de carácter etario y sexual en la actividad de cavado de *Chaetophractus villosus*, siendo las hembras adultas y los juveniles las fracciones poblacionales de mayor y menor aptitud fosorial, respectivamente. Dichas diferencias se reflejan en la robustez de los componentes de estilopodio y zeugopodio posteriores, y en el grado de desarrollo relativo de los sitios de anclaje de músculos especializados, evidenciándose además ambas características en valores diferenciales de algunos índices biomecánicos.

OBJETIVOS: las hipótesis planteadas serán evaluadas mediante un estudio morfofuncional del fémur y tibia-fíbula en adultos de ambos sexos y juveniles de *C. villosus*.

OBJETIVOS PARTICULARES:



Realizar un estudio morfológico del estilopodio y zeugopodio posteriores de la especie, a fin de identificar características adaptativas asociadas a la actividad fosorial y sitios de inserción de músculos involucrados en la fase activa de remoción del sustrato.



Realizar un estudio morfométrico univariado de ambas secciones esqueléticas en hembras adultas, machos adultos y juveniles de sexo indeterminado.



Calcular, para cada fracción poblacional, índices biomecánicos de uso corriente en el estudio del esqueleto apendicular de mamíferos.



Evaluar si existen diferencias intraespecíficas (sexuales y etarias) en base a los parámetros lineales e índices morfofuncionales calculados.



Emplear técnicas de morfometría geométrica para determinar posibles diferencias intraespecíficas de forma, generales y localizadas, en fémur y tibia-fíbula.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se utilizó material esquelético de *Chaetophractus villosus* perteneciente a la colección de dasipódidos de la cátedra de Anatomía Comparada (Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur). Esta colección fue creada 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 el año 1991. Para los análisis se utilizaron adultos y juveniles.

A- Estudio morfológico: se realizó la descripción anatómica del estilopodio y zeugopodio del miembro posterior. La patela no fue considerada en el estudio debido a la inconstancia de dicho elemento en el material disponible. La terminología utilizada se basó en las descripciones realizadas por Galton (1869), Koneval (2003), Elissamburu (2007) y Salton & Sargis (2009) para otras especies fosoriales.

B- Estudio morfométrico: se utilizaron 63 fémures y 63 tibia-fíbulas pertenecientes al miembro izquierdo (27 hembras adultas, 26 machos adultos y 10 juveniles de sexo indeterminado). La adjudicación de un individuo a la categoría de juvenil no se basó en el rango de tamaños de los huesos apendiculares (similar al de los adultos), sino en la existencia de placas epifisarias evidentes, de acuerdo al criterio utilizado comúnmente en el esqueleto apendicular de mamíferos (Tirira, 1998).

Material examinado:

Hembras: CVIHA41, CVIHA44, CVIHA45, CVIHA46, CVIHA48, CVIHA49, CVIHA51, CVIHA53, CVIHA54, CVIHA55, CVIHA56, CVIHA58, CVIHA59, CVIHA60, CVIHA66, CVIHA69, CVIHA70, CVIHA73, CVIHA75, CVIHA82, CVIHA83, CVIHA84, CVIHA85, CVIHA86, CVIHA87, CVIHA89, CVIHA90.

Machos: CVIMA47, CVIMA50, CVIMA52, CVIMA57, CVIMA61, CVIMA70, CVIMA71, CVIMA74, CVIMA76, CVIMA77, CVIMA78, CVIMA79, CVIMA80, CVIMA81, CVIMA83, CVIMA84, CVIMA85, CVIMA87, CVIMA88, CVIMA90, CVIMA91, CVIMA92, CVIMA93, CVIMA95, CVIMA96, CVIMA97.

Juveniles: CVIJSI42, CVIJSI43, CVIJSI62, CVIJSI63, CVIJSI64, CVIJSI65, CVIJSI67, CVIJSI68, CVIJSI72, CVIJSI86.

B1) Morfometría tradicional univariada: se midieron parámetros lineales con calibre digital (0,01 mm). Las medidas registradas en vista anterior fueron:

- Fémur (Fig. 2A): longitud total (**LTF**), longitud funcional (**LFF**), longitud proximal (**ETTF**), y diámetro transverso (**DTF**).
- Complejo tibia-fíbula (Fig. 2D): para la tibia se midió longitud total (**LTT**), longitud funcional (**LFT**), diámetro transverso (**DTT**), y longitud proximal (**LPT**). En la fíbula se registró longitud funcional (**LFFb**) y diámetro transverso (**DTFb**). Se midió además el diámetro transverso de ambos huesos combinados (**DTTF**).

En vista lateral, se registraron los diámetros antero-posteriores para fémur (**DAPF**, Fig. 2B), tibia (**DAPT**, Fig. 2C) y fíbula (**DAPFb**, Fig. 2E).

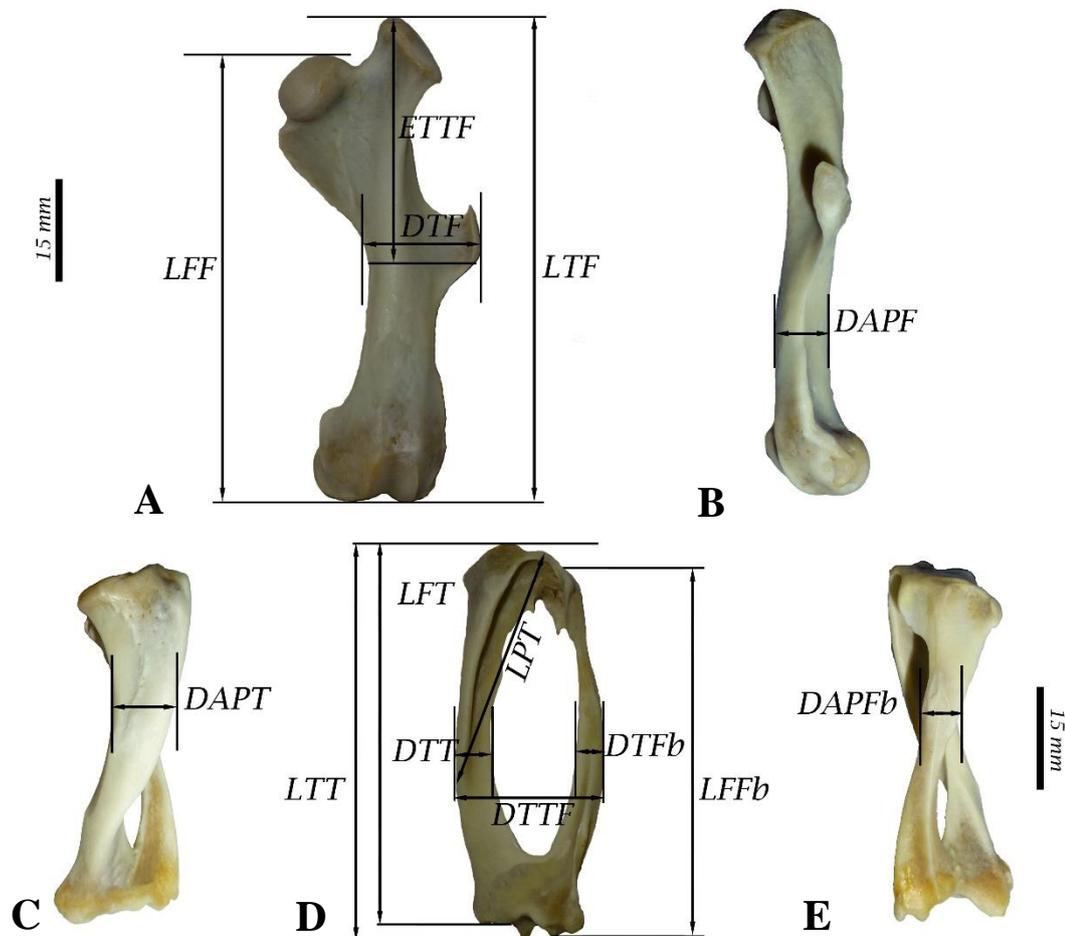


Fig. 2: Parámetros morfológicos medidos en fémur (A: vista anterior, B: vista lateral) y tibia-fíbula (C y E: vistas laterales, D: vista anterior) de *C. villosus* (siglas en el texto).

Con los parámetros obtenidos se calcularon 8 índices funcionales, propuestos en la literatura para el estudio de las capacidades locomotoras en distintas especies de mamíferos:

1. **Índice Gluteal:** $IG = ETTF/LFF$; indicador de la ventaja mecánica del m. *gluteus maximus* y de la velocidad de extensión del fémur (Vizcaíno & Milne, 2002; Elissamburu & Vizcaíno, 2004).
2. **Índice de Robustez Femoral:** $IRF = DTF/LFF$; da una idea de la capacidad para soportar el peso del cuerpo y las fuerzas verticales asociadas al incremento de la velocidad (Elissamburu, 2004; Elissamburu & Vizcaíno, 2004).
3. **Índice de Sección Femoral Transversa:** $ISFT = \pi(DTF/2)(DAPF/2)$; es indicativo de la robustez de la porción proximal del miembro posterior (Hopkins & Davis, 2009).
4. **Índice de Robustez de la Pierna:** $IRP = DTTF/LTT$; indicador de la fuerza de la pierna y del ancho relativo para el origen de los músculos que actúan a lo largo del tobillo (Vizcaíno & Milne, 2002).
5. **Índice de Robustez de la Tibia:** $IRT = DTT/LFT$; indicador de la constitución del radio zeugopodial interno y del ancho relativo disponible para la inserción de los músculos que actúan a través del tobillo (Elissamburu, 2004; Elissamburu & Vizcaíno, 2004).
6. **Índice de la Espina Tibial:** $IET = LPT/LTT$; indicador de la fuerza de la pierna y del ancho relativo para los sitios de inserción de los músculos del complejo isquiopúbico y de los flexores del pie (Elissamburu & Vizcaíno, 2004).
7. **Índice Crural:** $IC = LTT/LFF$; indicador del grado de adaptación del miembro posterior al desarrollo de velocidad de carrera (Vizcaíno & Milne, 2002).
8. **Índice Intermembral:** $IIM = (LH + LU - LO)/(LFF + LTT)$; indicador de las proporciones corporales de una especie, reflejando el desarrollo relativo de los miembros anteriores con respecto a los posteriores (Vizcaíno & Milne, 2002; Feagle, 2013). Las medidas LH (longitud total del húmero), LU (longitud total de la ulna) y LO (longitud olecraneana) fueron cedidas por el Lic. Francisco Acuña, y corresponden a datos obtenidos como parte de su Tesis de Grado (Acuña, 2015).

Los índices calculados fueron multiplicados por 100 a fin de obtener valores comparables con los reportados en la literatura para otras especies. Este procedimiento se realiza habitualmente para trabajar con índices funcionales cuyo valor es inferior a 1. En el caso del *Índice de Sección Femoral Transversa (ISFT)*, en cambio, la fórmula matemática con la que está construido asegura que los valores sean superiores a la unidad, por lo que dicho tratamiento no resulta necesario.

Los parámetros lineales e índices funcionales obtenidos fueron sometidos a estudios de normalidad y homocedasticidad por medio de las pruebas estadísticas de Shapiro-Wilks modificado y Levene, respectivamente ($p \leq 0,05$; Di Rienzo *et al.*, Infostat versión 2018). Por otra parte, los valores medios correspondientes a cada grupo (machos, hembras y juveniles) se analizaron mediante un ANOVA simple y, en el caso de hallarse diferencias significativas, se compararon de a pares mediante test *t* de Student ($p \leq 0,05$; Di Rienzo *et al.*, Infostat versión 2018).

B2) Morfometría geométrica: se tomaron fotografías de los huesos en vista anterior y posterior utilizando una cámara digital Panasonic 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 constante con la ayuda de un soporte vertical; *ii-* los huesos se colocaron sucesivamente en idéntica posición sobre una hoja milimetrada, coordinados 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 digitalizaron landmarks (L; fémur: 20 en vista anterior y 21 en vista posterior; tibia-fíbula: 16 en vista anterior y 20 en vista posterior) mediante el programa TPSDig2 (Rohlf, 2010a; Fig. 3 y Tabla 1).

Los datos fueron analizados utilizando el *software* MorphoJ (versión 1.05; Klingenberg, 2011). Para cada hueso y vista, 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 obtuvieron los consensos generalizados (población total) y por grupos (hembras, machos, juveniles). Se aplicó un análisis canónico en búsqueda del plano óptimo de separación de los grupos y la variación morfológica se

evaluó mediante análisis de componentes principales (ACP) y análisis discriminante. Se calculó además la distancia de Mahalanobis.

Mediante el *software* TPSRelw (Rohlf, 2010b) se calcularon para cada hueso y cada vista los *relative warps* ($\alpha=0$), y las variaciones de forma más importantes se analizaron por medio de grillas de deformación.

A fin de evaluar posibles efectos del tamaño sobre la forma (alometría), se realizaron análisis de regresión entre las coordenadas de Procrustes y el logaritmo del *centroid size*, estimador del tamaño más utilizado en estudios de morfometría geométrica (Bookstein, 1986, 1991; Dryden & Mardia, 1998).

