

Estudio biomecánico y morfofuncional del esqueleto apendicular de *Homalodotherium* Flower 1873 (Mammalia, Notoungulata)



Andrea ELISSAMBURU¹

Abstract. BIOMECHANICAL AND MORPHOFUNCTIONAL STUDY OF THE APPENDICULAR SKELETON OF *HOMALODOTHERIUM* FLOWER 1873 (MAMMALIA, NOTOUNGULATA). *Homalodotherium* (Santacrucian- Friasian; early Miocene) is the best represented genus of the Family Homalodotheriidae (Notoungulata). It was proposed as a digging form, browser on trees in food habits, and with potential for adopting bipedal posture. The appendicular skeleton is studied morphometrical and biomechanically, considering proportions, principal bone accidents, and muscular insertions, comparing with extant mammals. Bone elements of the appendicular skeleton are described, the musculature reconstructed, and 10 morphometric measurements used for calculating eight functional indices. Indices include deltoid proportion and epicondilar development of the humerus, ulnar robustness and olecranon proportion, femoral and tibial robustness, and distal extension of the fore and hind limbs. The forelimb preponderates force development in humeral flexion and protraction of the limb, but it can develop speed movements in the distal portion of the limb. The hindlimb lies upon the lateral side of the autopodium, and has an important development of force for body support and ankle stabilization (flexion and adduction of the femur, limb flexion, extension of the pelvic girdle, zeugopodium flexion, and extension, inversion and reversion of the autopodium). *Homalodotherium* would be able of adopting a bipedal posture. An arboreal browser habit is supported, but digging habit is discarded. Possibility of speed flexion of the zeugopodium could indicate a use of the forelimb for defence.

Resumen. *Homalodotherium* (Santacrucense - Friasense; Mioceno temprano) es el género mejor conocido de la familia Homalodotheriidae (Notoungulata). Se ha sugerido para él un hábito cavador, una dieta ramoneadora arbórea y la capacidad de adoptar una postura bípeda. Se estudia el esqueleto apendicular, morfométrica y biomecánicamente, considerando las proporciones, los principales accidentes óseos y las inserciones musculares en comparación con mamíferos vivientes. Se describen los elementos óseos del esqueleto apendicular, se infiere la musculatura y se toman 10 medidas morfométricas para construir ocho índices con relevancia para interpretar funcionalmente las extremidades. Los índices consideran la proporción deltoidea y el desarrollo epicondilar del húmero, la robustez de la ulna y la proporción del olécranon, la robustez del fémur y de la tibia y la extensión distal de las extremidades anterior y posterior. La extremidad anterior prepondera el desarrollo de fuerza en la flexión del húmero y la protracción de la extremidad; sin embargo, sería capaz de desarrollar movimientos veloces en la porción distal de la misma. La extremidad posterior reposa sobre el margen lateral del autopodio y tiene un importante desarrollo de fuerza para sostener el peso del cuerpo y estabilizar el tobillo (flexión y aducción del estilopodio, flexión de la extremidad, extensión de la cadera, flexión del zeugopodio y extensión, inversión y eversión del autopodio). *Homalodotherium* sería capaz de adoptar una postura bípeda. Se concuerda con la posibilidad de un hábito ramoneador arbóreo y se descarta el hábito cavador. La posibilidad de flexionar velozmente el zeugopodio puede indicar además que los miembros anteriores podrían ser utilizados como defensa.

Key words. Appendicular skeleton. Biomechanics. Functional Morphology. Locomotion. *Homalodotherium*. Notoungulata.

Palabras clave. Esqueleto apendicular. Biomecánica. Morfología Funcional. Locomoción. *Homalodotherium*. Notoungulata.

Introducción

La fauna de mamíferos fósiles de América del Sur tiene un alto interés evolutivo y paleobiológico, en estrecha asociación con la historia paleobiogeográfica

del continente. Durante la mayor parte del Cenozoico (ca. 64 a 3 Ma., Pascual *et al.*, 1996) América del Sur estuvo aislada geográficamente, funcionando como un "continente isla" (Simpson, 1980) donde se generaron numerosos taxones autóctonos, con morfotipos y características evolutivas propias.

Dentro de esta fauna sudamericana, uno de los taxones que ha llamado la atención por sus particularidades morfológicas ha sido *Homalodotherium* Flower

¹Cátedra Anatomía Comparada, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, Calle 64 N°3 e/ 119 y 120, 1900 La Plata, Argentina.
elissamburu@hotmail.com

1873 (Mammalia, Notoungulata). Este género es el representante mejor conocido de la familia Homalodotheriidae y sus registros se extienden desde el Santacrucense al Friasense (Mioceno temprano, Patagonia). Se reconocen las especies *H. cunninghami*, *H. segoviae*, *H. crassum* y *H. encursum*. Los restantes géneros de la familia son *Asmodeus* Ameghino 1895 (Oligoceno tardío, Deseadense, Patagonia) y *Chasicotherium* Cabrera y Kraglievich 1931 (Mioceno tardío, Chasicuense, Buenos Aires). El material de estos últimos géneros es muy escaso, dificultando la caracterización completa del grupo.

Homalodotherium ha sido caracterizado como un mamífero herbívoro ramoneador sobre la base de características craneodentarias, con una dieta no muy variada y con un improbable uso de alimentos subterráneos (Coombs, 1983). Su masa es de aproximadamente 1150 kg. (Elissamburu, 2007) y la morfología de su esqueleto apendicular no se observa en otros géneros del orden, lo que le confiere una condición biológica única entre los Notoungulata. La estructura general del esqueleto apendicular ha sido comparada a la de los Chalicotheriidae (Perissodactyla) *Chalicotherium* Kaup 1833 y *Moropus* Marsh 1877, con los que comparte similitudes en las proporciones de las extremidades, así como en el desarrollo de garras (en un grupo donde es característica la presencia de pezuñas), y para los que se ha hipotetizado, principalmente en *Chalicotherium*, la posibilidad de adoptar posturas bípedas y la capacidad cavadora (Scott, 1930; Riggs, 1937; Coombs, 1983).

Como notó Scott (1930), las extremidades de *Homalodotherium* son extremadamente peculiares y presentan características difíciles de interpretar en términos de función y movimiento. Las extremidades anteriores son notablemente más largas que las posteriores, de modo que el cuerpo estaría inclinado desde los hombros hacia atrás, y los segmentos de las extremidades son de muy diferente longitud y con proporciones que no son usuales entre los mamíferos ungulados. En estudios previos, Lydekker (1893), Scott (1930) y Riggs (1937) atribuyeron a este género hábitos fosoriales, basándose en el desarrollo de la cresta deltoidea, en la capacidad de pronación y supinación del zeugopodio y en la alta movilidad entre la articulación distal del zeugopodio y el autopodio, así como la de metacarpales y falanges. Sumado a esto, la presencia de clavícula concuerda con este supuesto, dado que posibilita la movilidad de la extremidad para este propósito (Scott, 1930; Riggs, 1937). Según Scott, teniendo en cuenta el tamaño corporal, no construiría cuevas, pero usaría los miembros anteriores para cavar en busca de raíces, tubérculos u otros elementos alimenticios. Siguiendo a Scott, Riggs (1937) sostiene que sería cavador, así como arbóreo en sus hábitos alimenticios y tendría la posibilidad

de adoptar una postura bípeda. Sin embargo, la posibilidad de que haya tenido capacidades para cavar está discutida (Coombs, 1983), ya que el olécranon no es tan pronunciado en comparación con el resto de la ulna, y el radio, la ulna y el autopodio son elongados en relación con el húmero. Por otro lado, los estudios desarrollados hasta el momento no han sido encarados con un enfoque biomecánico que permita interpretar su morfología teniendo en cuenta el diseño de sus estructuras y en comparación con mamíferos actuales.

En el presente trabajo, se hace una revisión completa del esqueleto apendicular de *Homalodotherium*, con el fin de agregar detalles descriptivos de interés funcional a las descripciones previas de Scott (1930) y Riggs (1937) e interpretar biomecánica y morfofuncionalmente la estructura de las extremidades en la forma más precisa posible. Además, se compara la conformación de las extremidades con la observada en mamíferos actuales mediante la utilización de índices que han mostrado tener significado funcional para interpretar el esqueleto apendicular en mamíferos vivientes de distintos órdenes. Bajo este contexto, se consideran y reevalúan las hipótesis previas sobre el uso de las extremidades de *Homalodotherium*.

Materiales y métodos

Se incluyen 17 ejemplares de *Homalodotherium* (Apéndice 1), uno de ellos prácticamente completo, que se encuentran depositados en las colecciones del Field Museum of Natural History (FMNH) de Chicago, USA, del Yale Peabody Museum (YPM) de New Haven, USA, del Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN) de Buenos Aires, Argentina, y del Museo de La Plata (MLP), Argentina.

Los elementos del esqueleto apendicular se describen teniendo en cuenta las principales estructuras y accidentes óseos. En la descripción de cada segmento óseo se refiere a los planos frontal (dorsal-ventral), sagital (lateral-medial) y transversal (anterior-posterior) del segmento, así como a sus extremos proximal y distal respecto a la posición en la extremidad y en referencia al mismo hueso en el caso de las proyecciones óseas. Las extremidades se interpretan biomecánica y morfofuncionalmente sobre la base del diseño del esqueleto apendicular y de las principales líneas de acción muscular. La musculatura de las extremidades se reconstruye en comparación con las disposiciones osteológico-musculares observadas en mamíferos actuales, principalmente en ungulados (Getty, 1991), carnívoros (Davis, 1964; Gregory, 1950; Getty, 1991) y roedores (Woods, 1972; Ryan, 1989). Si bien no hay representantes actuales del orden Notoungulata, el análisis de estos grupos, que com-

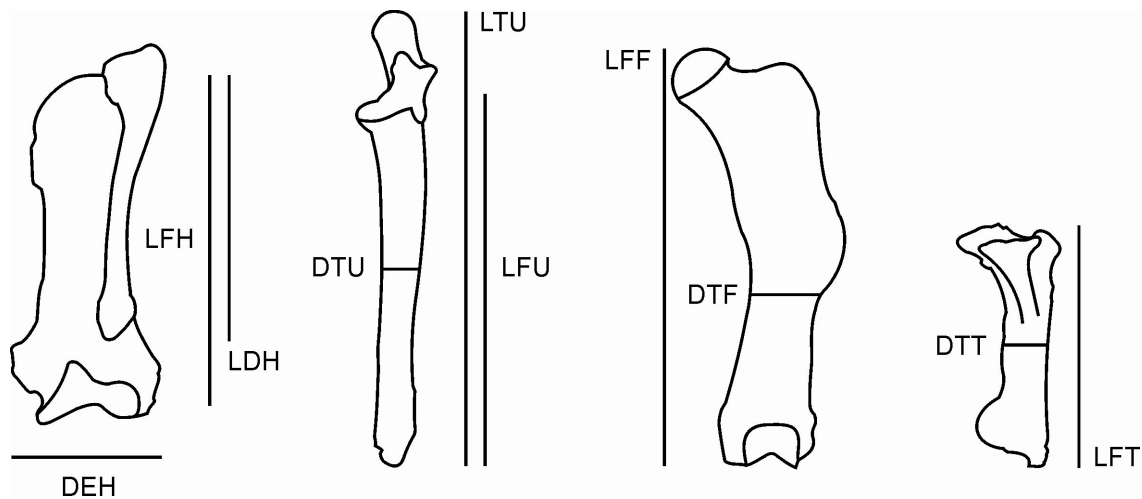


Figura 1. Medidas morfométricas del esqueleto apendicular. Acrónimos: longitud funcional (LFH), longitud deltoidea (LDH) y diámetro epicondilar (DEH) del húmero; longitud total (LTU), longitud funcional (LFU) y diámetro transverso (DTU) de la ulna; longitud funcional (LFF) y diámetro transverso (DTF) del fémur; longitud funcional (LFT) y diámetro transverso de la tibia (DTT) / *morphometric measurements of the appendicular skeleton. Acronyms: functional length (LFH), deltoid length (LDH) and epicondilar diameter (DEH) of the humerus; total length (LTU), functional length (LFU) and transverse diameter (DTU) of the ulna; functional length (LFF) and transverse diameter (DTF) of the femur; functional length (LFT) and transverse diameter (DTT) of the tibia.*

prenden una gran diversidad morfofuncional del esqueleto apendicular, permite interpretar los principales rasgos osteológico-musculares.