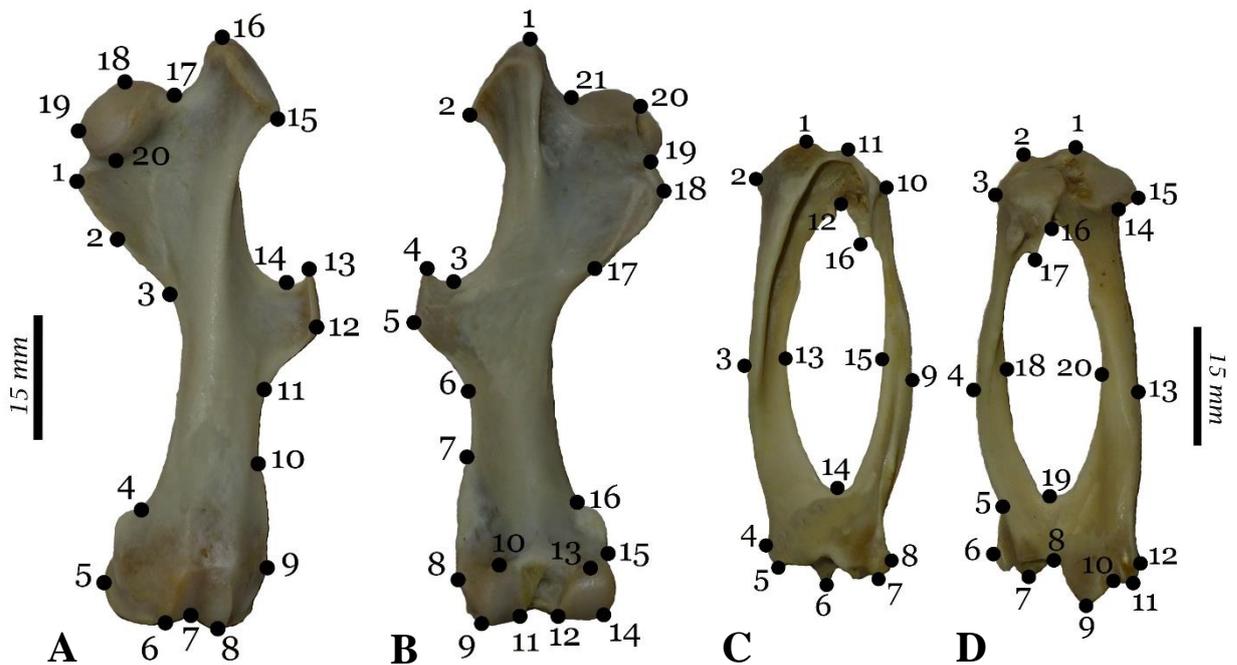


Fig. 3: Landmarks digitalizados en fémur (A y B) y tibia-fíbula (C y D) izquierdos. A y C: vistas anteriores; B y D: vistas posteriores.

Tabla 1: Identificación de los landmarks digitalizados.

Hueso	Vista	Landmark	Identificación
Fémur	Anterior	L1	Ápice del trocánter menor
		L2	Punto medio de la cresta del trocánter menor
		L3	Límite distal de la cresta del trocánter menor
		L4	Límite proximal de la inserción del m. <i>gastrocnemius medialis</i>
		L5	Punto sobresaliente del epicóndilo medial
		L6	Máxima convexidad del cóndilo articular medial
		L7	Extremo distal del surco patelar
		L8	Máxima convexidad del cóndilo articular lateral
		L9	Punto sobresaliente del epicóndilo lateral
		L10	Límite proximal de la inserción del m. <i>gastrocnemius lateralis</i>
		L11	Máxima concavidad de la diáfisis entre landmarks 10 y 12
		L12	Extremo distal del tercer trocánter
		L13	Extremo proximal del tercer trocánter
		L14	Máxima concavidad de la base del tercer trocánter
		L15	Extremo distal del trocánter mayor
		L16	Extremo proximal del trocánter mayor
		L17	Máxima convexidad lateral de la cabeza femoral
		L18	Máxima convexidad proximal de la cabeza femoral
		L19	Máxima convexidad medial de la cabeza femoral
		L20	Máxima convexidad distal de la cabeza femoral

Tabla 1: Continuación.

Hueso	Vista	Landmark	Identificación
Fémur	Posterior	L1	Extremo proximal del trocánter mayor
		L2	Extremo distal del trocánter mayor
		L3	Máxima concavidad de la base del tercer trocánter
		L4	Extremo proximal del tercer trocánter
		L5	Extremo distal del tercer trocánter
		L6	Máxima concavidad de la diáfisis entre landmarks 5 y 7
		L7	Límite proximal de la inserción del m. <i>gastrocnemius lateralis</i>
		L8	Punto sobresaliente del epicóndilo lateral
		L9	Extremo externo del cóndilo lateral
		L10	Extremo proximal del cóndilo lateral
		L11	Extremo interno del cóndilo lateral
		L12	Extremo externo del cóndilo medial
		L13	Extremo proximal del cóndilo medial
		L14	Extremo interno del cóndilo medial
		L15	Intersección de cóndilo y epicóndilo mediales
		L16	Límite proximal de la inserción del m. <i>gastrocnemius medialis</i>
		L17	Límite distal de la cresta del trocánter menor
		L18	Ápice del trocánter menor
		L19	Intersección de trocánter menor y cabeza femoral
		L20	Máxima convexidad de la cabeza femoral
		L21	Intersección de trocánter mayor y cabeza femoral

Tabla 1: Continuación.

Hueso	Vista	Landmark	Identificación
Tibia- fíbula	Anterior	L1	Límite medial de la eminencia intercondiloidea
		L2	Extremidad medial del cóndilo tibial
		L3	Máxima convexidad de la diáfisis tibial
		L4	Prominencia medial del maléolo tibial
		L5	Límite interno de la fosa astragalar medial
		L6	Extremidad de la epífisis tibial distal
		L7	Límite externo de la fosa calcánea
		L8	Prominencia lateral del maléolo fibular
		L9	Máxima convexidad de la diáfisis fibular
		L10	Extremidad lateral del cóndilo fibular
		L11	Ápice de la tuberosidad tibial
		L12	Extremidad distal de la sutura tibiofibular proximal
		L13	Máxima concavidad de la diáfisis tibial
		L14	Extremidad proximal de la sutura tibiofibular distal
		L15	Máxima concavidad de la diáfisis fibular
		L16	Extremidad caudal del borde poplíteo

Tabla 1: Continuación.

Hueso	Vista	Landmark	Identificación
Tibia- fíbula	Posterior	L1	Límite medial de la eminencia intercondiloidea
		L2	Ápice de la tuberosidad tibial
		L3	Extremidad lateral del cóndilo fibular
		L4	Máxima convexidad de la diáfisis fibular
		L5	Escotadura suprayacente al maléolo fibular
		L6	Prominencia lateral del maléolo fibular
		L7	Límite interno de la fosa calcánea
		L8	Extremidad distal de la sutura tibiofibular distal
		L9	Extremidad de la epífisis tibial distal
		L10	Máxima concavidad de la fosa astragalar medial
		L11	Límite interno de la fosa astragalar medial
		L12	Prominencia medial del maléolo tibial
		L13	Máxima convexidad de la diáfisis tibial
		L14	Base del cóndilo tibial
		L15	Extremidad medial del cóndilo tibial
		L16	Extremidad distal de la sutura tibiofibular proximal
		L17	Extremidad caudal del borde poplíteo
		L18	Máxima concavidad de la diáfisis fibular
		L19	Extremidad proximal de la sutura tibiofibular distal
		L20	Máxima concavidad de la diáfisis tibial

A- Estudio morfológico

Chaetophractus villosus se caracteriza por presentar huesos apendiculares robustos y cortos, siendo el zeugopodio el segmento donde esta característica es más marcada. Asimismo, este último presenta torsión lateral respecto al estilopodio y al plano sagital del animal en la porción proximal, y anteroversión en porción distal. Las superficies de inserción muscular están muy desarrolladas, especialmente las correspondientes a músculos que participan activamente en la flexión y extensión del miembro, como se describe a continuación.

FÉMUR (Fig. 4)

Hueso comprimido antero-posteriormente, con leve curvatura hacia medial. Epífisis bien desarrolladas y ubicadas perpendicularmente al plano sagital del animal, la proximal más ancha que la distal. El trocánter mayor, el trocánter menor y el tercer trocánter tienen amplio desarrollo.

Epífisis proximal con cabeza achatada, de buen desarrollo, y cuello corto. Hacia lateral, el trocánter mayor la supera marcadamente; el mismo presenta una tuberosidad (cresta del trocánter mayor) que se dirige hacia distal, delimitando una región anteromedial (sitio de inserción de los mm. *piriformis* y *gluteus minimus*) y otra posterolateral (inserción del m. *gluteus medius*) de menor y mayor tamaño respectivamente, ambas cóncavas. La cresta se suaviza a la altura del tercer trocánter. En la superficie femoral medial, el trocánter menor se prolonga hacia distal por medio de un borde irregular, sitio de inserción para los mm. *iliopsoas* y *quadratus femoris*.

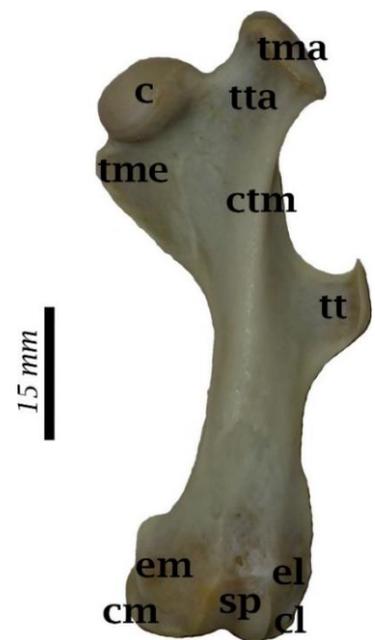


Fig. 4: Fémur de *C. villosus* hembra (ejemplar CVIHA86) en vista anterior. Abreviaturas: c: cabeza femoral; cl: cóndilo lateral; cm: cóndilo medial; ctm: cresta del trocánter mayor; el: epicóndilo lateral; em: epicóndilo medial; sp: surco patelar; tma: trocánter mayor; tme: trocánter menor; tt: tercer trocánter; tta: región anteromedial del trocánter mayor.

Diáfisis de sección triangular en los dos tercios proximales debido a la cresta del trocánter mayor; tercio distal de sección ovoidea. Borde medial (sitio de inserción del m. *pectineus*) levemente cóncavo. Tercer trocánter de gran desarrollo y perfil subtriangular; ubicado lateralmente hacia la mitad de la diáfisis, su borde proximal forma un ángulo casi recto con el borde lateral del trocánter mayor. Borde distal (sitio de inserción de los mm. *gluteus maximus* y *tensor fasciae latae*) de pendiente más suave.

Epífisis distal con epicóndilos (o tuberosidades) medial y lateral bien desarrollados. Superficie articular grande, con ambos cóndilos redondeados y delimitados por el surco patelar (anterior) y por la muesca intercodilar (posterior). Cóndilo lateral (sitio de origen del m. *popliteus*) de curvatura más suave que la del medial.

COMPLEJO TIBIA-FÍBULA (Fig. 5)

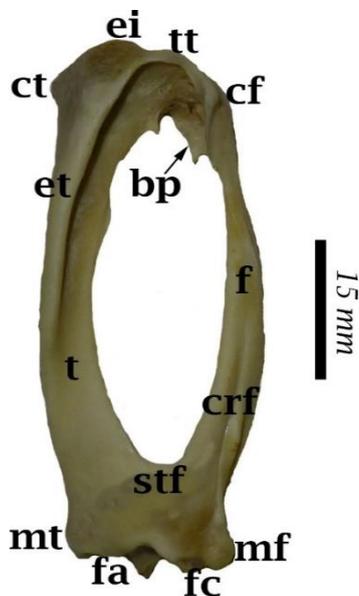


Fig. 5: Complejo tibiofibular de *C. villosus* hembra (ejemplar CVIHA70) en vista anterior. Abreviaturas: bp: borde poplíteo; cf: cóndilo fibular; crf: cresta fibular; ct: cóndilo tibial; ei: eminencia intercondiloidea; et: espinas tibiales; f: fibula; fa: fosas astragales; fc: fosa calcánea; mf: maléolo fibular; mt: maléolo tibial; stf: sutura tibiofibular distal; t: tibia; tt: tuberosidad tibial.

Huesos de desarrollo semejante, fusionados en los extremos proximal y distal. Espacio interóseo (o tibiofibular) amplio.

Epífisis proximal con tuberosidades patelares (medial y lateral) en cara posterior, y cóndilos (tibial y fibular) bien desarrollados para articulación con el fémur. Eminencia intercondiloidea cóncava, prominente. Ápice de la región poplíteo (sitio de inserción del m. *popliteus*, que se extiende hacia la tibia) desarrollado.

Tibia aplanada transversalmente, con diámetro anteroposterior mayor que el transversal, excepto porción distal donde se comprime (anteroposteriormente) y se ensancha (lateromedialmente) para fusionarse con la fibula a nivel de la sutura tibiofibular. Espina (o cresta) tibial que se prolonga desde la tuberosidad del mismo nombre (sitio de inserción del m. *sartorius*) hasta aproximadamente la mitad de la diáfisis; en su cara interna se insertan los mm. flexores del autopodio y *biceps femoris*,

y en la cara anterior los mm. *gracilis*, *semitendinosus* y *semimembranosus*.

Fíbula de menor desarrollo, con diámetro anteroposterior levemente mayor que el transversal en la porción inicial, ensanchándose transversalmente en la porción distal (sitio de origen de los mm. *extensor proprius hallucis*, *extensor brevis digitorum* y *extensor communis digitorum*). Cresta fibular notoria en mitad distal.

Epífisis tibiofibular distal con maléolo tibial (o medial) y fibular (o lateral) de igual desarrollo, conformando junto a los cóndilos respectivos, las fosas astragalares y calcánea, con pronunciadas crestas y hendiduras para la articulación con los primeros huesos tarsianos (astrágalo y calcáneo).

B- Estudio morfométrico

B1) Morfometría tradicional univariada:

Los supuestos de normalidad se cumplieron en todos los casos ($p > 0,065$) al igual que los de homocedasticidad ($p > 0,07$). Si bien los valores de significación fueron bajos, las pruebas utilizadas para comparación de valores medios (*t* de Student) son medianamente robustas frente al no cumplimiento de dichos supuestos (Montilla & Kromrey, 2010).

Como puede observarse en la Fig. 6, se detectaron diferencias entre adultos de ambos sexos y juveniles para todas las medidas lineales excepto para DTT. Entre los adultos, en cambio, el único parámetro que resultó significativamente diferente fue ETTF, con valores ligeramente superiores en las hembras.

En cuanto a los índices funcionales correspondientes a los adultos, las hembras exhibieron valores significativamente mayores para IG e IIM, mientras que los machos se caracterizaron por valores más elevados de IET (Fig. 7). Si bien ISFT¹ no resultó significativamente diferente entre ambos sexos, las hembras mostraron valores ligeramente superiores ($98,0 \pm 13,0$ y $96,1 \pm 9,7$ en hembras y machos, respectivamente). En el caso de los juveniles, se observaron diferencias significativas con respecto a los adultos de ambos sexos en ISFT ($78,4 \pm 9,1$), IRP e IC; para los índices restantes, los resultados fueron menos claros (Fig. 7).

¹ Como se aclaró en la sección Materiales y Métodos, ISFT no fue multiplicado por 100, motivo por el cual no se representa en la Fig. 7 debido a que es necesario considerar una escala diferente.

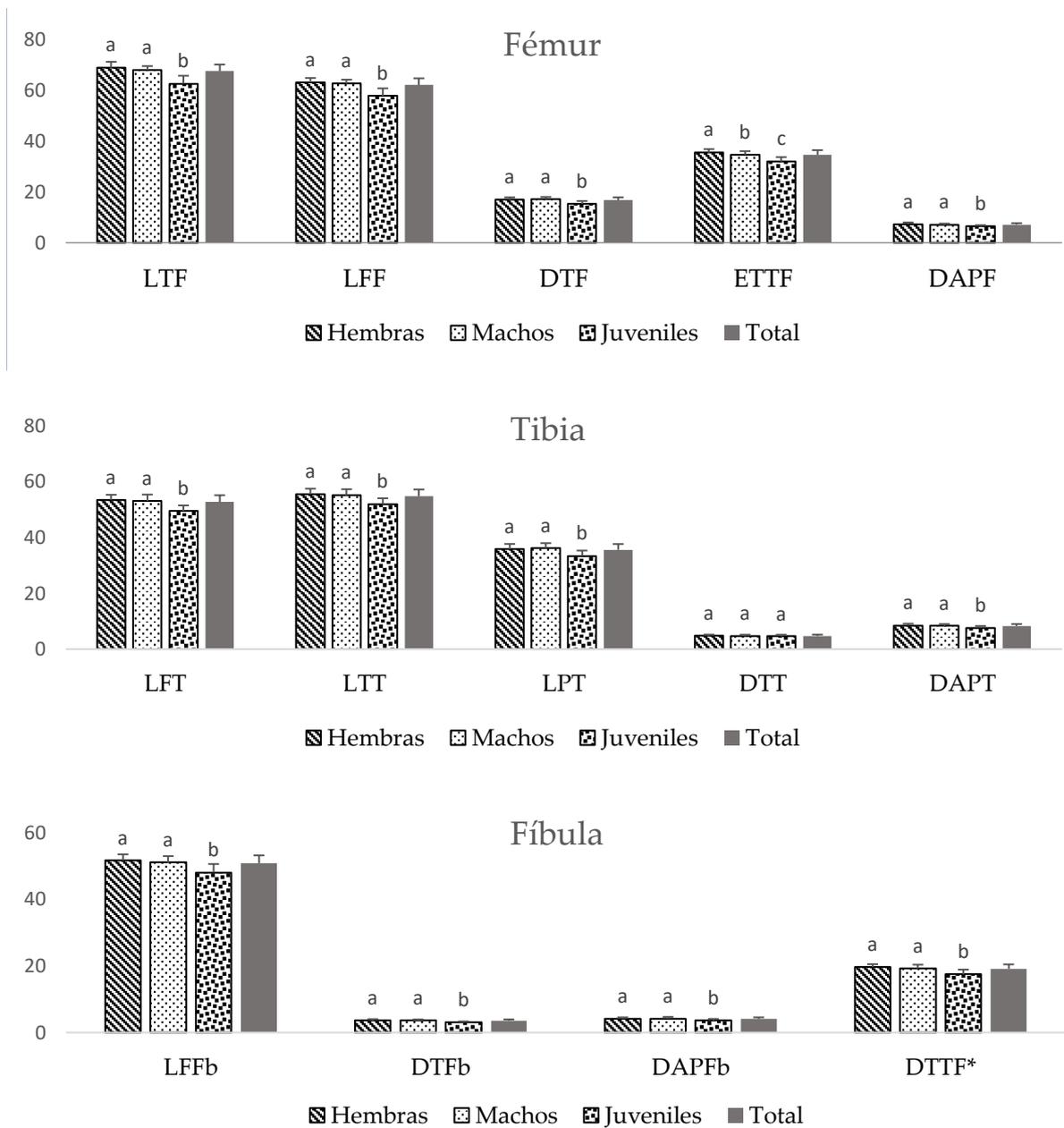


Fig. 6: Promedio (+ desvío estándar; mm) de los parámetros lineales medidos en fémur y tibia-fíbula de *C. villosus* (valores discriminados por grupo y totales). Siglas en el texto. (*): parámetro correspondiente al complejo tibiofibular; se incluye en este gráfico por cuestiones de espacio.

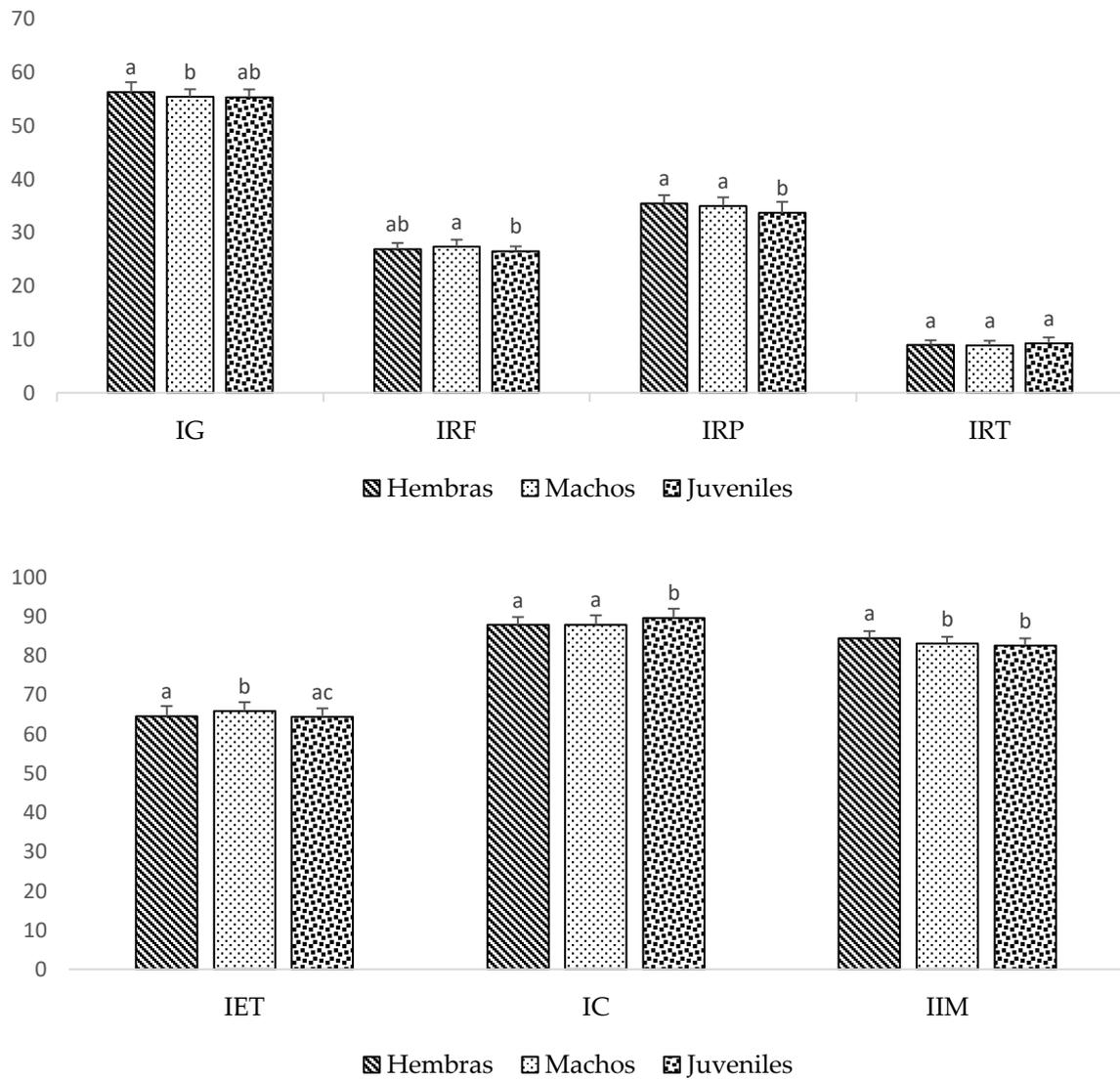


Fig. 7: Valores promedio (+ desvío estándar) de los índices funcionales del miembro posterior de *C. villosus*. Siglas en el texto.

B2) Morfometría geométrica

Se observaron diferencias de forma entre los tres grupos, con distancias de Mahalanobis y de Procrustes significativas ($p \leq 0,004$ y $p \leq 0,05$, respectivamente). En general, para todos los análisis canónicos realizados, se observó una clara segregación de adultos y juveniles a lo largo de CV1, mientras que machos y hembras tendieron a separarse según CV2 (Figs. 8 a 11). Se detallan a continuación las tendencias observadas en cada caso.

FÉMUR.

- *Vista anterior* (Fig. 8). Los adultos se asociaron a los valores positivos del CV1, con una morfología caracterizada por mayor curvatura del hueso hacia medial y mayor robustez general, especialmente evidente en el grado de desarrollo del tercer trocánter y de la epífisis proximal. En los juveniles se observó mayor prominencia de las estructuras de la epífisis distal en el plano transversal (L5 a L9).

A lo largo de CV2, los juveniles se asociaron con los valores intermedios. Las hembras, en cambio, se ubicaron hacia los valores positivos, caracterizándose por una cabeza femoral más redondeada, y mayor desarrollo de los trocánteres mayor (L15 y L16) y menor (L1) que en los machos.

- *Vista posterior* (Fig. 9). Sobre el primer eje se observó la misma tendencia que en la vista anterior, y las características que permitieron la separación de los grupos fueron similares: mayor robustez del tercer trocánter y de las estructuras proximales en los adultos que en los juveniles, y mayor desarrollo de epífisis distal en estos últimos.

Sobre el segundo eje, en cambio, si bien la ubicación de los adultos en el plano fue opuesta (hembras asociadas a valores negativos y machos a los positivos), las características morfológicas que permitieron la segregación fueron similares a las de la vista anterior, aunque mucho más evidentes.

COMPLEJO TIBIA-FÍBULA.

- *Vista anterior* (Fig. 10). Los adultos se asociaron a los valores negativos del CV1, correspondiendo a una morfología más robusta del complejo, especialmente a nivel de la diáfisis fibular y de la sutura tibiofibular distal, como quedó indicado por el corrimiento de L9 y L14, respectivamente.

Según CV2, las hembras se caracterizaron por una mayor robustez que los machos, siendo este fenómeno marcadamente evidente en la tibia. Otras regiones de diferenciación morfológica fueron el espacio interóseo (más corto y ancho en hembras) y el perfil de la epífisis distal (más convexo en estas últimas).

- **Vista posterior** (Fig. 11). Las mayores diferencias entre adultos y juveniles a lo largo de CV1 se concentraron en la epífisis proximal y en el espacio interóseo (más elongado y angosto en juveniles).

En CV2, se corroboraron las diferencias detectadas en vista anterior para la robustez del complejo tibiofibular y para la morfología del espacio interóseo, y se observó además una notoria diferencia en la base del maléolo fibular (L5).