Se tomaron 10 medidas de los huesos largos (figura 1, Apéndice 2) con calibre digital (0,01 mm), correspondientes a diámetros y longitudes funcionales de los mismos y a longitudes asociadas con sitios de inserción muscular y con superficies articulares. A partir de las medidas, se calculan ocho índices que han mostrado tener significado funcional para interpretar las extremidades en trabajos previos (véase referencias en la descripción de cada índice). Se obtiene el valor medio y desvío estándar para cada uno de ellos (Zar, 1984). Los valores hallados se comparan con los observados en estudios de mamíferos actuales (Elissamburu y Vizcaíno, 2004; Elissamburu, 2007). Los índices utilizados han mostrado tener una alta correlación con la funcionalidad de las extremidades, mas allá de la influencia filogenética, en trabajos previos de ungulados y roedores caviomorfos (Elissamburu, 2007; Elissamburu y Vizcaíno, 2004). A su vez, algunos de ellos han mostrado ser significativos para la interpretación funcional en mamíferos en general (Howell, 1944; Hildebrand, 1985; Biewener y Taylor, 1986) y en otros grupos de mamíferos como los xenartros (White, 1993, 1997; Vizcaíno *et al.*, 1999; Vizcaíno y Milne, 2002) y los primates (Fleagle, 1979; Demes *et al.*, 1994).

Los índices incluidos para la extremidad anterior son:

Índice Deltopectoral (IDp): es la longitud de la cresta deltoidea dividida por la longitud del húmero $\times 100$ ($LDH/LFH \times 100$). Es un indicador de la ventaja me-

cánica de los músculos *deltoideus* y *pectoral major* que actúan sobre la articulación del hombro. Ambos tienen una función accesoria en la flexión del brazo; el *deltoideus* funciona además como estabilizador del hombro. Corresponde al índice SMI (*Shoulder Moment Index*; Vizcaíno y Milne, 2002; Elissamburu y Vizcaíno, 2004) al que se le ha dado una nomenclatura acorde con la musculatura que involucra el mismo, para una mayor claridad del índice en cuanto a su significado funcional. El SMI muestra una relación compleja entre múltiples funciones como la estabilización de la extremidad, el desarrollo de fuerza para cavar y el soporte de la masa corporal (Elissamburu y Vizcaíno, 2004).

Índice Epicondilar (IE): es el diámetro transverso del húmero a nivel de los epicóndilos dividido por la longitud funcional del húmero $\times 100$ [$DEH / LFH \times 100$]. Es un indicador de la superficie relativa disponible para el origen de músculos flexores, pronadores y supinadores del antebrazo. Estos músculos adquieren relevancia para manipular alimento, cavar, ciertos modos de locomoción que implican el uso de la mano y pronación y supinación de la extremidad o en otras actividades accesorias. Este índice ha mostrado una relación entre el desarrollo de la musculatura pronadora y supinadora del zeugopodio y autopodio y flexora del autopodio y la capacidad cavadora en roedores caviomorfos (Elissamburu, 2001; Elissamburu y Vizcaíno, 2004). En ungulados se asocia con el grado de velocidad y cursorialidad (Elissamburu, 2007).

Índice Olecraneano (IO): es la diferencia entre la longitud total y funcional de la ulna, medidas sobre su eje

principal, dividido por la longitud funcional de la ulna $\times 100$ ((LTU-LFU)/LFU $\times 100$). Es un indicador de la longitud relativa del olécranon y por lo tanto de la ventaja mecánica de los músculos *triceps brachii* y *dorsoepitrochlearis* en la extensión del codo. Este índice se corresponde con el IFA (Index of Fossorial Ability; Vizcaíno *et al.*, 1999; Vizcaíno y Milne, 2002; Elissamburu y Vizcaíno, 2004) y, al igual que para el índice IDp, se referencia con una nomenclatura más clara y representativa del índice. El IFA ha mostrado tener relación con la capacidad cavadora en dasipódidos y roedores caviomorfos (Hildebrand, 1985; Vizcaíno *et al.*, 1999; Elissamburu 2001; Vizcaíno y Milne, 2002; Elissamburu y Vizcaíno, 2004).

Índice de Robustez de la Ulna (IRU): es el diámetro transversal de la ulna dividido por la longitud funcional de la ulna $\times 100$ (DTU/LFU $\times 100$). Es un indicador de la robustez de la ulna y de su resistencia lateromedial a las tensiones. Además estaría asociado con el ancho relativo disponible para la inserción de los músculos relacionados con la pronación y supinación del antebrazo y flexión de la mano y dígitos. El IRU ha mostrado tener relación con el grado de cursorialidad y capacidad cavadora en roedores caviomorfos (Elissamburu 2001; Elissamburu y Vizcaíno, 2004). En ungulados se asocia con el grado de velocidad y cursorialidad (Elissamburu, 2007).

Índice Braquial (IB): es la longitud funcional de la ulna dividida por la longitud funcional del húmero (LFU/LFH). Es un indicador del alargamiento distal de la extremidad anterior. Se considera la ulna para la construcción del índice porque suele estar mejor representada entre el material fósil y se comporta de igual forma que el índice construido con la longitud del radio (Elissamburu, 2001). El IB se asocia a la adaptación de la extremidad a los movimientos rápidos (Howell, 1944; Fleagle, 1979; Elissamburu, 2001, 2007; Vizcaíno y Milne, 2002).

Los índices incluidos para la extremidad posterior son:

Índice de Robustez del Fémur (IRF): es el diámetro transversal del fémur dividido por la longitud funcional del mismo $\times 100$ (DTF/LFF $\times 100$). Es un indicador de la robustez del fémur. Da una idea de la capacidad de soporte de masa corporal y de la resistencia al incremento de fuerzas (Elissamburu 2001; Elissamburu y Vizcaíno, 2004). El IRF se asocia a la masa corporal en ungulados (Elissamburu, 2007).

Índice de Robustez de la Tibia (IRT): es el diámetro transversal de la tibia dividido por la longitud funcional de la misma $\times 100$ (DTT/LFT $\times 100$). Es un indicador de la robustez de la tibia y del ancho relativo disponible para la inserción de los músculos flexores y extensores del autopodio. El IRT ha mostrado relación con la masa corporal en roedores caviomorfos (Elissamburu, 2001; Elissamburu y Vizcaíno, 2004)

En ungulados se asocia con el grado de velocidad y cursorialidad (Elissamburu, 2007).

Índice Crural (IC): es la longitud funcional de la tibia dividido por la longitud funcional del fémur (LFT/LFF). Es un indicador de la extensión distal de la extremidad y su adaptación a movimientos lentos o veloces (Howell, 1944; Fleagle, 1979; Elissamburu, 2001, 2007; Vizcaíno y Milne, 2002).

Resultados

Descripciones

Se detallan los caracteres anatómicos más relevantes para la interpretación funcional, complementando las descripciones realizadas por Scott (1930). Para el autopodio posterior se describen el astrágalo y el calcáneo en forma individual, dada la importancia de estos elementos para la interpretación funcional, y posteriormente el resto del autopodio. En cada descripción se especifican los ejemplares evaluados. En las figuras 2 y 3 se muestra el esqueleto apendicular de *Homalodotherium*; se da la referencia de cada material representado.

Escápula. FMNH-P-13092. La escápula se encuentra en parte reconstituida; sin embargo, es posible reconocer su forma general sobre la base del material preservado. Se conservan la porción de la espina y la cavidad glenoidea, sin el acromion ni el proceso coracoideo. La hoja escapular tiene una longitud similar a la del húmero y sería más extensa proximodistal que transversalmente. Como notó Scott (1930), la espina es prominente en la porción proximal y disminuye rápidamente en altura hacia la porción distal, sin observarse desarrollo del metacromion. La cavidad glenoidea es oval, con mayor diámetro anteroposterior que transversal.

Húmero. FMNH-P-13092, MACN-A-8642. La descripción de Scott (1930) sobre el ejemplar FMNH-P-13092 publicado por Lydekker (1893), correspondiente a la porción distal del húmero, se complementa con el ejemplar completo MACN-A-8642. La diáfisis del húmero es recta, con el eje anteroposterior mayor que el transversal, salvo en la porción distal. La tuberosidad mayor es conspicua, sobrepasa la cabeza articular y se continúa con la cresta deltoidea. Como ya señaló Scott (1930), la cresta deltoidea es muy prominente y se extiende hasta un poco más del tercio distal del hueso, donde termina abruptamente; se proyecta anteriormente desde el cuerpo de la diáfisis generando un saliente en el extremo distal. En la porción distal, el epicóndilo medial está representado por una prominente proyección ósea; el epicóndilo lateral no se extiende lateralmente, pero se proyecta en una cresta supinatoria bien extendida proximal-