Con respecto al ACP realizado para ambas vistas de fémur y tibia-fíbula, en ningún caso se observó una separación clara de los distintos grupos (hembras, machos, juveniles) en el plano de las dos primeras componentes, y los porcentajes de varianza acumulados por las mismas fue bajo (28 a 46%). Sin embargo, las tendencias observadas fueron similares a las del análisis canónico.

En los análisis discriminantes, los juveniles clasificaron correctamente en todos los casos. Para los adultos, en cambio, los porcentajes de clasificación correcta fueron en general un poco menores, aunque siempre superaron el 80% (Tablas 2 y 3).

Tabla 2: Porcentajes de clasificación correcta de los diferentes grupos, para ambas vistas (VA: anterior, 20 landmarks; VP: posterior, 21 landmarks) del fémur.

Discriminante		Clasificación correcta (%)		
		Hembras	Machos	Juveniles
Hembras-Machos	VA	93	100	
	VP	96	100	
Hembras-Juveniles	VA	100		100
	VP	100		100
Machos-Juveniles	VA		100	100
	VP		100	100

Tabla 3: Porcentajes de clasificación correcta de los diferentes grupos, para ambas vistas (VA: anterior, 16 landmarks; VP: posterior, 20 landmarks) de tibia-fíbula.

Discriminante		Clasificación correcta (%)		
		Hembras	Machos	Juveniles
Hembras-Machos	VA	85	81	
	VP	96	96	
Hembras-Juveniles	VA	100		100
	VP	100		100
Machos-Juveniles	VA		100	100
	VP		100	100

El análisis de *relative warps* no evidenció una segregación clara de los grupos, observándose una superposición de individuos en el plano de las dos primeras RW (Figs. 12 a 15). Las grillas de deformación, por otra parte, tampoco reflejaron una tendencia clara, siendo las deformaciones de tibia-fíbula más notorias que las del fémur, para ambas vistas de cada hueso. Las mayores deformaciones se detectaron en todos los casos a lo largo de RW1; para el fémur, las mismas afectaron al plano sagital del hueso (Figs. 12 y 13), mientras que para tibia-fíbula, las deformaciones afectaron a ambos planos (sagital y transversal), pero con la mayor variación concentrada en la epífisis distal (Figs. 14 y 15).

A nivel de la contribución de cada landmark a la variabilidad morfológica total, las mayores variaciones en el fémur correspondieron a L7 y L14 (21% y 12%, respectivamente) para la vista anterior, y L11 (21%) y L12 (16%) para la vista posterior (Fig. 16A y B). En el complejo tibia-fíbula, las mayores variaciones se localizaron en L7 (19%) y L5 (16%) para la vista anterior, y L11 (31%) y L10 (22%) para la vista posterior (Fig. 16C y D).

Los resultados de los análisis de regresión de la forma *vs* tamaño arrojaron resultados poco claros. Si bien en todos los casos, el porcentaje de la variabilidad total explicado por alometría fue bajo (inferior al 6%), los análisis resultaron significativos para las vistas posteriores de fémur y tibia-fíbula.

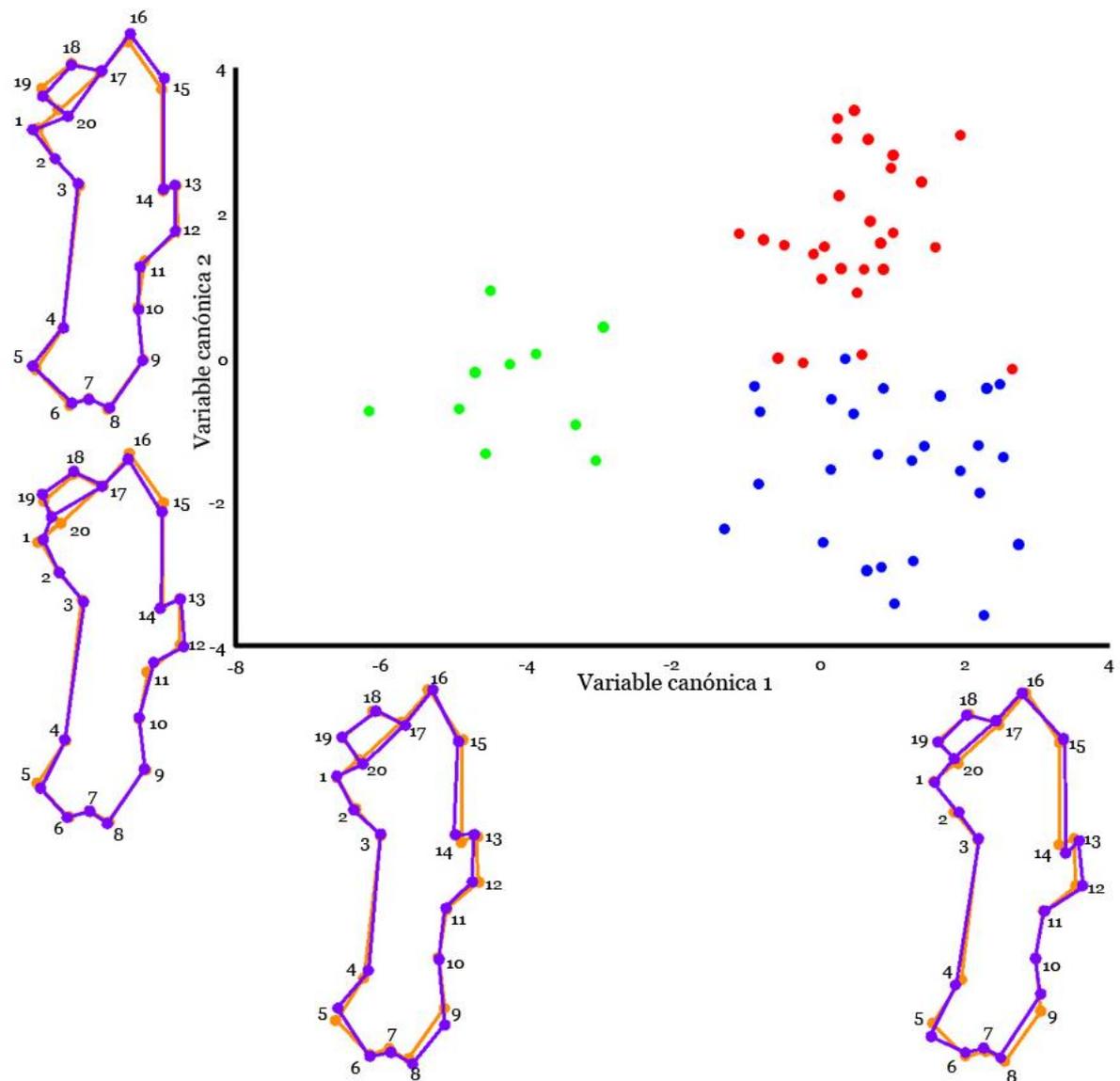


Fig. 8: Resultado del análisis canónico para el fémur en vista anterior. Rojo: hembras; azul: machos; verde: juveniles. En cada eje, se presentan las tendencias a las deformaciones en violeta, respecto del consenso generalizado en naranja.

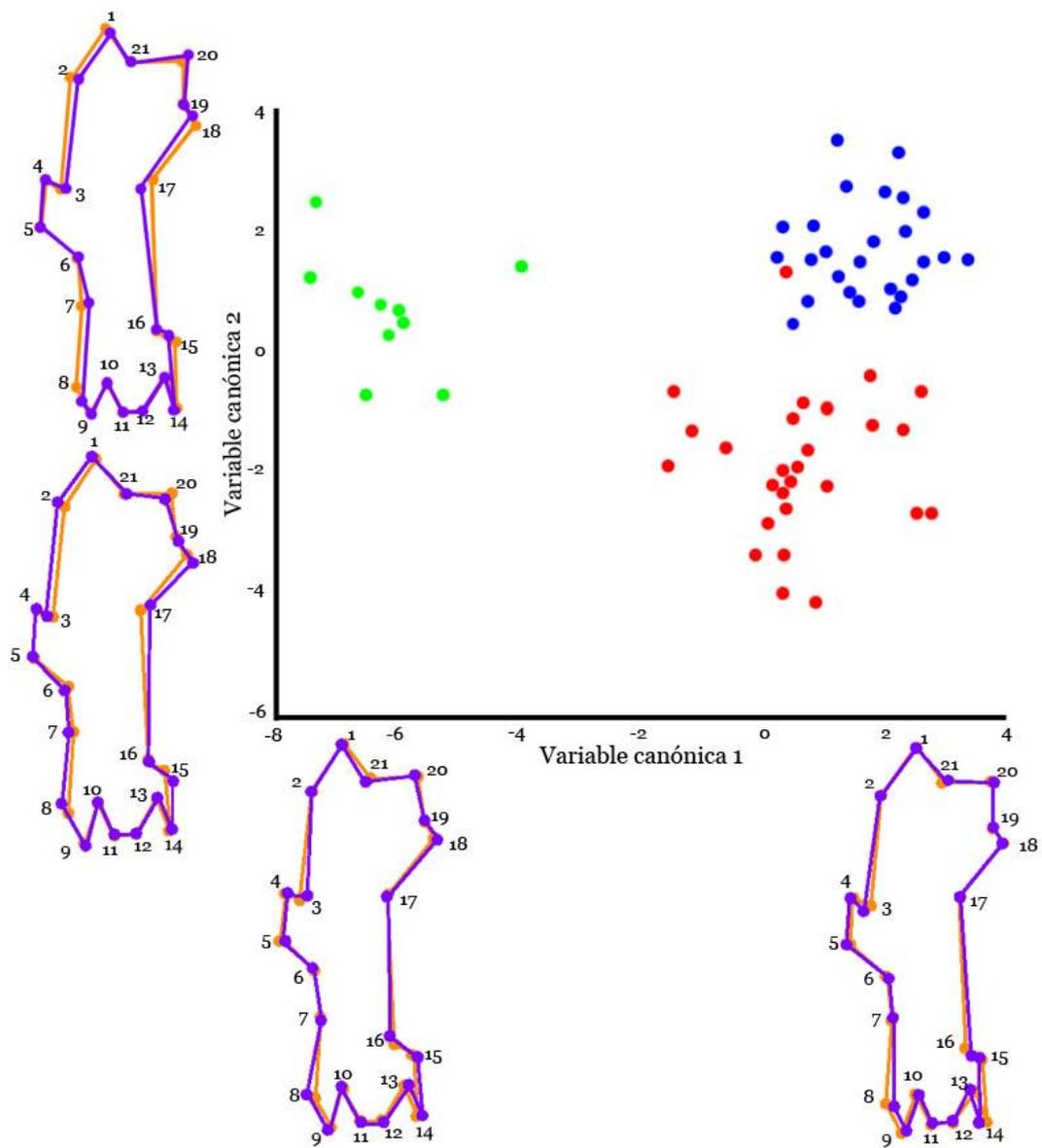


Fig. 9: Resultado del análisis canónico para el fémur en vista posterior. Código de colores como en la Fig. 8.

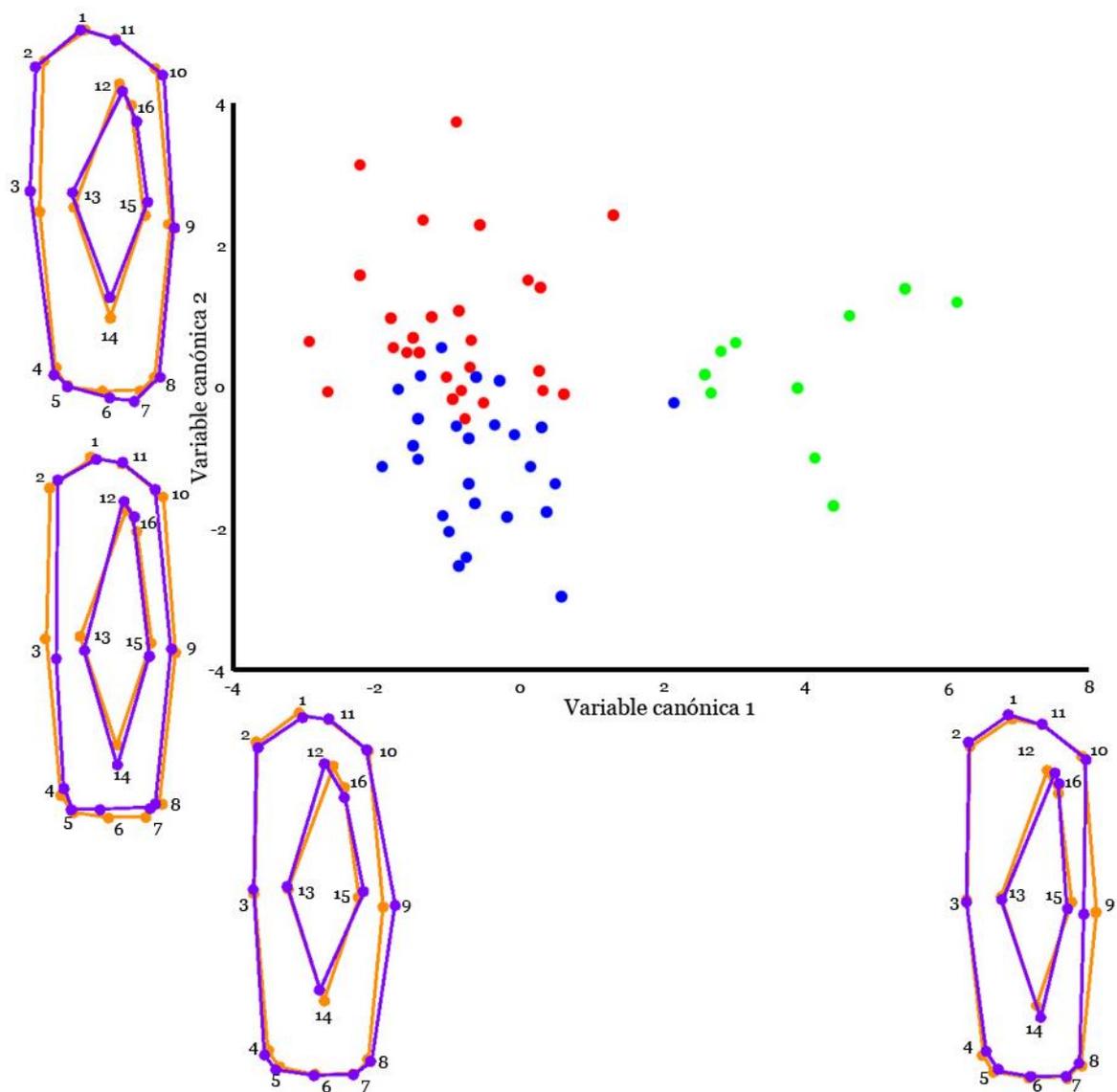


Fig. 10: Resultado del análisis canónico para para el complejo tibiofibular en vista anterior. Código de colores como en la Fig. 8.

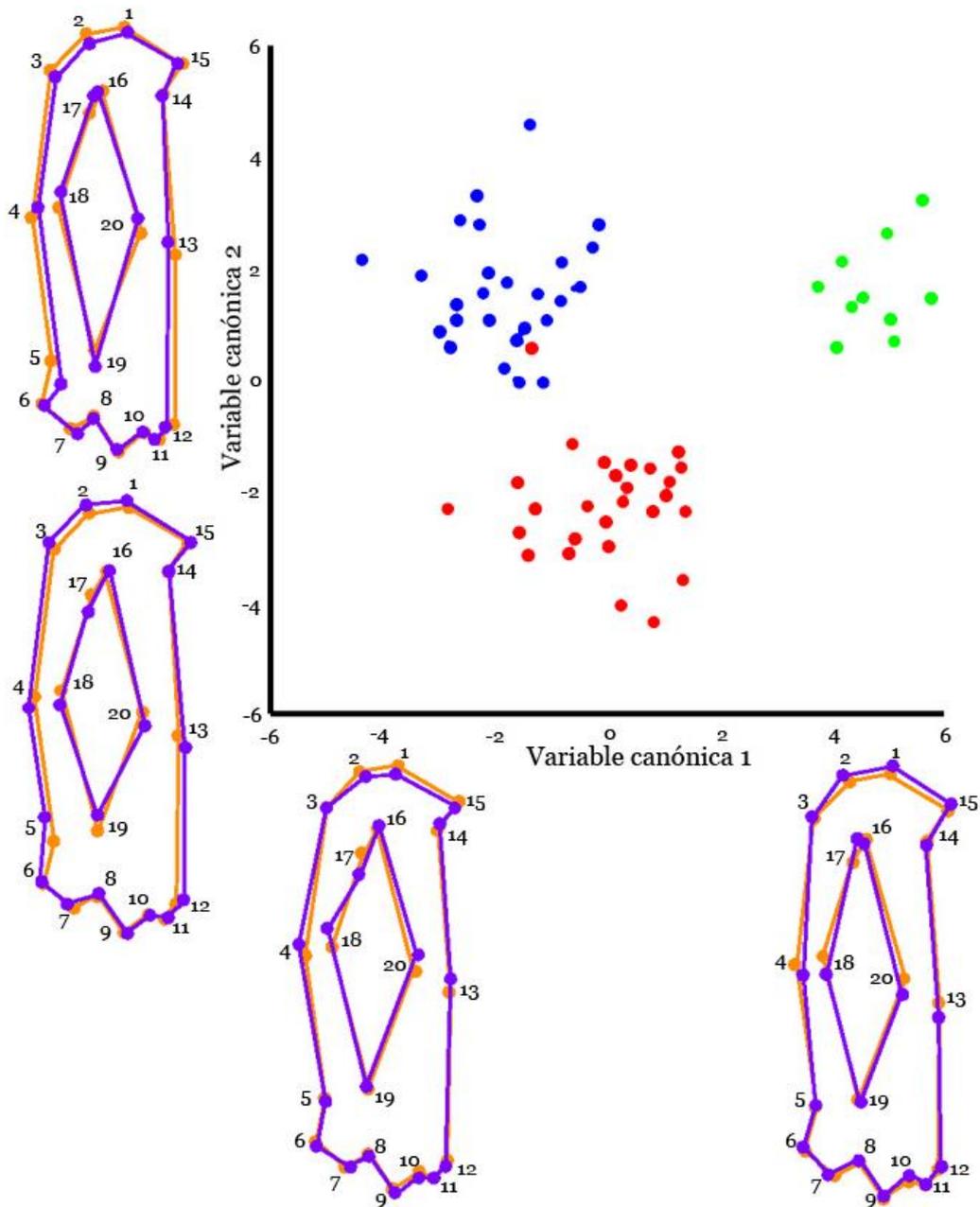


Fig. 11: Resultado del análisis canónico para el complejo tibiofibular en vista posterior. Código de colores como en la Fig. 8.

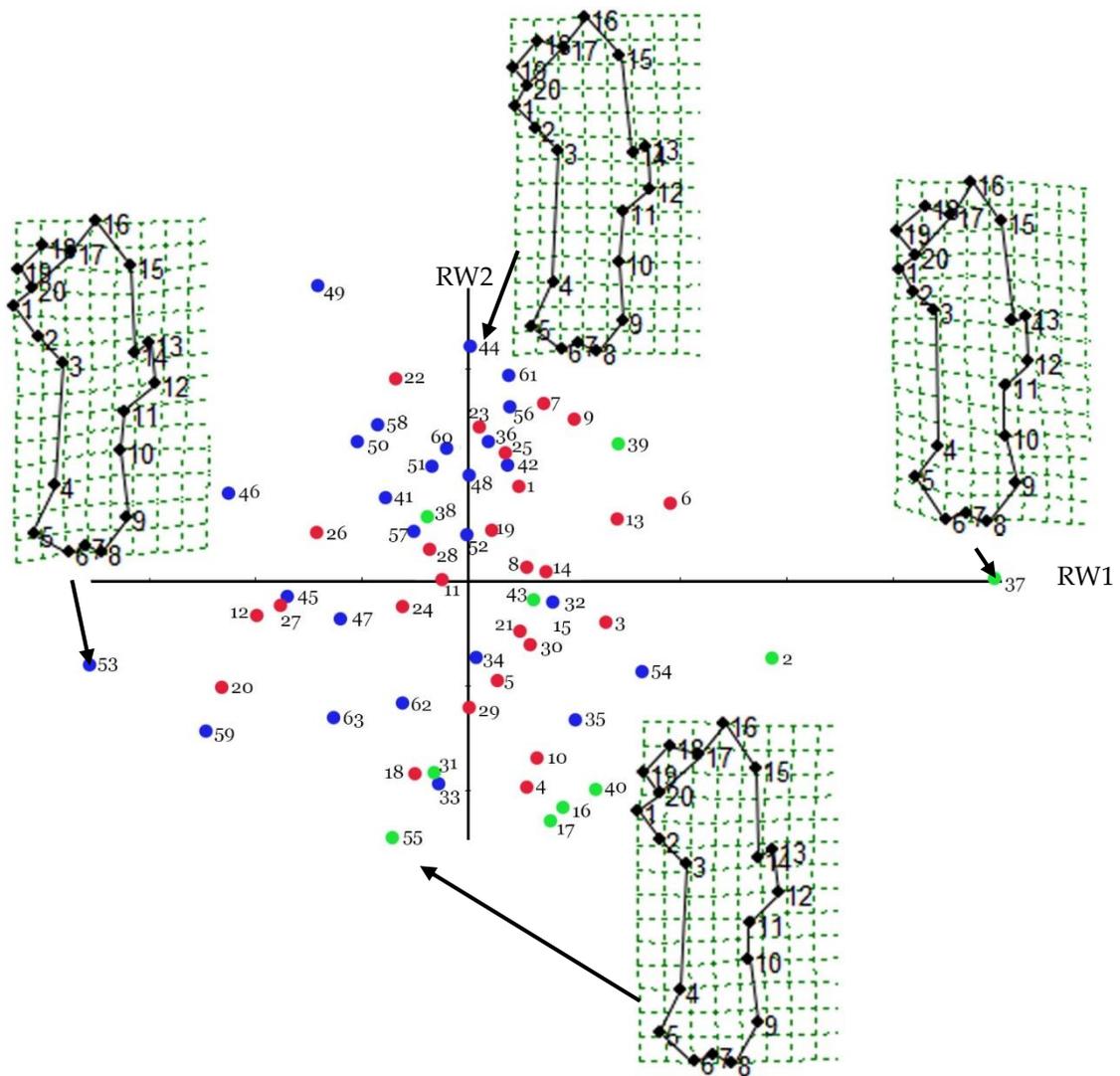


Fig. 12: Distribución de los individuos de *C. villosus* en el plano determinado por los dos primeros *relative warps* (RW), para fémur en vista anterior. Se incluyen las grillas de deformación de algunos individuos extremos. Rojo: hembras; azul: machos; verde: juveniles.

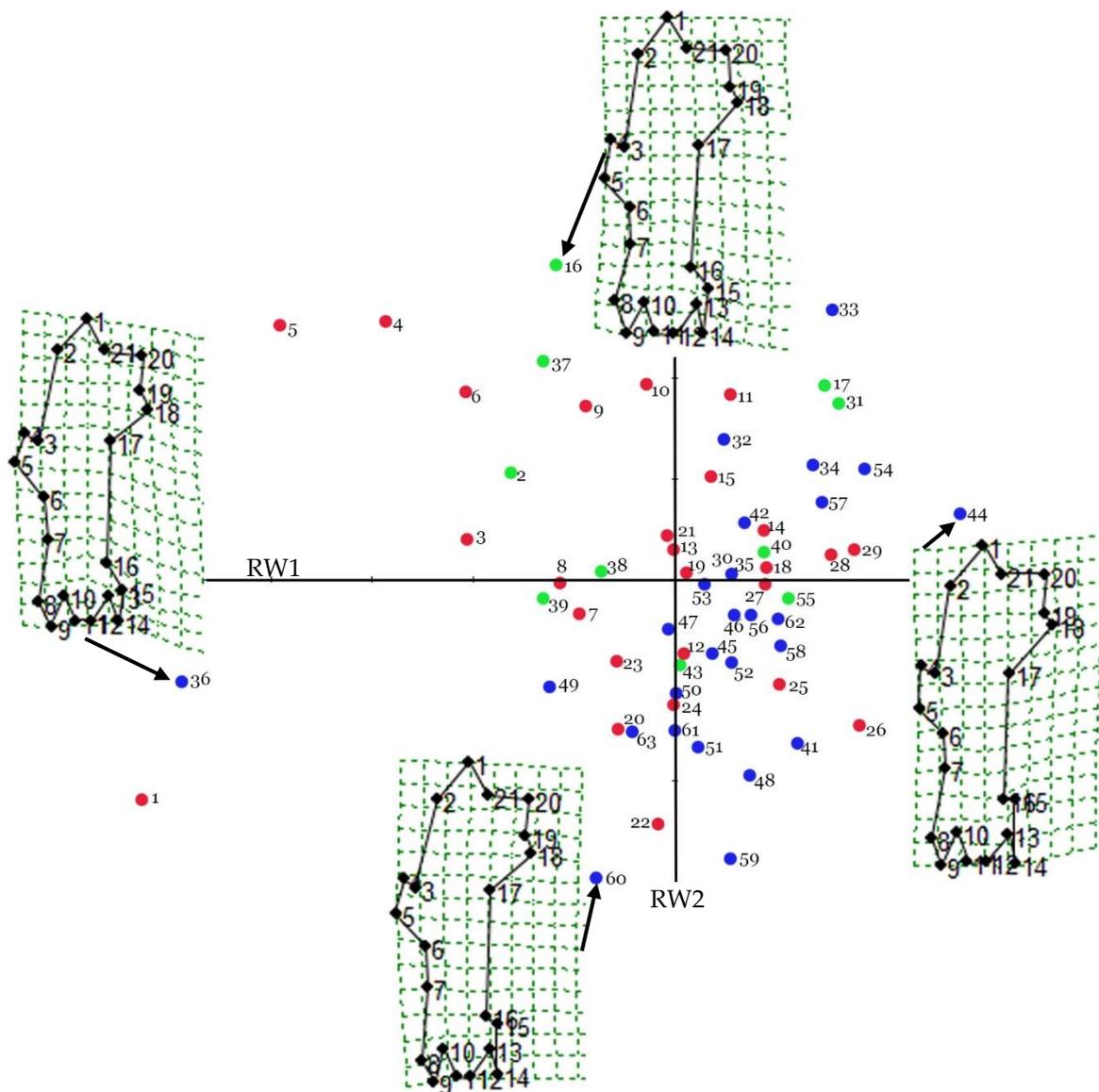


Fig. 13: Distribución de los individuos de *C. villosus* en el plano determinado por los dos primeros *relative warps* (RW), para fémur en vista posterior. Grillas de deformación y código de colores como en la Fig. 12.