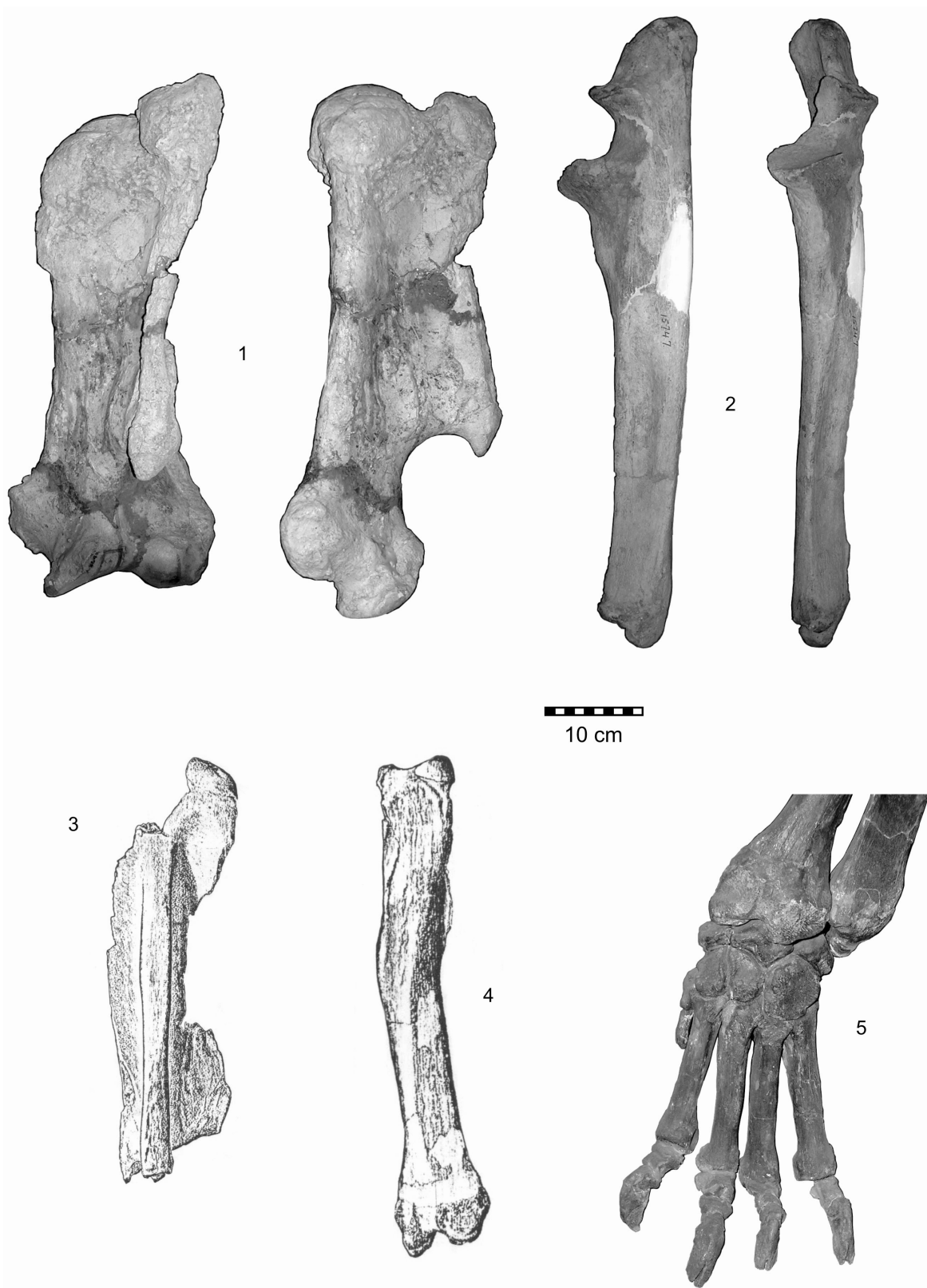


Figura 2. Esqueleto apendicular de *Homalodotherium*, extremidad anterior / *appendicular skeleton of Homalodotherium, forelimb*. **1**, húmero en vista anterior y medial (MACN-8631) / *humerus, anterior and medial views*; **2**, ulna en vista lateral y anterior (YPM-15747) / *ulna, lateral and anterior views*; **3**, porción de escápula (FMNH-P-13092), tomado de Scott (1930) / *scapular portion after Scott (1930)*; **4**, radio en vista anterior (FMNH-P-13092), tomado de Scott (1930) / *radius, anterior view after Scott (1930)*; **5**, autopodio anterior (FMNH-P-13092) / *anterior autopodium*.

mente sobre la diáfisis; la superficie articular distal es ancha y con la tróclea y el capitulum bien diferenciados. La fosa olecraneana es ovalada y profunda, pero sin llegar a estar perforada. Sobre la porción medial de la diáfisis se distingue una zona de inserción muscular, que corresponde a los músculos *teres major* y *latissimus dorsi*. Sobre el epicóndilo medial, las superficies de inserción para la musculatura pronadora del zeugopodio y autopodio y flexora del autopodio son muy marcadas. La tróclea y el capitulum están diferenciados, con este último ubicado por fuera del cuerpo de la diáfisis.

Ulna. FMNH-P-13092, YPM-15747, MACN-A3136. El eje de la ulna es levemente sigmoideo en vista anterior y con una suave curvatura en vista lateral, con la concavidad anterior. El diámetro anteroposterior es levemente mayor que el transversal, angostándose hacia la porción distal. El olécranon no es muy conspicuo en relación con la longitud funcional de la ulna; se orienta siguiendo prácticamente el mismo eje de la diáfisis en sentido dorsoventral y se inclina hacia el margen medial. La porción articular proximal es muy distintiva respecto a otros mamíferos; es muy amplia, con la porción inferior expandida medialmente y la porción superior orientada lateralmente, recayendo sobre la porción articular que corresponde al radio. La porción articular correspondiente al radio conforma una parte importante de la articulación, anterolateralmente. La superficie de articulación con el radio es amplia y levemente cóncava, por lo que serían posibles movimientos de pronación y supinación del zeugopodio. Como describe Scott (1930), sobre la cara lateral de la epífisis distal se diferencia una pequeña superficie de articulación para el radio.

Radio. FMNH-P-13092, MACN-A-3134, MACN-A-3135. El radio tiene una robustez similar a la de la ulna; el eje de la diáfisis está levemente curvado hacia delante y medialmente, conformando un arco en la cara posterior e interna. El diámetro anteroposterior es similar al transversal, salvo en la porción distal donde el desarrollo transversal es muy pronunciado, alcanzando mayor diámetro que el correspondiente a la ulna. La cabeza articular proximal es ovalada, con el eje mayor oblicuo; sobre el margen posteromedial se diferencia la superficie articular de la ulna, amplia y levemente convexa. En el margen anterolateral se distingue una superficie posiblemente articular que según Scott (1930) correspondería a un sesamoideo radial. La epífisis distal, descrita detalladamente por Scott (1930), es muy robusta y articula con el escafoides y el lunar por medio de una superficie marcadamente cóncava, transversal y dorsoventralmente, abarcando la mayor parte de la porción proximal del autopodio. Sobre la cara distal interna se diferencia la pequeña superficie articular para la ulna y so-

bre la porción media de la cara anterior un profundo surco tendinoso.

Autopodio anterior. FMNH-P-13092, MACN-A-3134/72. La conformación corresponde a la del carpo semi-taxeopodo según Scott (1930), sin ser completamente seriado ni alterno. La disposición es paraxónica. Los carpales proximales tienen menor longitud que los distales. Entre los elementos de la serie carpal proximal, el lunar tiene mayor tamaño que el escafoides y el cuneiforme. El escafoides articula proximalmente con el radio por medio de una superficie cóncava, continua con la articulación del lunar con el radio, y distalmente con el trapezoides. El lunar contacta distalmente con el magnum y el unciforme por medio de dos superficies de similares proporciones que se extienden oblicuamente desde el punto central hacia los márgenes del lunar; el cuneiforme articula proximalmente tanto con la ulna como con el radio y distalmente con el unciforme. La articulación radio-carpo permite una gran flexión y extensión del autopodio. El pisiforme (no observado personalmente) es un hueso robusto, con una amplia superficie articular para el cuneiforme y una faceta menor para la ulna (Riggs, 1937; FM-P-15242). En la serie carpal distal, el unciforme, que recibe al lunar y al cuneiforme y distalmente articula con los metacarpales III, IV y V, es de mayor tamaño que el resto de los elementos óseos. El trapezoides articula con el trapecio y el MC II; el magnum con el MC III y, por una pequeña superficie, con el MC II. El trapecio es pequeño y articula sobre la cara dorsal interna con el trapezoides y el metacarpal II; distalmente con el metacarpal I. Los metacarpales III, IV, V y seguramente el II, que no está preservado, son largos y robustos, con similar tamaño entre ellos; el metacarpal I está muy reducido y no presenta articulación distal. Según Riggs (1937), la superficie lateral completamente rugosa del metacarpal I indica una unión ligamentosa con el metacarpal II. Las articulaciones metacarpo-falanges son de superficie cóncavo-convexa y se ubican anterodorsalmente sobre el extremo distal de los metacarpales, con la porción convexa ventral y la superficie cóncava dorsal; la superficie dorsal entra en contacto dando mejor apoyo cuando la falange se encuentra casi perpendicular al metacarpo, sugiriendo una postura digitigrada. Las falanges son muy cortas y robustas en todos los dígitos, con la segunda falange menor que la primera y con la falange ungueal de mayor tamaño. En la primera falange, la articulación proximal es cóncavo-convexa, correspondiéndose con la del metacarpo, permitiendo gran capacidad de flexión y una extensión de aproximadamente 90°; la articulación distal es más angosta y está dividida en dos porciones, una anterior y otra ventral. Sobre la porción proximal ventral se diferencian dos prominentes tuberosidades para inserción tendinosa. En la