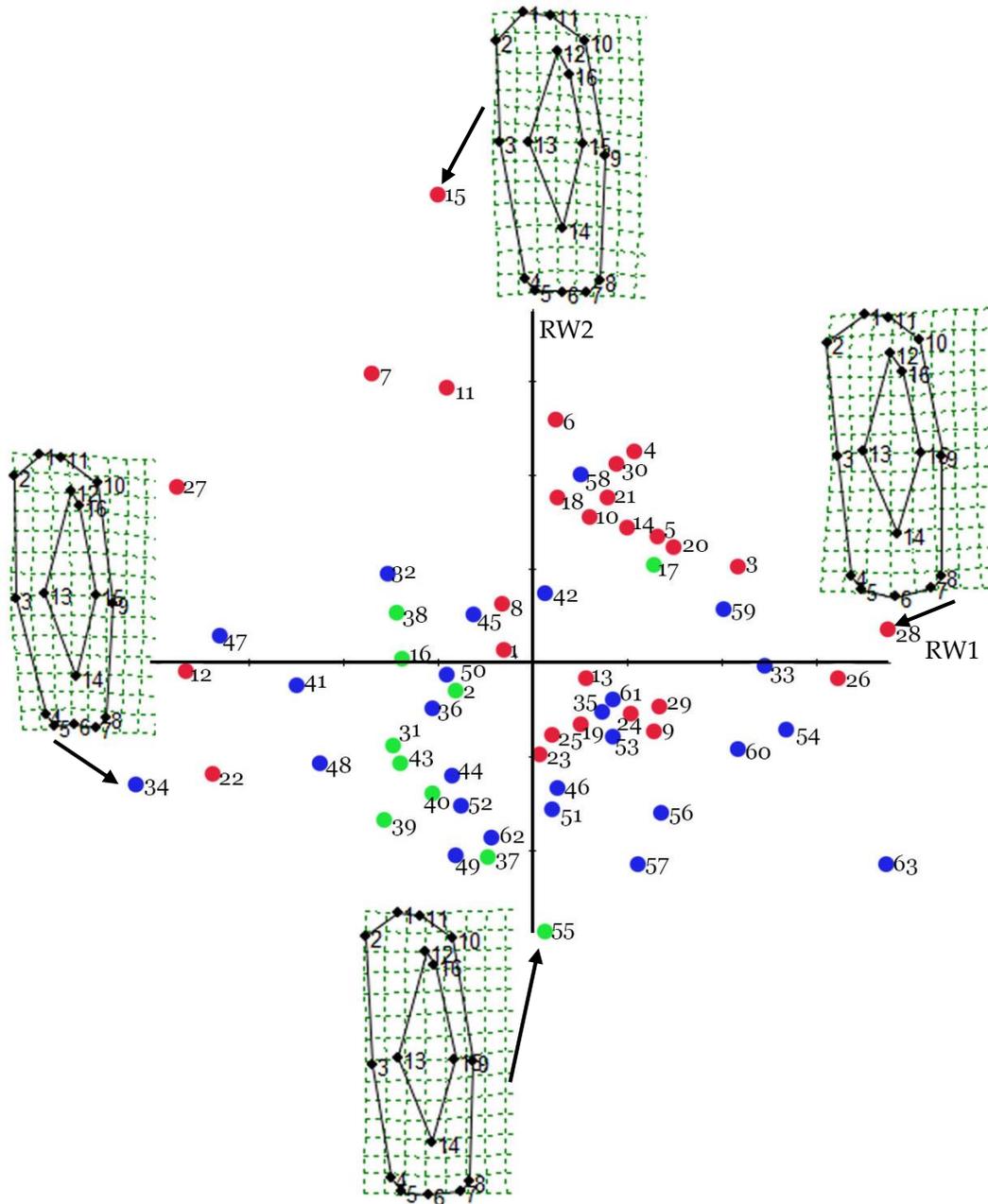


Fig. 14: Distribución de los individuos de *C. villosus* en el plano determinado por los dos primeros *relative warps* (RW), para complejo tibia-fíbula en vista anterior. Grillas de deformación y código de colores como en la Fig. 12.

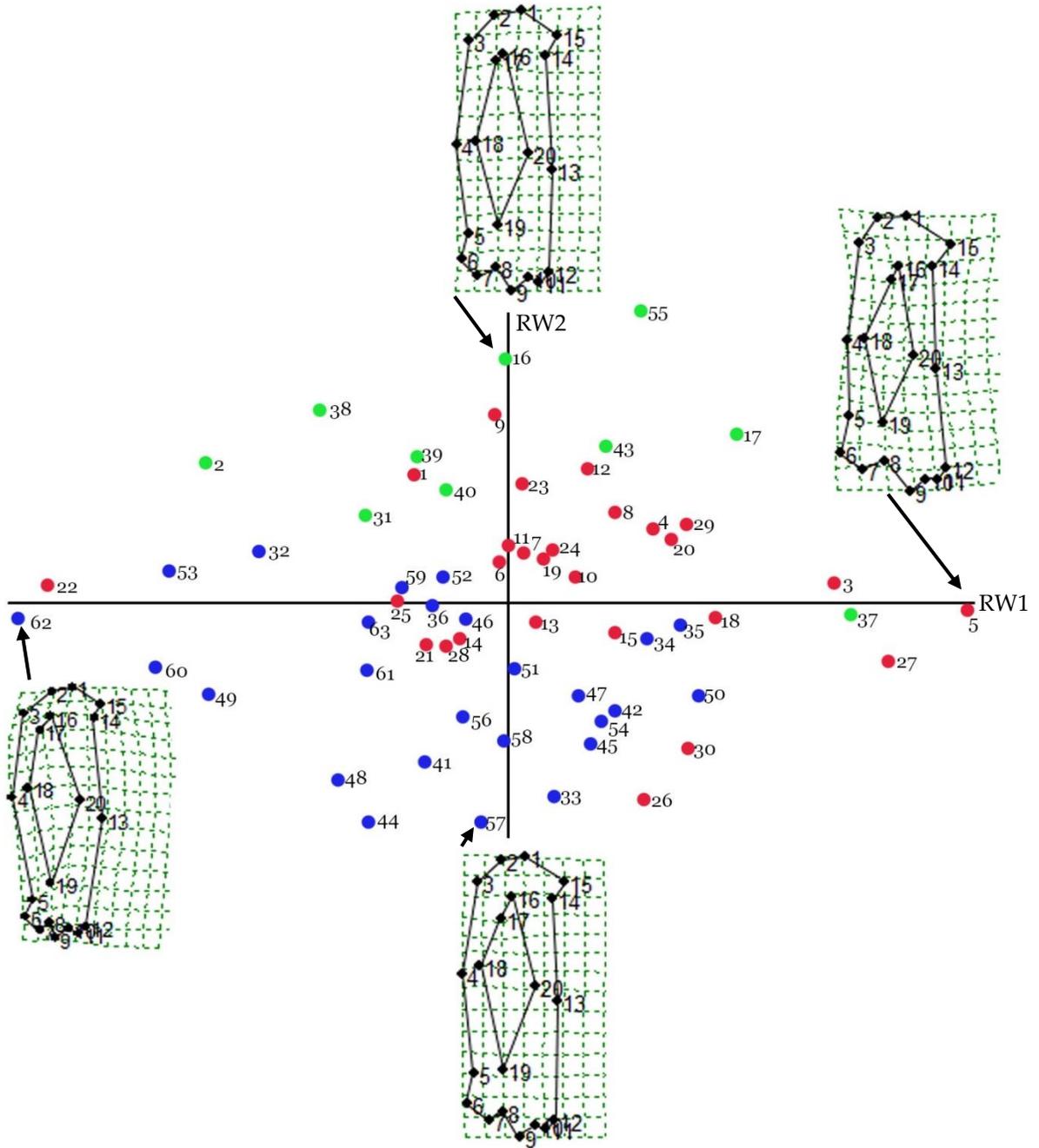


Fig. 15: Distribución de los individuos de *C. villosus* en el plano determinado por los dos primeros *relative warps* (RW), para complejo tibia-fíbula en vista posterior. Grillas de deformación y código de colores como en la Fig. 12.

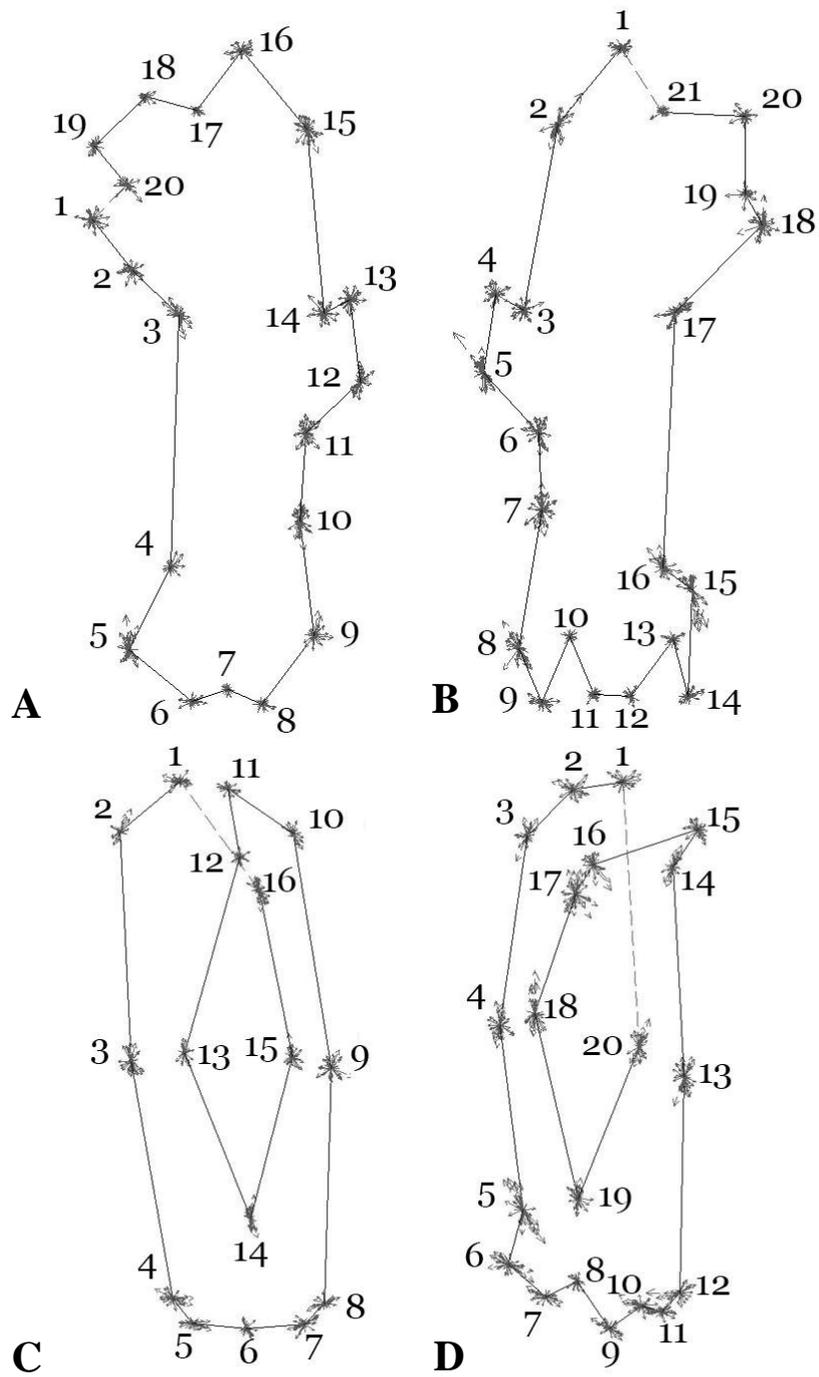


Fig. 16: Dispersión de los landmarks correspondientes al fémur en vista anterior (A) y posterior (B) y al complejo tibia-fíbula en vista anterior (C) y posterior (D).

DISCUSION

Durante el cavado, la región lumbar y los miembros posteriores deben resistir la totalidad del peso corporal y las tensiones generadas por los miembros anteriores (Hildebrand, 1988; Fariña & Vizcaíno, 1997; Vizcaíno & Milne, 2002; Moore *et al.*, 2013; Ercoli, 2015). Es por ello que los miembros posteriores presentan en los animales fosoriales elementos robustos, un zeugopodio proporcionalmente corto, y una configuración de la cadera, rodilla y tobillo que facilita la transmisión segura del peso corporal, lo que se logra mediante contactos articulares amplios y gran desarrollo de los ligamentos asociados y de sus áreas de inserción (Ercoli, 2015).

En el caso de *Chaetophractus villosus*, además de la posesión de huesos cortos y robustos en el estilopodio y zeugopodio posteriores, las características observadas en el presente estudio concuerdan con las descritas para otros mamíferos con buena adaptación a hábitos fosoriales, dentro de un amplio rango de órdenes (Shimer, 1903; Hildebrand, 1985; Koneval, 2003). Como características generales y a nivel de especie, destacan la presencia de una cabeza femoral desarrollada que indica no solo mayor seguridad en los movimientos, sino también la existencia de restricciones articulares en la cadera relacionadas con la resistencia al estrés que deben ejercer los miembros posteriores durante el cavado (Holmes, 1980; Hildebrand, 1988; Biewener, 1989; Ercoli, 2015). A nivel de la diáfisis femoral, la solidez observada puede favorecer la transferencia del peso en dirección posterior (Ercoli, 2015), y el gran desarrollo trocánterico asegura superficies ampliadas para la inserción de los principales músculos que favorecen el establecimiento de palancas durante el movimiento. La anquilosis lograda por fusión tibiofibular, característica de mamíferos cuya extremidad es capaz de generar fuerzas poderosas (Elissamburu, 2004), permite la estabilización del movimiento en flexión y extensión, al tiempo que restringe la rotación en la articulación del tobillo (Shimer, 1903; Hildebrand, 1985; Salton & Sargis, 2009). La presencia de crestas y hendiduras en la articulación para el astrágalo es un carácter propio de las formas que limitan el movimiento de los miembros a un plano antero-posterior para evitar dislocaciones o reducir el esfuerzo locomotor a un solo plano de movimiento (Hildebrand, 1985; Elissamburu, 2004).

Un aspecto importante a tener en cuenta en animales que usan la modalidad de cavado por rascado, tales como la especie bajo estudio, es el soporte de las cargas durante la fase inicial del mismo (“fase bípeda”); en dicha etapa, los miembros anteriores deben ser liberados de su

función de soporte para posibilitar la remoción del sustrato y, por ende, el peso recae en su totalidad sobre los miembros posteriores (Costa & Buchmann, 2007; Copploe *et al.*, 2015). En este sentido, el buen desarrollo de ambos cóndilos femorales y la expansión epicondilar son características que parecen ser únicas de los xenartros (Milne *et al.*, 2012), y permitirían repartir la carga que recae sobre la rodilla (Milne & O'Higgins, 2012). La tuberosidad tibial de base amplia, además, también se relaciona con posturas donde la rodilla se encuentra especializada en resistir el peso corporal (Ercoli, 2015).

Los principales movimientos del miembro posterior parecen depender en parte de dos grupos musculares cuyo origen se encuentra en la cadera: el m. *gluteus medius* y el complejo isquiopúbico (mm. *biceps femoris*, *semitendinosus*, *semimembranosus* y *gracilis*). Mientras que el primero de ellos está adaptado para el movimiento rápido, el complejo isquiopúbico, por el contrario, permite movimientos poderosos pero lentos, ayudando a producir una fuerte retracción del miembro posterior y también una flexión a nivel de la rodilla (Koneval, 2003). La gran diferencia observada en el desarrollo relativo de los sitios de inserción de dichos grupos musculares (cara posterolateral del trocánter mayor para el m. *gluteus medius*; espina tibial para el complejo isquiopúbico) podría indicar la prevalencia de movimientos lentos en la especie, principalmente al inicio de la fase cinética, cuando la resistencia que se debe superar es grande (Elftman, 1929; Koneval, 2003; Elissamburu, 2004). Hacia el final del movimiento, en cambio, podría predominar la acción del m. *gluteus medius* que, como ha sido demostrado para otras especies de mamíferos, provee mayor velocidad (Smith & Savage, 1956).

Con respecto a la variación intraespecífica de estilopodio y zeugopodio, a pesar del escaso incremento de tamaño observado desde el estadio juvenil al adulto, dichos incrementos resultaron significativos en todos los casos excepto para el diámetro transversal de la tibia (DTT), lo que podría deberse a una variabilidad inherente del parámetro o al bajo número de ejemplares juveniles utilizados. Machos y hembras, por otra parte, se caracterizaron por dimensiones similares excepto en la longitud proximal del fémur (ETTF), relacionada con la posición del tercer trocánter respecto de la cabeza femoral. El mayor valor de este parámetro en las hembras indica una inserción relativamente más alejada de los mm. *gluteus maximus* y *tensor fasciae latae*, y por ende mayor longitud de las fibras musculares, sugiriendo mayor velocidad de contracción. Dado que ambos grupos musculares participan sinérgicamente en la abducción del muslo con respecto a la cadera (Koneval, 2003), las hembras podrían tener

una ventaja mecánica sobre los machos priorizando la velocidad sobre la fuerza en dicho movimiento, lo que les permitiría llevar a cabo una remoción más rápida del sustrato acumulado.

Los juveniles se diferenciaron claramente de los adultos de ambos sexos en tres de los ocho índices morfofuncionales considerados. Los menores valores de ISFT (Índice de Sección Femoral Transversa) resultaron indicativos no solo del menor desarrollo del tercer trocánter, sino también de una menor resistencia del hueso a las fuerzas de cavado (Hopkins & Davis, 2009). El valor más bajo de IRP (Índice de Robustez de la Pierna), por otra parte, reveló un menor desarrollo del zeugopodio según el plano mediolateral del miembro. Dicho fenómeno indica una menor curvatura del complejo tibiofibular y, por ende, menor resistencia a las fuerzas laterales, como ha sido sugerido por Koneval (2003) para especies de armadillos caracterizados por menor grado de fosorialidad. Ambos índices, por lo tanto, sugieren una menor actividad de cavado en los juveniles que en los adultos. Los resultados obtenidos en IC (Índice Crural) reforzarían esta hipótesis, dado que valores elevados de este parámetro se asocian a hábitos prevalentemente cursoriales en mamíferos (Coombs, 1983; Koneval, 2003). Para los índices restantes, los resultados no revelaron una tendencia clara, por lo que no se descarta la existencia de efectos de alometría, que serán expuestos más adelante.

Con respecto a los adultos, las hembras se caracterizaron por valores más elevados de IG (Índice Gluteal) e IIM (Índice Intermembral) que los machos. En el primer caso, los resultados reflejaron lo observado en cuanto a las medidas lineales (ETTF mayor en hembras). Vizcaíno & Milne (2002) y Elissamburu & Vizcaíno (2004) demostraron que IG aumenta desde formas cursoriales a cavadoras, y ello estaría relacionado con un aumento en la ventaja mecánica del m. *gluteus maximus*, que se traduce en una mayor velocidad de extensión del fémur. Con respecto al IIM, valores superiores indicarían mayor desarrollo de los miembros anteriores respecto de los posteriores, lo que se relaciona con mayor adaptación a las costumbres cavícolas en animales que cavan por rascado (Vizcaíno & Milne, 2002). Ambos parámetros, por lo tanto, sugieren una mayor adaptación fosorial en las hembras, lo que sería reafirmado también por la tendencia a mayores valores de ISFT. En los machos, por otra parte, valores más elevados de IET (Índice de la Espina Tibial) se relacionan con mayor longitud relativa de la espina tibial y/o menor longitud total del complejo tibiofibular. Dado que la espina tibial, como ya fuera mencionado, presta inserción a músculos importantes en los movimientos

lentos y poderosos durante el inicio de la fase cinética, esto sugiere en los machos la prevalencia de la fuerza sobre la velocidad. De este modo, se reforzaría también la noción de ejecución de movimientos más rápidos en las hembras, conducentes a una remoción más veloz del sustrato acumulado.

Los análisis de morfometría geométrica no arrojaron resultados claros en cuanto a la existencia de efectos alométricos, y ello podría deberse al escaso número de juveniles en la muestra y a la imposibilidad de definir en ellos el sexo. Sin embargo, se evidenció la existencia inequívoca de características asociadas a un mayor grado de fosorialidad en los adultos que en los juveniles. Si bien la relativamente baja contribución de cada landmark a la variabilidad total ($\leq 31\%$) no permitió identificar puntos concretos de variación, y ello se reflejó en la ausencia de una separación clara dentro de los análisis de *relative warps*, la neta diferenciación entre juveniles y adultos de ambos sexos quedó corroborada por los porcentajes de clasificación correcta obtenidos en los análisis discriminantes. Los adultos se destacaron por un fémur más robusto, con curvatura más pronunciada hacia medial, y mayor grado de desarrollo del tercer trocánter y de la epífisis proximal. En el complejo tibia-fíbula, también se observaron en ellos huesos más robustos; la característica más evidente fue el mayor ancho transversal del complejo (especialmente por diferencias en el grado de desarrollo fibular), lo que sugiere una mayor resistencia a fuerzas laterales.

Con respecto a la diferenciación morfológica de los adultos, las hembras se caracterizaron por una mayor robustez generalizada del fémur y del complejo tibia-fíbula, reforzando así los resultados obtenidos mediante los análisis morfométricos tradicionales. A nivel del estilopodio, las características puntuales más sobresalientes fueron una cabeza femoral más redondeada y mayor desarrollo de los tres trocánteres, característica evidente especialmente en la vista posterior; y en el zeugopodio, mayor desarrollo de la tibia y un espacio interóseo más corto y ancho.

Los estudios que analizan las adaptaciones a la fosorialidad en los armadillos, recurren a estudiar el tema a nivel específico (por ejemplo Vizcaíno & Milne, 2002; Koneval, 2003; Costa & Buchmann, 2007; Milne *et al.*, 2012), y suelen dejar de lado las diferencias etarias y sexuales. Los análisis morfométricos, tanto tradicionales como geométricos, realizados como parte de esta Tesis sugieren en general una mayor adaptación a hábitos fosoriales en las hembras que en los machos, y lo mismo ocurre para los adultos (en su conjunto) con respecto a los juveniles.

Sin embargo, es necesario tener en cuenta algunas consideraciones. Los parámetros lineales obtenidos solo pueden considerarse como medidas orientativas, puesto que no se tuvieron en cuenta variables referenciales de tamaño corporal absoluto (tales como masa corporal o longitud total), por falta de datos. El uso de índices biomecánicos soluciona en parte dicha dificultad ya que, por tratarse de variables en su mayoría independientes de las variaciones en la masa corporal, son de mayor confiabilidad (Vizcaíno *et al.*, 1999; Vizcaíno & Milne, 2002). En este sentido, el uso de técnicas de morfometría geométrica parece ser más útil para poner de manifiesto la variabilidad morfológica pura, al eliminar la variable tamaño. Por otra parte, al depender de la reconstrucción de un contorno basado en la digitalización de varios landmarks, pueden arrojar resultados más confiables que las técnicas tradicionales, basadas únicamente en la medición de distancias lineales entre dos puntos (Acuña, 2015).

Los xenartros son homeotermos imperfectos, por lo tanto, su temperatura corporal cambia dentro de ciertos límites con la del medio ambiente (McNab, 1980, 1985; Boily, 2002). En el caso de los armadillos, la construcción de estructuras domésticas subterráneas podría ser una consecuencia de su capacidad limitada para la termorregulación (MacNab, 1980, 1985). A este respecto, las cuevas que fabrican las distintas especies pueden ser usadas como refugio frente a predadores, como un lugar seguro para la reproducción o como protección frente a condiciones climáticas severas (Arteaga & Venticinque, 2008). Según relevamientos de Poljak *et al.* (2007) en Tierra del Fuego, *C. villosus* se caracteriza por la construcción de más de un tipo de cueva en el área que habita: las de uso transitorio en situaciones de peligro o búsqueda de alimento (cuevas “cortas” o simples), y las madrigueras de uso semipermanente (cuevas “largas” o complejas). Similares resultados fueron obtenidos para la especie en cercanías de La Plata (Abba *et al.*, 2005). McDonough *et al.* (2000), en un estudio realizado en Estados Unidos con *Dasyopus novemcinctus*, también observaron variaciones en las dimensiones de las cuevas, y postularon que dicho fenómeno podría reflejar posibles diferencias etarias, con los juveniles construyendo cuevas más pequeñas debido a su menor tamaño corporal, o bien ocupando madrigueras cavadas por adultos. Aun así, estas observaciones pertenecen al plano especulativo, dado que poco se conoce sobre las estrategias y el comportamiento respecto de su construcción (Poljak *et al.*, 2007). Los resultados obtenidos en la presente Tesis para los miembros posteriores concuerdan con los reportados previamente para miembros anteriores (Acuña, 2015; Acuña *et al.*, 2017), sugiriendo ambos una mayor aptitud fosorial en las hembras de *C. villosus*. Dicho de otro modo, las hembras podrían ejercer fuerzas más elevadas con los

miembros anteriores al momento de cavar, y mayor velocidad en los miembros posteriores durante la fase de remoción del sustrato acumulado. Ante estos resultados, se abre el interrogante acerca de la posibilidad de existencia de una actividad diferencial en el cavado de túneles por parte de las distintas fracciones poblacionales (juveniles y adultos de ambos sexos), donde las hembras pudieran ser las responsables de la construcción de cuevas más profundas, para cría. Esta hipótesis plantea la necesidad de complementar los estudios realizados con la consideración de mayor cantidad de juveniles y con observaciones de comportamiento a campo, como así también diferenciar el sexo dentro de los juveniles, a fin de poder evaluar posibles cambios morfológicos durante la maduración.