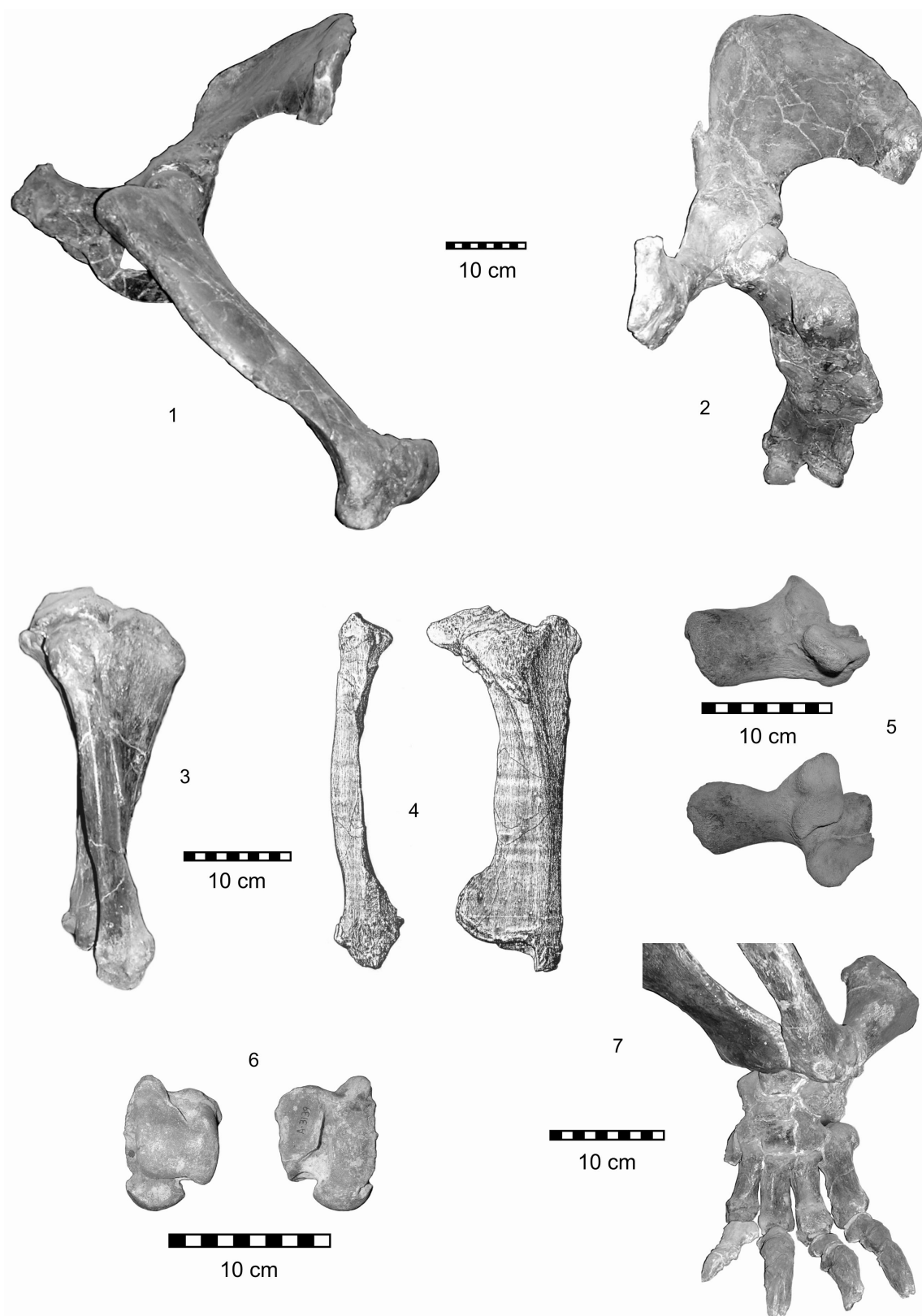


Figura 3. Esqueleto apendicular de *Homalodotherium*, extremidad posterior / *appendicular skeleton of Homalodotherium*, hindlimb. **1**, cintura pélvica y fémur en vista lateral (FMNH-P-13092) / *pelvis and femur, lateral view*; **2**, cintura pélvica y fémur en vista posterior (FMNH-P-13092) / *pelvis and femur, posterior view*; **3**, tibia y fibula en vista lateral (FMNH-P-13092) / *tibia and fibula, lateral view*; **4**, tibia y fibula en vista anterior (FMNH-P-13092, tomado de Scott, 1930) / *tibia and fibula, anterior view (after Scott, 1930)*; **5**, calcáneo en vista medial y dorsal (YPM-15946) / *calcaneum, medial and dorsal views*; **6**, astrágalo en vista dorsal y ventral (MACN-3139) / *astragalus, dorsal and ventral views*; **7**, autopodio posterior (FMNH-P-13092) / *posterior autopodium*.

segunda falange, la articulación proximal consiste en dos concavidades y la distal en una superficie semi-circular que se extiende sobre la cara anterior y dorsal, sugiriendo la posibilidad de hiperextensión de la falange ungueal. Las falanges ungueales tienen forma de garras, son largas, curvadas y con una cuña en la porción distal.

Cintura pélvica. FMNH-P-13092. La cintura pélvica tiene una forma muy característica, con la porción ilíaca mucho mayor que la isquiopúbica. El ilion se expande en una hoja amplia, casi plana, orientada perpendicularmente al plano anteroposterior de la cintura pélvica y proyectada hacia el margen lateral, llegando a la altura del margen exterior del fémur. El margen medial y lateral de la placa iliaca se curva dorsalmente. En la porción anterior al acetábulo, sobre el corto cuello del ilion, se diferencia una amplia superficie triangular de inserción muscular correspondiente al músculo *rectus femoris*. El isquion es corto en sentido anteroposterior, pero se proyecta dorsalmente, formando una superficie cuadrangular amplia y robusta que se correspondería con la tuberosidad isquial. El pubis se extiende ventralmente y se fusiona en una sínfisis púbica corta. El acetábulo es amplio, circular y profundo, con una gran fosa para el ligamento redondo en la porción central.

Fémur. FMNH-P-13092, MACN-A-8643/48, MLP-55-XII-13-304. La diáfisis del fémur es levemente curva en vista anterior, con la concavidad en el margen medial; el diámetro transversal es mucho mayor al anteroposterior por lo que resulta un hueso ancho y aplanado anteroposteriormente. La cabeza articular es semiesférica y, si bien el material examinado está montado, según Scott (1930) no se diferencia la *fovea capitis*; se une al cuerpo del hueso por un cuello corto y ancho, orientado aproximadamente a 45° respecto al eje de la diáfisis. El trocánter mayor es ancho, pero poco conspicuo; no está completo, pero parece no llegar a sobrepasar la cabeza articular. Sobre la cara posterior, la fosa intertrocanterica forma un zócalo con la porción posterior del trocánter mayor, extendiéndose longitudinalmente en el extremo proximal del hueso. Si bien Scott (1930) indica que no hay un trocánter menor (segundo trocánter según Scott, 1930), en la zona correspondiente a este trocánter se diferencia una leve prominencia sobre la diáfisis que se extiende en sentido proximodistal. El tercer trocánter se ubica distalmente al trocánter mayor, no es prominente y se desarrolla sobre el borde lateral hasta un tercio distal de la diáfisis. La tróclea patelar se orienta anteroventralmente, es corta, ancha, poco profunda y levemente asimétrica, con la cresta lateral más abrupta y más extendida proximalmente que la medial; el eje troclear es paralelo al eje de la diáfisis. No hay una fosa patelar definida. Los cóndilos se orientan posteroventralmente, pero se ubican en dis-

tinto plano y se diferencian en el tamaño y la forma de las superficies articulares. El cóndilo medial es de posición más distal y es mucho más convexo que el lateral, el cual presenta sólo una leve convexidad. Sobre el epicóndilo lateral se diferencia una concavidad ventral correspondiente al ligamento colateral lateral y una protuberancia dorsal que correspondería al sitio de inserción del tendón patelar lateral. Sobre el epicóndilo medial, se distingue una concavidad circular que ocupa prácticamente toda la superficie epicondilar; estaría asociada con el ligamento colateral medial.

Tibia. FMNH-P-13092, MACN-A-8643/48, MACN-A-8610/12. La tibia es robusta y mucho más corta que el fémur, con el eje de la diáfisis recto sobre el borde medial y curvo en el borde lateral, debido a la proyección lateral de las porciones proximal y distal del hueso. El diámetro anteroposterior es mayor que el transversal en la espina, pero distalmente predomina el lateromedial, dando a la epífisis una forma ancha y aplanada. En la epífisis proximal, las facetas articulares son de tamaño similar, pero difieren en la forma de sus superficies. La faceta lateral es de sección circular, con la superficie plana en sentido transversal y levemente convexa anteroposteriormente, con una leve proyección hacia la cara posterior del hueso. Se desarrolla prácticamente fuera del cuerpo de la tibia y en una posición levemente más elevada que la faceta articular medial, la cual es levemente cóncava. La espina tibial es corta y disminuye rápidamente desde la proyección proximal hacia el extremo distal. En la epífisis distal, el maléolo medial es corto, pero muy prominente, ancho y masivo; las crestas de articulación con el astrágalo son poco conspicuas y la porción media no se proyecta distalmente sobre el margen anterior o posterior de la epífisis. Como indicó Scott (1930), la superficie posterior interna a la articulación con la tróclea del astrágalo se extiende posteriormente en una faceta plana que articula con el cuerpo del astrágalo en una superficie extra proximal a la tróclea. La articulación con la fíbula tiene lugar sobre la cara lateral y ventral de la tibia, contigua a la articulación para el astrágalo.

Fíbula. FMNH-P-13092, MACN-A-8643/48. La fíbula no está reducida, es robusta y no se fusiona con la tibia. El eje de la diáfisis es curvo en vista anterior, con el margen cóncavo interno, lo que genera un gran espacio interóseo. La epífisis proximal forma una gran superficie articular con la tibia y se extiende sobre la tibia. El extremo distal es robusto y forma un prominente maléolo lateral. Sobre la epífisis se diferencian tres superficies articulares continuas entre sí, sobre el margen medial hay dos facetas articulares, una superior oblicua que articula con la tibia y otra inferior, amplia e inclinada distalmente para el astrágalo; en la porción ventral de la epífisis se dife-

rencia la superficie de articulación para el calcáneo. La tibia y la fíbula contactan además en una zona extendida proximalmente sobre la cara interna distal.

Autopodio posterior: Astrágalo. FMNH-P-13092, MACN-A-3134/72, MACN-A-3174, MACN-A-3205, MACN-A-8613/30, MACN-A-8650, MLP-12.104, MLP-55.XII.13.230, MLP-59.XII.14.10, MLP-67.VIII.15.1. El cuerpo es aplanado dorsoventralmente (en el eje perpendicular a la superficie troclear), con el diámetro anteroposterior igual al transverso y con la porción de la tróclea mucho mayor a la del cuello y la cabeza articular. La tróclea se desarrolla enteramente sobre la cara superior, es ancha y levemente asimétrica, con las crestas convexas, siendo la medial más plana. La cresta medial se prolonga posteriormente en una superficie levemente cóncava sobre la cara superior del astrágalo, que se corresponde con la porción distal de la tibia. En la cara posterior medial se desarrolla el surco para el tendón plantar, notoriamente ancho. El cuello se desarrolla sobre el margen medial y es muy corto. La articulación para el navicular se proyecta sobre la cara anterior, es semiesférica y con mayor diámetro en sentido transverso; en el margen lateroventral se diferencia una zona de contacto con el cuboides. Sobre la cara inferior se disponen las dos superficies articulares para el calcáneo, amplias, prácticamente del mismo tamaño, dispuestas sobre el mismo plano y con sus ejes principales paralelos entre si; la externa es cóncava y la interna convexa.

Calcáneo. FMNH-P-13092, YPM-15213, MACN-A-3134/72, MACN-A-5991, MACN-A-8613/30, MACN-A-8610/12, MACN-A-8649, MLP-55.XII.13.230. La porción articular se encuentra confinada a la región anterior del calcáneo; la longitud del túber es mucho mayor que ésta. El diámetro dorsoventral del túber es constante, mientras que el lateromedial se ensancha levemente hacia la porción distal; sobre el margen medial, próximo al extremo distal de la tuberosidad, presenta una protuberancia ósea. Las facetas articulares para el astrágalo se desarrollan sobre el mismo plano, inclinado aproximadamente 45°. El proceso sustentacular es poco prominente pero masivo y con la superficie ventral rugosa. La superficie articular con la fíbula está bien desarrollada, siendo de similar tamaño a cada una de las astragalares, es levemente convexa y su orientación no se aparta mucho del plano articular con el astrágalo. Sobre la cara anterior, con predominio sobre la porción medial del calcáneo, se extiende la faceta para el cuboides, levemente cóncava y orientada perpendicularmente al eje del hueso. El margen lateral contiguo a la superficie del cuboides presenta dos superficies de inserción tendinosa prominentes.

Resto del autopodio. FMNH-P-13092, MACN-A-3134/72. La conformación del autopodio es paraxó-

nica. Las articulaciones proximales del navicular y del cuboides se ubican sobre el mismo plano. El navicular es corto en sentido anteroposterior y muy ancho, extendiéndose medialmente más allá de la articulación con el astrágalo; esta proyección es robusta y rugosa. La superficie articular proximal del navicular es más amplia que la cabeza del astrágalo con la que articula, sugiriendo, como ya notó Scott (1930), considerable movilidad en esta articulación. Distalmente articula con el entocuneiforme, el mesocuneiforme y el ectocuneiforme; sobre la cara lateral articula con el cuboides. El cuboides es más largo que ancho; articula medialmente con el navicular y el entocuneiforme, en similar proporción, distalmente con el metatarsal IV y en la porción distal lateral con el metatarsal V. Entre la articulación del calcáneo y el navicular presenta una angosta banda articular para el astrágalo. Entre los cuneiformes, el ectocuneiforme es de mayores proporciones; éste articula en la cara distal con el metatarsal III y con mitad de la superficie articular del metatarsal IV. El mesocuneiforme es el más pequeño y articula distalmente con el metatarsal II. El entocuneiforme tiene mayor extensión proximodistal que los restantes y articula lateralmente con el metatarsal II y ventralmente con el metatarsal I.