CONCLUSIONES

-  Los miembros posteriores de *Chaetophractus villosus* tienen características morfológicas que coinciden con las descriptas para otros animales con buena adaptación a hábitos fosoriales y que facilitan la transmisión segura del peso corporal, lo que se logra mediante contactos articulares amplios y gran desarrollo de áreas de inserción muscular que favorecen el establecimiento de palancas.
-  Las características sobresalientes a nivel de especie son la presencia de una cabeza femoral desarrollada, diáfisis femoral sólida, gran desarrollo trocantérico, cóndilos y epicóndilos femorales de gran desarrollo, zeugopodio proporcionalmente corto y con fusión tibiofibular en ambas epífisis, tuberosidad tibial de base ancha, espina tibial de gran desarrollo y crestas y hendiduras en la articulación astragalar.
-  A pesar del rango de tamaño similar del fémur y complejo tibiofibular en jóvenes y adultos, las dimensiones promedio en estos últimos resultaron significativamente superiores, excepto el diámetro transversal de la tibia (DTT).
-  Las hembras se caracterizaron por valores más elevados de longitud proximal del fémur (ETTF) que los machos, lo que indica una inserción más alejada de músculos que participan en la extensión del muslo. Esto sugiere una mayor velocidad de contracción y por ello una ventaja mecánica sobre los machos durante el cavado, dado que les permitiría realizar una remoción más rápida del sustrato.
-  Los juveniles se diferenciaron claramente de los adultos de ambos sexos en tres de los ocho índices morfofuncionales considerados, que sugieren una menor resistencia a fuerzas de cavado (ISFT: Índice de Sección Femoral Transversal; IRP: Índice de Robustez de la Pierna), y una mayor adaptación a hábitos cursoriales (IC: Índice Crural).
-  Con respecto a los adultos, las hembras se caracterizaron por valores más elevados del Índice Gluteal (IG) e Índice Intermembral (IIM), y los machos por valores más elevados del Índice de la Espina Tibial (IET), reforzando la noción de ejecución de movimientos más rápidos en la hembra, conducentes a una remoción más veloz del sustrato.
-  Los análisis de morfometría geométrica no arrojaron resultados claros en cuanto a la existencia de efectos alométricos, pero evidenciaron la existencia inequívoca de características asociadas a un mayor grado de fosorialidad en los adultos que en los juveniles. Las principales diferencias se concentraron en la robustez generalizada de ambos segmentos apendiculares y en el desarrollo de sitios específicos de inserción muscular.
-  En los adultos, la diferenciación morfológica observada mediante las técnicas geométricas fue similar a la registrada mediante el estudio morfométrico

tradicional, con características que sugieren una mayor adaptación a la fosorialidad en las hembras por mayor robustez generalizada en ambos segmentos estudiados, mayor desarrollo trocánterico y mayor expansión mediolateral del complejo tibiofibular.



La combinación de los resultados obtenidos mediante las técnicas aplicadas revela la existencia de diferencias etarias y sexuales en los elementos apendiculares posteriores de la especie, siendo los juveniles los más cursoriales y las hembras adultas las más adaptadas a los hábitos fosoriales.

BIBLIOGRAFÍA

- ABBA, A.M., 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.
- ACUÑA, F. 2015. Adaptaciones de la cintura escapular y miembro anterior del armadillo *Chaetophractus villosus* (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae) a hábitos fosoriales. Tesis de Grado. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina. 48 pp.
- ACUÑA, F., N.S. SIDORKEWICJ, A.I. POPP & E.B. CASANAVE. 2017. A geometric morphometric study of the sexual dimorphism in the scapula, humerus and ulna of *Chaetophractus villosus* (Xenarthra, Dasypodidae). *Iheringia* 107: 1-12.
<http://www.scielo.br/pdf/isz/v107/1678-4766-isz-107-e2017010.pdf>.
- AMSON, E. & J.A. NYAKATURA. 2017. The postcranial musculoskeletal system of Xenarthrans: Insights from over two centuries of research and future directions. *J. Mammal. Evol.*: 1-26. <https://doi.org/10.1007/s10914-017-9408-7>.
- ARTEAGA, M.C. & E.M. 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.
- ARTEAGA, M.C. & E.M. VENTICINQUE. 2010. Cuevas de armadillos (Cingulata: Dasypodidae) en la Amazonía Central: ¿son útiles para identificar especies? *Edentata* 11: 29-33.
- BIEWENER, A.A. 1989. Scaling body support in mammals: Limb posture and muscle mechanics. *Science* 245: 45-48.
- BOILY, P. 2002. Individual variation in metabolic traits of wild nine-banded armadillos (*Dasypus novemcinctus*), and the aerobic capacity model for the evolution of endothermy. *J. Exp. Biol.* 205: 3207-3214.
- 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.

- COOMBS, M.C. 1983. Large mammalian clawed herbivores: A comparative study. *Trans. Am. Philos. Soc.* 73: 1-96.
- COPPLOE, J.V., R.W. BLOB, J.H.A. PARRISH & M.T. BUTCHER. 2015. In vivo strains in the femur of the Nine-Banded Armadillo (*Dasypus novemcinctus*). *J. Morphol.* 276: 889-899.
- COSTA, F.R. & F.S.C. BUCHMANN. 2007. Importância da robustez do úmero e fémur em tatus (Dasypodidae, Xenarthra, Mammalia) para o desenvolvimento do hábito fossorial. *Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil*:1-2
- DI RIENZO, J.A., F. CASANOVES, M.G. BALZARINI, L. GONZALEZ, M. TABLADA & C.W. ROBLEDO. *InfoStat versión 2018*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>.
- DRYDEN, I.L. & K.V. MARDIA. 1998. *Statistical Shape Analysis*. J. Wiley & Sons, New York. 347 pp.
- ELFTMAN, H.O. 1929. Functional adaptations of the pelvis of marsupials. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 63: 189-232.
- ELISSAMBURU, A. 2004. Análisis morfométrico y morfofuncional del esqueleto apendicular de *Paedotherium* (Mammalia, Notoungulata). *Ameghiniana* 41: 363-380.
- ELISSAMBURU, A. 2007. Estudio biomecánico del aparato locomotor de ungulados nativos sudamericanos (Notoungulata). Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata, Argentina. 413 pp.
- ELISSAMBURU, A. & S.F. VIZCAÍNO. 2004. Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). *J. Zool., Lond.* 262: 145-159.
- ENGELMANN, G.F. 1978. Logic of phylogenetic analysis and the phylogeny of the Xenarthra (Mammalia). Ph.D Dissertation. Columbia University, New York, USA. 329 pp.
- ENGELMANN, G.F. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. In: MONTGOMERY, G.G. (ed.), *The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas*. p. 51-64. Smithsonian Inst. Press, Washington.
- ERCOLI, M.D. 2015. Morfología del aparato músculo-esquelético del postcráneo de los mustélidos (Carnivora, Mammalia) fósiles y vivientes de América Del Sur: implicancias funcionales en un contexto filogenético. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata, Argentina. Tomos I (599 pp.) y II (196 pp.).

- FARIÑA, R.A. & S.F. VIZCAÍNO. 1997. Allometry of the bones of living and extinct armadillos (Xenarthra, Dasypoda). *Z. Säugetierkd.* 62: 65-70.
- FEAGLE, J.G. 2013. *Primate Adaptation and Evolution*. Academic Press, New York. 464 pp.
- FRECHKOP, S. 1949. Explication biologique, fournie par les tatous, d'un des caractères distinctifs des Xénarthres et d'un caractère adaptif analogue chez les pangolins. *Inst. R. Sci. Natl. Belg.* 25: 1-12.
- GALLIARI, F.C. 2014. El tipo scratch-digger en dos armadillos (Dasypodidae, Xenarthra): ontogenia esquelética de las manos y variaciones de dígitos. *Rev. Mus. La Plata, Secc. Zool.* 24: 1-14.
- GALTON, J.C. 1869. XI. The Muscles of the Fore and Hind Limbs in *Dasypus sextinctus*. *Trans. Linn. Soc. Lond.* 26: 523-565.
- GARDNER, A.L. (ED.). 2007. *Mammals of South America*. Vol. 1: *Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats*. Univ. Chicago Press, Chicago, USA. 669 pp.
- GAUDIN, T.J. & D.A. CROFT. 2015. Paleogene Xenarthra and the evolution of South American mammals. *J. Mammal.* 96: 622-634.
- GIBB, G.C., F.L. CONDAMINE, M. KUCH, J. ENK, N. MORAES-BARROS, M. SUPERINA, H.N. POINAR & F. DELSUC. 2016. Shotgun mitogenomics provides a reference phylogenetic framework and timescale for living xenarthrans. *Mol. Biol. Evol.* 33: 621-642.
- HILDEBRAND, M. 1985. Digging of quadrupeds. In: HILDEBRAND, M., D.M. BRAMBLE, K.R. LIEM & D.B. WAKE (eds.), *Functional Vertebrate Morphology*, p. 89-109. Belknap Press, Cambridge.
- HILDEBRAND, M. 1988. *Analysis of vertebrate structure*. J. Wiley & Sons, Nueva York. 660 pp.
- HOLMES, T. 1980. Locomotor adaptations in the limb skeletons of North American mustelids. Master Thesis. Humboldt State University, California. 160 pp.
- HOPKINS, S.S.B. & E.B. DAVIS. 2009. Quantitative morphological proxies for fossoriality in small mammals. *J. Mammal.* 90: 1449-1460.
- IUCN. 2017. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2017-3. <http://www.iucnredlist.org>
Descargado el 16 de marzo de 2018.
- JENKINS, F.A.J. 1970. Anatomy and function of expanded ribs in certain edentates and primates. *J. Mammal.* 51:288-301.

- KLEY, N.J. & M. KEARNEY. 2007. Adaptations for digging and burrowing. *In: HALL, B.K. (ed), Fins into Limbs: Evolution, Development, and Transformation.* p. 284-309. Chicago, Univ. Chicago Press.
- KLINGENBERG, C.P. 2011. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Mol. Ecol.* 11: 353-357.
- KONEVAL, T.Q. 2003. Comparative hindlimb anatomy and fossoriality of three armadillos: *Dasypus novemcinctus*, *Tolypeutes matacus*, and *Chaetophractus vellerosus* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata, Dasypodidae). Tesis Doctoral. Universidad de Massachusetts, USA. 595 pp.
- MACNAB, B.K. 1980. Energetics and the limits to a temperate distribution in armadillos. *J. Mammal.* 61: 606-627.
- MACNAB, B.K. 1985. Energetics, population biology, and distribution of xenarthrans, living and extinct. *In: MONTGOMERY, G.G. (ed.), The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas,* p. 219-232. Smithsonian Inst. Press, Washington.
- MCDONOUGH, C.M. & W.J. LOUGHRY. 2008. Behavioral ecology of armadillos. *In: VIZCAÍNO, S.F. & W.J. LOUGHRY (eds.), The Biology of the Xenarthra,* p. 281-293. Univ. Press Florida, 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.
- MILNE, N. & P. O'HIGGINS. 2012. Scaling of form and function in the xenarthran femur: A 100-fold increase in body mass is mitigated by repositioning of the third trochanter. *Proc. R. Soc. B.* 279, 3449-3456.
- MILNE, N., N. TOLEDO & S. VIZCAÍNO. 2012. Allometric and group differences in the xenarthran femur. *J. Mammal. Evol.* 19: 199-208.
- MONTILLA, J.A & J. KROMREY. 2010. Robustez de las pruebas T en comparación de medias, ante violación de supuestos de normalidad y homocedasticidad. *Rev. Cienc. Ing.* 31:101-108.
- MOORE, A.L., 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.

- 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.
- ROHLF, F.J. 2010a. *TPSDig2*, version 2.16. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New York.
- ROHLF, F.J. 2010b. *TPSRelw*, version 1.49. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New York.
- SALTON, J.A. & E.J. SARGIS. 2009. Evolutionary morphology of the Tenrecoidea (Mammalia) hindlimb skeleton. *J. Morphol.* 270: 367-387.
- SHIMER, H.W. 1903. Adaptations to aquatic, arboreal, fossorial, and cursorial habits in mammals. III. Fossorial adaptations. *Am. Nat.* 37: 819-825.
- SMITH, J.M. & R.J.G. SAVAGE. 1956. Some locomotory adaptations in mammals. *J. Linn. Soc. Lond., Zool.* 42: 603-622.
- TIRIRA, D. 1998. Técnicas de campo para el estudio de mamíferos silvestres. Biología, Sistemática y Conservación de los Mamíferos del Ecuador. Museo de Zoología, Centro de Biodiversidad y Ambiente. Pontífica Universidad Católica del Ecuador, 93-126.
- VICKARYOUS, M.K. & J.Y. SIRE. 2009. The integumentary skeleton of tetrapods: Origin, evolution, and development. *J. Anat.* 214: 441-464.
- 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.
- WETZEL, R.H. 1985. Taxonomy and distribution of armadillos, Dasypodidae. In: MONTGOMERY, G.G. (ed.), *The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas*, p. 23-46. Smithsonian Inst. Press, Washington.