Los metatarsales articulan todos a un mismo nivel con la serie tarsal distal. Son robustos excepto el Mt I que sería rudimentario. El metatarsal V tiene mucha mayor extensión proximodistal que el resto y es mucho más robusto; se aprecia una leve reducción en el largo y ancho desde el metatarsal IV al II. El metatarsal V presenta, además, la porción proximal muy prominente y extendida en forma conspicua lateral y proximalmente sobre el autopodio. La articulación distal de los metatarsales se desarrolla sobre las caras dorsal y ventral y presenta una suave quilla en la porción ventral. Los metatarsales II y V tienen la tróclea asimétrica. La longitud de los metatarsales es muy reducida en comparación con los correspondientes metacarpales en el autopodio anterior, aproximadamente en una proporción del 45 %. Las falanges proximales y medias son cortas y robustas, mucho más cortas que las del autopodio anterior. A diferencia de lo que se observa en las falanges de la mano, las superficies articulares proximales no se extienden sobre la cara dorsal. Las falanges ungueales, al igual que en la extremidad anterior, tienen forma de garras, son angostas, curvadas dorsoventralmente y con una pronunciada cuña en el extremo distal.

Índices morfofuncionales

En la tabla 1 se detallan los valores numéricos para los índices de la extremidad anterior y posterior de

Homalodotherium. Los índices de la extremidad posterior y el IB se pudieron calcular solamente en el ejemplar FMNH-P-13092.

En la extremidad anterior el valor medio de IDp (67,24) e IE (42,34) es mayor al observado en ungulados y proboscídeos actuales (en los que el valor varía entre 24 y 47 para el IDp, y entre 19,6 y 38 para el IE, este último valor de *Rhinoceros*; Elissamburu, 2007) y mayor aún que el máximo observado en roedores caviomorfos cavadores para el IDp (54,06, SD 2,37 *Lagostomus maximus*; Elissamburu y Vizcaíno, 2004; 61 *Agouti paca*, datos pers.) y que *Myocastor coypus* para el IE (30,06, SD 0,32; Elissamburu y Vizcaíno, 2004). Además el índice IDp es más elevado que el observado en armadillos (SMI; Vizcaíno y Milne, 2002).

El valor medio de IRU (10,77) es similar al de *Rhinoceros unicornis* (10,89), uno de los valores más elevados entre los ungulados, y al de *Hydrochaerus hydrochaeris* (10,72, SD 1,34; Elissamburu y Vizcaíno, 2004), el más elevado entre los roedores caviomorfos.

El valor medio de IO (23,53) se encuentra dentro del rango de los cérvidos (20-25); estos ungulados desarrollan velocidades más elevadas y presentan valores menores de IO que *Tapirus*, *Bos*, *Hippopotamus*, *Rhinoceros* y *Tayassu* (IO: 27-40) (Elissamburu, 2007). Asimismo, entre los roedores caviomorfos, se encuentra dentro del rango de valores que presenta *Lagidium viscacia* (22,43, SD 1,42), adaptada a movimientos veloces, aunque no tan cursorial como *Dasyprocta* sp. y *Dolichotis patagonum* (IO: 16,5-21,5; Elissamburu y Vizcaíno, 2004). El rango de los valores de IO para las especies generalistas (*Cavia aperea*: 26,11; SD 2,35) y cavadoras (*Lagostomus maximus*: 28,48; SD 2,21) es más elevado (Elissamburu y Vizcaíno, 2004).

El valor de IB (1,02) es similar al general encontrado entre los ungulados. Los valores más elevados se encuentran en los artiodáctilos de la familia Camelidae (IB: 1,2-1,4) y en el género *Giraffa* (IB: 1,45); los valores más bajos en el perisodáctilo *Rhinoceros* y los artiodáctilos *Hippopotamus*, *Sus* y *Tayassu* (0,78-0,87) (Elissamburu, 2007). En roedores caviomorfos, el comportamiento de este índice es confuso, dado que las extremidades muestran no sólo adaptaciones a la cursorialidad y la actividad cavadora, ambas con tendencias opuestas en los valores del índice, sino también al salto (Elissamburu, 2001). Coombs (1983) consideró que el índice era más elevado que el de muchos mamíferos cavadores y herbívoros con garras.

El valor medio del índice IRF (21,85) es mucho más elevado que el observado en ungulados y proboscídeos actuales (IRF 7,8-9,5; Elissamburu, 2007). En roedores caviomorfos este índice no tiene significado funcional muy marcado con el modo de locomoción (Elissamburu y Vizcaíno, 2004).

El valor del índice IRT (16,53) es similar al que se observa en *Rhinoceros* (18,69), que es uno de los valores más elevados entre los ungulados junto con el de *Hippopotamus* (20,9) (Elissamburu, 2007). El valor es mucho más elevado que el observado en los roedores caviomorfos (Elissamburu y Vizcaíno, 2004).

El valor de IC (0,53) es similar al observado en proboscídeos (0,54) y más bajo que el de *Hippopotamus* (0,57). Los demás ungulados con valores bajos corresponden a *Rhinoceros* (0,61), *Tapirus* (0,76) y *Sus* (0,86), mientras que en el resto de los artiodáctilos y perisodáctilos los valores son próximos a 1 (Elissamburu, 2007).

Discusión

Interpretación biomecánica y morfofuncional

Escápula. Si bien no se preserva la porción del acromion, la característica de la espina, prominente en la porción proximal, supone la existencia de un importante desarrollo muscular próximo a la región del hombro que estabilizaría la articulación del mismo, correspondiéndose con los músculos *supra* e *infraspinatus*, con origen sobre la hoja escapular, ocupando el espacio demarcado por la espina e insertos en la tuberosidad mayor del húmero (figura 4). La altura de la espina es similar a la observada en *Ailuropoda* (panda gigante) que se caracteriza por una gran movilidad de la extremidad anterior en relación con la alimentación y se relaciona con la acción de los músculos *deltoideus* y *trapezius* (Davis, 1964) que habrían tenido un buen desarrollo. La forma general de la escápula es más larga y más angosta en *Homalodotherium*, posiblemente por un mayor compromiso de la extremidad en la locomoción que en *Ailuropoda*. El diámetro anteroposterior de la cavidad glenoidea es mayor que el transversal, por lo que prevalecerían los movimientos en esa dirección (Elissamburu, 2007).

Húmero. La extensión de la cresta deltoidea, sobre prácticamente toda la longitud de la diáfisis, se asocia con un buen desarrollo muscular del complejo *deltoideus* (figura 4), importante para estabilizar la articulación del hombro y flexionar con fuerza el antebrazo (Hildebrand, 1985). La cresta se proyecta desde el cuerpo de la diáfisis generando un saliente prominente en la porción distal. La extensión anterior de la cresta deltoidea mejora el brazo de momento del músculo *spinodeltoideus*, proporcionando una mayor capacidad en el desarrollo de fuerzas para retraer el antebrazo. También es notoria la inserción de los músculos *teres major* y *latissimus dorsi* (figura 4), accesorios en la flexión del húmero. Esto permitiría tirar con fuerza hacia atrás sin tener que extender necesari-

riamente el zeugopodio para generar fuerza, acción que adquiere importancia en la función de cavar, desgarrar o tirar del follaje u otro elemento. Lydekker (1893) compara el desarrollo de la cresta deltoidea a la del wombat (*Phascolomys*), sugiriendo con esto capacidades fosoriales. La cresta es mayor aún que la observada en armadillos (*Dasypodidae*), también con capacidad cavadora; sin embargo, no es la única función que podría estar favorecida con esta característica. El desarrollo de la cresta supinatoria se asocia con una importante musculatura supinadora del zeugopodio y del autopodio. Además, sobre la porción posterior del epicóndilo lateral se origina el músculo *anconeus* (figura 4) que asiste al *triceps brachii* en la extensión del zeugopodio; la prolongación de la cresta supinatoria puede significar un desplazamiento distal del origen de este músculo, lo que mejora la componente de fuerza efectiva para dicha función. Además, tendrían mucha importancia los músculos pronadores del zeugopodio y del autopodio y los flexores del autopodio y los dígitos, con origen sobre el epicóndilo medial (figura 4). Estas características suponen un uso efectivo de la mano y la pronación y supinación del zeugopodio para manipular el alimento u otra función accesoria a la locomoción. La inclinación distal del húmero, además, se relaciona con una posición abducida de la extremidad a nivel de la articulación estilopodio-zeugopodio (Elissamburu, 2007). Esta abducción de la extremidad implica la pronación y supinación de la extremidad durante el paso (Jenkins, 1971).

Ulna-radio. Las características de la porción proximal articular de la ulna (muy amplia, con la porción ventral expandida medialmente y la porción superior orientada lateralmente ubicándose sobre la porción articular del radio, con la articulación del radio abarcando la porción anterolateral de la misma, y de superficie amplia y levemente cóncava) permiten la pronación y supinación del zeugopodio (Hildebrand, 1988) y suponen un zeugopodio robusto, con una importante distribución transversal de las fuerzas entre el radio y la ulna. De acuerdo con las proporciones del olécranon, sobre el que se insertan los músculos *triceps brachii* y *dorsoepitrochlearis* (figura 4) que funcionan extendiendo el zeugopodio, es factible proponer que no se prepondera la fuerza en la flexión del zeugopodio y que sería posible generar movimientos veloces en la porción distal de la extremidad, más aún si se considera la longitud del autopodio. En comparación con xenartros fósiles (White, 1993), las características del olécranon y la forma de la articulación proximal de la ulna son más similares a las observadas en formas con locomoción terrestre como *Prepothierium* Ameghino 1891, aunque el olécranon no se proyecta dorsalmente. En la epífisis distal la ulna articula por una pequeña superficie con el radio y so-

Tabla 1. Valores de los índices de la extremidad anterior y posterior de *Homalodotherium*. Se indican el valor medio, el desvío estándar (SD) y el número muestral (n). **IDp:** Índice Deltopectoral; **IE:** Índice Epicondilar; **IRU:** Índice de Robustez de la Ulna; **IO:** Índice Olecraneano; **IB:** Índice Brachial; **IRF:** Índice de Robustez del Fémur; **IRT:** Índice de Robustez de la Tibia; **IC:** Índice Crural / *Index values of the anterior and posterior limbs of Homalodotherium. Mean value, standard deviation (SD) and sample number (n) are given. IDp: Deltopectoral Index; IE: Epicondilar Index; IRU: Ulna Robustness Index; IO: Olecranean Index; IB: Brachial Index; IRF: Femur Robustness Index; IRT: Tibia Robustness Index; IC: Crural Index.*

Extremidad	Índice	<i>Homalodotherium</i>	
		Media	SD (n)
anterior	IDp	67,24	2,16 (2)
	IE	42,34	3,82 (2)
	IRU	10,77	0,25 (2)
	IO	23,53	1,17 (2)
	IB	1,02	(1)
posterior	IRF	21,85	(1)
	IRT	16,53	(1)
	IC	0,53	(1)

bre la porción posterior por una superficie semiesférica con el cuneiforme. Por otro lado, la epífisis distal del radio es muy robusta y articula no sólo con el escafoides y el lunar, por medio de una superficie marcadamente cóncava, transversal y dorsoventralmente, sino también con el cuneiforme, abarcando prácticamente toda la porción proximal del autopodio. Las características de la articulación distal de la ulna y del radio, así como la posición que adoptan entre sí y respecto autopodio, favorecen los movimientos de pronación y supinación. Sumado a esto, la articulación distal del radio permite una gran movilidad de flexión y extensión del autopodio y, en el radio, la curvatura de la diáfisis genera un gran espacio interóseo para el desarrollo de la musculatura flexora del autopodio y los dígitos. El desarrollo del surco tendinal correspondiente al tendón del músculo extensor *carpi radialis* acompaña esta observación. Las características generales de robustez y proporción de la ulna y del radio son similares a las de *Ailuropoda*, con gran movilidad y capacidad de pronación y supinación del zeugopodio. Sin embargo, a diferencia de éste, la proporción del olécranon, sumada a la posición digi-

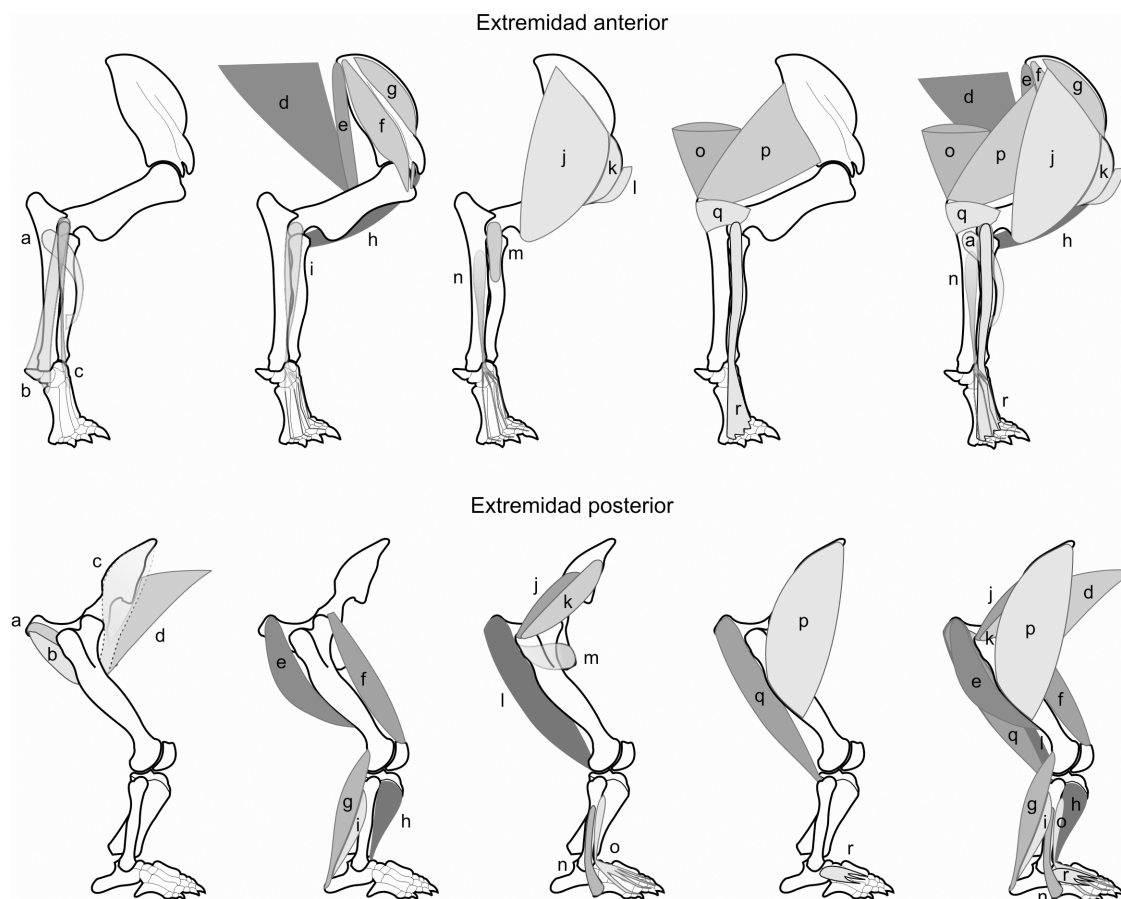


Figura 4. Reconstrucción muscular de las extremidades de *Homalodotherium*. Extremidad anterior / muscular reconstruction of the limbs of *Homalodotherium*. Fore limb: **a**, pronator teres; **b**, flexor carpi ulnaris; **c**, flexor carpi radialis; **d**, latissimus dorsi; **e**, teres major; **f**, infraspinatus; **g**, supraspinatus; **h**, biceps brachii; **i**, flexor digitorum superficialis; **j-k-l**, deltoideus (spinodeltoideus, acromiodeltoideus, clavodeltoideus); **m**, supinator; **n**, flexor digitorum profundus; **o**, dorsoepitrochlearis; **p**, triceps brachii; **q**, anconeus; **r**, extensores. Extremidad posterior / Hindlimb: **a**, obturator internus; **b**, quadratus femoris; **c**, iliacus; **d**, psoas major; **e**, biceps femoris; **f**, rectus femoris; **g**, gastrocnemius; **h**, tibialis anterior; **i**, soleus; **j**, gluteus minimus; **k**, gluteus medius; **l**, semimembranosus; **m**, obturator externus; **n**, peroneus brevis; **o**, extensor digitorum longus; **p**, gluteus maximus; **q**, semitendinosus; **r**, extensor digitorum brevis. Los músculos con transparencia se corresponden a la vista medial de la extremidad / muscles with transparency correspond to medial view of the limb.

tígrada del autopodio y la mayor extensión distal del zeugopodio en relación al húmero en *Homalodotherium*, suponen movimientos más veloces en la extensión de la porción media y distal de la extremidad.

Autopodio anterior. El escafoides y el lunar, de la serie proximal del carpo, articulan con el radio por medio de una superficie convexa continua y que se extiende sobre el margen dorsal, lo que permite gran movilidad en la flexión y la extensión del autopodio. La pronación y la supinación también serían importantes dadas las características de articulación con el radio y la ulna. Coombs (1983) sostiene que la distinta longitud de los metacarpales III, IV y V y la forma en que se transmite el peso por el lunar a través del magnum y el unciforme a estos metacarpales sugieren que la mayor parte del peso pasaría por el lado externo del autopodio. Sin embargo, la diferencia con

el metacarpal II no es tan marcada y la proporción entre los elementos carpales, así como la forma en que articulan entre ellos, concuerda con una distribución bastante homogénea del peso en la extremidad. Los metacarpales II, III, IV y V, notoriamente largos, generan una gran superficie palmar y distribuirían en forma equitativa el peso del cuerpo sobre los cuatro dígitos, por lo que se concuerda con Scott (1930) en creer errónea la suposición de Ameghino (1894) de que el autopodio anterior reposaba sobre el margen ulnar. Las características de la articulación metacarpo-falanges, de superficie cóncavo convexa y ubicada anterodorsalmente sobre el extremo distal de los metacarpos, sugieren una postura digitígrada. Además, como ya notó Coombs (1983), la forma en que se transfiere el peso del carpo al metacarpo concuerda con esta postura. Los dígitos tienen falanges muy cortas y robustas, con las ungueales en forma de

garras. Las primeras falanges presentan tuberosidades que suponen una importante inserción tendinosa, por lo que los dígitos serían cortos y fuertes en la flexión. Las articulaciones con mayor movilidad se corresponden a las del metacarpo-falanges, que permiten la flexión y extensión de los dígitos, y a la de las falanges ungueales, que posibilitan la hiperextensión de las garras. La presencia de un pisiforme robusto se asocia con el desarrollo de fuerza en la flexión del autopodio, ya que es el sitio de inserción del músculo *flexor carpi ulnaris* (figura 4).

Cintura pélvica. Las características del ilion suponen una musculatura gluteal (m. *gluteus maximus*, m. *gluteus medius*, m. *gluteus minimus*) muy importante (figura 4) que, dada la orientación anteromedial respecto al fémur, actuaría como rotador medial de la extremidad (función que adquiere gran importancia), como abductora, y en la flexión del fémur y pro-tracción de la extremidad. Estas dos últimas funciones son exclusivas del músculo *gluteus maximus*, que se origina en la porción anteromedial del ilion y se inserta en el tercer trocánter. La extensión lateral del ilion es una característica asociada a la postura bípeda o a la actividad cavadora (Davis, 1964). La gran extensión lateral observada en *Homalodotherium* es similar a la que se presenta en algunos xenartros fósiles como *Megatherium* Cuvier 1796 o *Scelidotherium* Owen 1840, para los que se ha propuesto la posibilidad de adoptar una postura bípeda (Casinos, 1996) y la posibilidad de cavar (Bargo *et al.*, 2000), respectivamente. Otras características asociadas con la adopción de postura bípeda (Davis, 1964) y que se han observado en *Homalodotherium* son el cuerpo del ilion robusto y la sínfisis isquio-púbica corta. Si se considera en postura bípeda (posición que además está respaldada por las proporciones del fémur, la tibia y el autopodio y por los ángulos que estos adoptan entre sí, datos personales), el músculo *gluteus maximus* estabilizaría la articulación acetábulo-femoral, flexionando la cintura pélvica y tirando el cuerpo hacia delante. En la parte interna del ilion se origina el músculo *iliacus*, que se inserta en el trocánter menor y tendría la misma función. Sobre el corto cuello del ilion, se diferencia una notoria superficie triangular para la inserción del *rectus femoris* (figura 4), que flexiona el fémur y extiende el zeugopodio. Sobre la tuberosidad isquial se originan los músculos *biceps femoris*, *semimembranosus* y *semitendinosus* (figura 4), que se insertan en la porción proximal de la tibia. Estos músculos retraen la extremidad, pero además son importantes para extender la cadera y elevar el cuerpo, función que adquiere importancia para mantener una postura bípeda; dada la corta longitud de la tibia, generan mucha fuerza en la porción distal del zeugopodio. El isquion robusto además puede llegar a tener relación con la capacidad de sentarse, como se

observa en *Ailuropoda* o *Ursus*, ya que el isquion soporta el peso durante este comportamiento (Davis, 1964). El isquion en *Homalodotherium* es mucho más robusto que en estos géneros y la tuberosidad isquial mucho más prominente. Además, por las proporciones de los elementos óseos de la extremidad posterior, sería fácil adoptar esta postura, dado que requiere una leve inclinación sobre la articulación de la rodilla que está próxima al suelo. Sobre el pubis se originan los músculos *gemellus*, *obturator* y *quadratus femoris* (figura 4) que se insertan en la porción proximal posterior del fémur y actúan rotando lateralmente el mismo. El músculo gracilis, también con origen en el pubis, se insertaría en el extremo proximal interno de la tibia y sería importante para aducir el estilopodio, flexionar el zeugopodio y asistir en la rotación medial cuando el zeugopodio está flexionado; esto último en particular sería importante al adoptar una postura bípeda.

Fémur. El desarrollo transversal de la diáfisis del fémur supone una importante tensión transversal del hueso, que estaría dada por la gran masa corporal, más aún durante la posible adopción de una postura bípeda. La curvatura medial de la diáfisis así como el cuello corto y ancho también podrían ser reflejo de esta condición. La cabeza articular es semiesférica y no se diferencia la fovea capitis, por lo que Scott (1930) la asemeja a la de ungulados de gran masa corporal. El trocánter mayor es una importante zona de inserción para los músculos *gluteus minimus* y *medius* (figura 4) que estarían bien desarrollados. El trocánter menor constituye una amplia zona proximodistal de inserción para los músculos *iliacus* y *psaos* (figura 4), que flexionan el fémur. En el tercer trocánter, extendido proximodistalmente, se inserta el músculo *gluteus maximus* (figura 4), uno de los principales músculos que flexionan y abducen la extremidad. La gran extensión proximodistal de la superficie de inserción de estos músculos incrementa el brazo de momento de los mismos y favorece la producción de fuerza generada en la flexión, acción que adquiere importancia para estabilizar el cuerpo al adoptar una postura bípeda. La zona de inserción para los músculos *obturator*, *gemellus* y *quadratus femoris* sobre la fosa intertrocantérica también se extiende proximodistalmente y la superficie se proyecta en un zócalo que incrementa el área de inserción y mejoraría el brazo de momento de estos músculos para rotar lateralmente el fémur. En la epífisis distal, los cóndilos se orientan con un ángulo aproximado de 45° respecto al eje de la diáfisis, pero se ubican en distinto plano y se diferencian en el tamaño y forma de las superficies articulares. El cóndilo medial es de posición más distal y es mucho más convexo que el lateral, el cual presenta sólo una leve convexidad, correspondiéndose con la superficie articular de la tibia, que presenta la

medial más cóncava. Acorde con esta conformación de los cóndilos, la extremidad estaría rotada lateralmente, con la articulación de la rodilla desplazada desde el plano sagital hacia el margen externo. La tibia y por consiguiente los autopodios rotan levemente, con la porción anterior orientada externamente y la porción posterior interna. La superficie y forma de los cóndilos suponen que el peso del cuerpo descansaría mayormente sobre el margen lateral de la extremidad. La tróclea patelar es corta, ancha y poco profunda, de acuerdo con lo observado en mamíferos plantígrados (Carrano, 1997). La tróclea es levemente asimétrica, con la cresta lateral más abrupta y más extendida proximalmente que la medial, en un patrón contrario al observado en ungulados actuales, en los que predomina la cresta medial. Esta conformación de la tróclea genera un radio de rotación para la patela más amplio sobre el margen lateral. En este margen, la fuerza ejercida por la patela estaría incrementada, en correspondencia con el mayor soporte de masa corporal sobre la porción lateral de la extremidad. Además, se observa un importante desarrollo de los sitios de inserción de los ligamentos colaterales, medial y lateral, que evitarían las dislocaciones de esta articulación.

Tibia-fíbula. El desplazamiento lateral desde el cuerpo de la diáfisis de la faceta articular para el cóndilo lateral del fémur, permite distribuir el peso del cuerpo en la extremidad, derivando parte del mismo lateralmente hacia la fíbula, en lugar de ser soportado sólo por la diáfisis tibial; esta distribución favorece el desplazamiento de fuerzas hacia el margen lateral. Acorde con la corta longitud de la tibia respecto al fémur, habría una importante fuerza de flexión en la porción distal de la extremidad. Las características de la epífisis distal, ancha, robusta, con el maléolo medial bien desarrollado y las crestas para el astrágalo anchas y poco profundas, suponen que la distribución transversal de fuerzas sobre el autopodio sería notoria y que los movimientos no se restringen al plano sagital. El gran desarrollo de la tuberosidad para la inserción del tendón patelar concuerda con la elevada tensión y fuerza que soportaría esta articulación, previniendo las dislocaciones.

La curvatura de la fíbula genera un gran espacio interóseo para el origen y desarrollo del músculo *tibialis anterior* (figura 4), que flexiona dorsalmente y supina el autopodio, del músculo *tibialis posterior*, que supina y flexiona plantarmente el autopodio, y de los músculos extensores del autopodio y dígitos (figura 4). De acuerdo con la posición supinada que tendría el autopodio (como se discute más adelante), los músculos *tibialis* tendrían una función relevante.

Autopodio posterior: Astrágalo. Las características de la tróclea (ancha, poco profunda, con las crestas muy poco marcadas y levemente asimétricas), su ubi-

cación sobre el cuerpo del astrágalo y la posición del surco para el tendón plantar se corresponden con una postura plantígrada del autopodio con posibilidad de movimiento mediolateral del mismo (Carrano, 1997; Wang, 1993; Ginsburg, 1961). También la posición horizontal de la articulación del navicular se corresponde con lo observado en mamíferos plantígrados (Carrano, 1997). Esta postura es respaldada, además, por la presencia de la zona articular extra para la tibia sobre la porción medial posterior a la tróclea, que limita la extensión del autopodio. La gran proporción de la tróclea en relación con el cuerpo total del astrágalo (68%) y la forma de la misma, asociadas con la forma y disposición de las superficies de articulación con el calcáneo, respaldan una transmisión dorsoplantar (vertical) de fuerzas en el autopodio, a su vez con una importante componente transversal de las mismas. La superficie ectal de articulación con el calcáneo es cóncava, por lo que concentra la fuerza recibida sobre esta porción articular hacia el margen lateral del calcáneo. Esta observación concuerda con la interpretación de Ameghino (1894), Scott (1930) y Coombs (1983) de que el autopodio descansa sobre el margen fibular (véase discusión Autopodio).

Calcáneo. La longitud del túber, mucho mayor que la del cuerpo articular, se corresponde con un importante brazo de momento para los músculos *gastrocnemius* y *plantaris* (figura 4), que favorece la producción de fuerza en la extensión del autopodio; estos músculos además son de particular importancia para estabilizar la articulación del tobillo al considerar una postura bípeda. De acuerdo con las características de la articulación con la fíbula (muy amplia y casi coplanar con las superficies para el astrágalo), una parte importante del peso del cuerpo está dirigida hacia el margen lateral del autopodio, más aún considerando las características del astrágalo y el escaso desarrollo del proceso sustentacular en el calcáneo. Sobre el margen lateral anterior contiguo a la articulación con el cuboides, se insertarían el ligamento talo calcáneo y el músculo *extensor digitorum brevis* (figura 4), extensor de los dígitos. La tuberosidad medial distal presente en el túber podría corresponderse al sitio de inserción del músculo *flexor digitorum brevis*, que flexiona las falanges proximales y sería importante en ejercer fuerza sobre el sustrato tanto para la locomoción como para sostener una postura bípeda.

Resto del autopodio. El autopodio posterior es de menor tamaño que el anterior. De acuerdo con la interpretación dada para el astrágalo y el calcáneo, es plantígrado, con una importante distribución transversal de fuerzas y con el soporte del peso del cuerpo desplazado hacia el margen lateral del mismo. Esto está en concordancia con la propuesta de

Ameghino (1894) y Scott (1930) quienes sostuvieron que el autopodio posterior descansaría sobre el margen fibular. Con respecto a esto, Scott (1930) reconoce que la gran movilidad de la cabeza astragalar permite una rotación parcial del autopodio respecto a la extremidad. El resto del autopodio presenta otras características relevantes. El navicular, corto en sentido anteroposterior y muy ancho, se extiende sobre el lado interno llegando hasta el espacio medial del astrágalo. Esta proyección se corresponde con el sitio de inserción del músculo tibialis posterior, que se inserta además sobre la tuberosidad sustentacular (robusta y rugosa), el cuboides, los cuneiformes y los metatarsales II, III y IV, y actúa flexionando plantarmente el autopodio e invirtiéndolo, función, ésta última, particularmente importante si se considera la inversión que experimenta el autopodio al descansar sobre el margen fibular. La proyección del navicular incrementa el área sobre la que actúa este músculo y mejora tanto la orientación como el brazo de momento del mismo en la inversión. La articulación del astrágalo para el navicular y la del calcáneo para el cuboides se ubican sobre el mismo plano, lo que permite que haya movimiento del tarso a este nivel articular. Además, como ya señaló Scott (1930), la articulación del navicular con el astrágalo es de gran movilidad, permitiendo la inversión del autopodio en este sector. Asociado con esto, el cuboides presenta una angosta banda articular para el astrágalo, que, según Scott (1930), estaría en contacto cuando el navicular se desplaza hacia el margen tibial. Por otro lado, la porción proximal del metatarsal V es muy prominente y se extiende lateral y proximalmente en el autopodio, en forma conspicua. Este es el sitio de inserción del músculo *peroneus brevis* (figura 4) que revierte el autopodio. Al igual que sucede con el navicular, esta proyección incrementa el área de acción y mejora el brazo de momento del músculo en la eversión, contrarrestando la acción del músculo *tibialis posterior*. Acorde con esto, el autopodio tendría una importante capacidad de inversión y eversión del mismo. Con respecto a las falanges, a diferencia de lo que se observa en el autopodio anterior, las superficies articulares proximales no se extienden sobre la cara dorsal, por lo que los dígitos y garras no tenían la misma libertad de movimientos.

Algunas características del esqueleto apendicular de *Homalodotherium* son similares a las del perisodáctilo *Chalicotherium*, con el que se ha comparado en diversas oportunidades (Scott, 1930; Riggs, 1937; Coombs, 1983), como la proporción de los elementos óseos entre las extremidades. Sin embargo, las diferencias también son notorias, sobre todo en la extremidad anterior. Las proporciones, la robustez y los accidentes óseos principalmente observados en el húmero denotan que la funcionalidad de la extremi-

dad no es exactamente la misma. El húmero de *Chalicotherium* es más grácil y con menos área de inserción muscular para el complejo deltoideo y la ulna tiene el olécranon menos desarrollado. Estas características se asocian, en primera instancia, con una menor capacidad para el desarrollo de fuerza y una mayor especialización de la extremidad a los movimientos veloces, tanto de la porción proximal como de la distal de *Chalicotherium*. Por otro lado, la extremidad posterior comparte proporciones más similares, aunque igualmente es más grácil y la pelvis se dispone más verticalmente que en *Homalodotherium*, quizás en relación con la posibilidad de adoptar una postura bípeda o de sentarse, como se discute anteriormente en el texto.

Respecto al otro perisodáctilo con el que se ha comparado, *Moropus*, acorde con lo observado en el ejemplar montado en el AMNH de Nueva York, la principal semejanza está dada en las características del autopodio anterior; sin embargo, las proporciones de las extremidades y los accidentes óseos son muy diferentes, así como la conformación del húmero, la posición de la cintura pélvica y la postura del autopodio posterior que es digitígrada y no plantígrada. Por otro lado, la abducción de las extremidades es mucho menor que la de *Homalodotherium* (no se dispone de datos sobre esta característica en *Chalicotherium*), por lo que las características funcionales no son compartidas con este género, siendo en general *Homalodotherium* más similar a *Chalicotherium*.

Si bien las comparaciones realizadas con estos géneros son válidas y aportaron notoriamente a la interpretación de *Homalodotherium*, el estudio de las extremidades bajo un contexto biomecánico clarifica las similitudes y diferencias funcionales; no sólo aporta a la interpretación al comparar con mamíferos actuales, sino que permite interpretar directamente la estructura y función del individuo aún sin una contraparte viviente.

Comparación morfométrica

Los estudios en mamíferos actuales muestran que, tanto en ungulados y proboscídeos como en roedores caviomorfos, los índices IO, IRU, IE y IB son los que mejor reflejan la variación entre fuerza y velocidad de la extremidad anterior (Elissamburu, 2007). Estos índices muestran tener un alto significado funcional que permite utilizarlos con cierta confianza para interpretar las extremidades en mamíferos fósiles (Elissamburu, 2007). El IE además ha sido considerado indicador de fosorialidad y capacidad cavadora (Hildebrand, 1985; Lessa y Stein, 1992) y en roedores caviomorfos tiene además cierta sensibili-

dad a los cambios de la masa corporal (Elissamburu, 2001; Elissamburu y Vizcaíno, 2004). Por otro lado, el IO también es considerado un buen indicador de fursorialidad y capacidad cavadora en mamíferos en general y armadillos en particular (Hildebrand, 1985; Vizcaíno et al., 1999; Vizcaíno y Milne, 2002) y el IB se relaciona con la variación en la velocidad de la extremidad en mamíferos en general, primates y armadillos (Howell, 1944; Fleagle, 1979; Vizcaíno y Milne, 2002). La longitud de la cresta deltoidea ha sido analizada por Hildebrand (1985) y en particular el IDp ha sido estudiado en roedores caviomorfos (Elissamburu, 2001, 2007; Elissamburu y Vizcaíno, 2004), dasipódidos (Vizcaíno y Milne, 2002) y ungulados (Elissamburu, 2007). En los roedores se asocia con la masa corporal y modo de locomoción, en dasipódidos muestra una marcada relación funcional con el desarrollo de fuerza del antebrazo asociado a la actividad cavadora y en ungulados no tiene un valor funcional significativo.

La proporción del músculo *deltoideus* (IDp) parece tener un componente estructural característico de cada grupo, asociado a la adaptación locomotora de la extremidad y postura del cuerpo (principalmente por el comportamiento que este índice presenta en ungulados y roedores caviomorfos), un componente funcional asociado con la capacidad de la extremidad de desarrollar funciones accesorias a la locomoción (como la capacidad de cavar en dasipódidos (Vizcaíno y Milne, 2002) o la elevada adaptación para cavar del roedor caviomorfo *Lagostomus*) y un componente asociado al soporte del peso corporal, como se aprecia claramente en roedores caviomorfos (Elissamburu, 2001; Elissamburu y Vizcaíno, 2004; Elissamburu, 2007). El valor observado en *Homalodotherium* para el índice de desarrollo deltoideo y pectoral indica un gran potencial para el desarrollo de fuerza en la flexión del estilopodio. Las proporciones del complejo deltoideo son mucho mayores que las observadas en ungulados, proboscídeos y en el caviomorfo *Lagostomus* especializado en el desarrollo de fuerzas para cavar; y es similar al de la tribu Priodontini entre los dasipódidos, una de las tribus con mayor adaptación a la actividad cavadora (Vizcaíno y Milne, 2002). De acuerdo con esto, más allá del componente estructural que puede ser propio del orden, el elevado valor del índice, similar o mayor al de especies con un alto potencial en el desarrollo de fuerza para cavar y mucho mayor que el de mamíferos de similar masa corporal, permite indicar que el húmero de *Homalodotherium* estaría especializado para generar fuerzas importantes en la flexión del mismo, con una función accesorial al soporte del peso corporal.

El índice de desarrollo epicondilar (IE) es próximo al valor de *Rhinoceros*. La interpretación funcional es

distinta en los diferentes grupos de mamíferos. Entre los ungulados, el desarrollo del epicóndilo se relaciona con una mayor masa muscular asociada al soporte corporal, que se observa en mamíferos de gran tamaño como *Rhinoceros*. En roedores caviomorfos, por otro lado, el epicóndilo se expande principalmente en su porción medial, incrementando el sitio de inserción de los músculos pronadores y flexores del autopodio y los dígitos, que se encuentran ampliamente desarrollados y favorecen el desarrollo de fuerza para cavar en el autopodio y movilidad en el zeugopodio y el autopodio. Dada la morfología de la extremidad en *Homalodotherium*, el elevado valor de IE se asocia tanto al soporte de la masa corporal como a la posibilidad de pronación y supinación del zeugopodio y flexión del autopodio y dígitos, funciones, estas últimas, de gran relevancia.

El valor reducido del desarrollo del olécranon (IO) en *Homalodotherium* es claramente indicador de movimientos veloces en la extensión del zeugopodio. Este índice tiene un alto grado de homogeneidad tanto en los valores como en la interpretación funcional en los distintos órdenes de mamíferos analizados (Elissamburu, 2007). Una característica particular de *Homalodotherium* es que no hay una correlación funcional entre las adaptaciones del estilopodio y del zeugopodio, como generalmente se da en otros mamíferos. En este caso, el estilopodio favorece el desarrollo de fuerza, mientras que el zeugopodio favorece la velocidad de extensión.

El elevado valor de robustez de la ulna (IRU) estaría asociado a la gran resistencia del zeugopodio al desarrollo de fuerza, en este caso asociado al soporte del peso corporal (como sucede en *Rhinoceros*), como complemento funcional a la fuerza impartida por el húmero, o a la manipulación del alimento, dado que la morfología del zeugopodio no respalda la posibilidad de generar fuerzas importantes al momento de extender el mismo, como se observa en mamíferos con capacidad cavadora tal como los roedores caviomorfos.

La interpretación de la extensión distal de la extremidad (IB) respalda la hipótesis de que se favorecen los movimientos veloces en la porción distal más que el desarrollo de fuerza. Las extremidades en las que prevalece la fuerza y no la velocidad tienden a ser cortas distalmente, como en el caso de los ungulados *Rhinoceros*, *Hippopotamus*, *Sus* y *Tayassu* (Elissamburu, 2007).

Tanto en roedores caviomorfos como en ungulados y proboscídeos, los índices que mejor reflejan la variación en el grado de velocidad y cursorialidad en la extremidad posterior son IRT, IC y IRF (este último con un valor menos significativo), con la diferencia de que en caviomorfos la disminución de velocidad y cursorialidad asociada al mayor desarrollo de fuerza

se relaciona con el incremento de la capacidad cavadora y en ungulados al aumento de la masa corporal (Elissamburu, 2007). El IRT además ha mostrado tener una fuerte asociación con la masa corporal en roedores caviomorfos (Elissamburu, 2001; Elissamburu y Vizcaíno, 2004), el IC en caviomorfos (Elissamburu, 2001) y armadillos (Vizcaíno y Milne, 2002) y el IRF en mamíferos en general y primates (Biewener y Taylor, 1986; Demes *et al.*, 1994).

Los valores observados en *Homalodotherium* para el índice de robustez del fémur (IRF), mucho mayor a lo observado en ungulados actuales, indican un alto grado de resistencia al desarrollo de fuerza transversal. Esta característica puede estar asociada a un incremento en las tensiones transversas dado por la postura de las extremidades y el soporte de la masa corporal, tanto en postura cuadrúpeda, en la que el peso estaría desplazado sobre las extremidades posteriores (mucho más cortas que las anteriores), como al adoptar una postura bípeda. Esta observación se suma al elevado valor de robustez de la tibia (IRT), similar al de *Rhinoceros*, adaptado a soportar una elevada masa corporal.

La extensión distal de la extremidad posterior (IC) marca una notable diferencia respecto a la extremidad anterior y a lo observado en la mayoría de los ungulados actuales. Distalmente, la extremidad es más corta que en *Hippopotamus*, con la longitud más corta de la tibia respecto al fémur. Las proporciones de la extremidad posterior son similares a las de los proboscídeos; sin embargo, las características articulares del fémur no respaldan una postura vertical del mismo en la extremidad, como sucede en las especies de este orden. La longitud del fémur respecto a la tibia en *Homalodotherium* respalda la posibilidad de adoptar una postura bípeda, ya que permite desplazar el centro de masa hacia atrás y equilibrar los movimientos relativos al punto de apoyo para mantener la postura.

Conclusiones

La extremidad anterior de *Homalodotherium* es de postura digitígrada, robusta y larga distalmente, con una gran longitud de la ulna y el autopodio. El estilopodio tendría un desarrollo muscular importante, preponderando el desarrollo de fuerzas en la flexión del mismo y en la protracción de la extremidad. Por otro lado, el zeugopodio es robusto y con una importante capacidad de pronación y supinación, pero no se prepondera el desarrollo de fuerzas, sino que sería capaz de desarrollar movimientos veloces en la porción distal de la extremidad. El autopodio es amplio, funcionalmente tetradáctilo (pentadáctilo con el dedo I vestigial), con una distribución homogénea del

peso sobre el mismo, con gran capacidad de flexionar y extender el carpo y las falanges y notable desarrollo de fuerza en la flexión.

La extremidad posterior es de postura plantígrada, coincidiendo con lo observado por Coombs (1983). Es extensa proximalmente y corta en la porción distal; está rotada lateralmente y el peso del cuerpo descansa principalmente sobre el margen lateral. El autopodio es pentadáctilo, con el dedo I reducido, y reposa sobre el margen fibular; es más pequeño que el autopodio anterior, pero estaría adaptado al soporte de gran masa corporal. La musculatura gluteal está muy desarrollada por lo que puede deducirse de las superficies de inserción del ilion y el fémur; la conformación muscular y las proporciones de la extremidad respaldan la posibilidad de adoptar una postura bípeda. Habría un importante desarrollo de fuerza en la flexión y aducción del estilopodio, en la flexión de la extremidad y extensión de la cadera, en la flexión en la porción distal de la extremidad y en la extensión, inversión y eversión del autopodio.

Los resultados anatómicos, morfométricos y biomecánicos obtenidos refutan algunas inferencias previas sobre la postura del miembro anterior y la posibilidad de cavar. La extremidad anterior tendría una distribución homogénea del peso y actuaría tirando del alimento hacia atrás con el húmero, sin impartir demasiada fuerza en la flexión del zeugopodio, por lo que se respalda el hábito folívoro asociado a formaciones arbóreas. Los resultados no concuerdan con un hábito cavador; sin embargo, es posible que haya existido un rascado del terreno, dado por la flexión del autopodio y la tracción del húmero, similar a lo que ocurre en cánidos actuales. La posibilidad de flexionar velozmente el zeugopodio puede indicar además que los miembros anteriores eran utilizados también como defensa, función que se relaciona con la capacidad de flexionar con fuerza la mano y dígitos. Por otro lado, la capacidad de manipular el alimento o utilizar el autopodio para otras funciones era elevada.

En la extremidad posterior, los resultados respaldan el mayor soporte del peso sobre el margen lateral en el autopodio y la extremidad; de acuerdo con las proporciones de los segmentos óseos, las extremidades posteriores están adaptadas para soportar el peso corporal y actuar en una postura bípeda, dejando libres los miembros anteriores. Permitirían además la posibilidad de sentarse.

Las características de *Homalodotherium*, en relación con la funcionalidad de las extremidades, lo colocan en un contexto particular respecto a otros Notungulados coetáneos, como *Nesodon* Owen 1846 entre los de mayor tamaño, en los que la alimentación es herbívora, pero sobre recursos distintos, no arbóreos (Bond, 1986). Asimismo, es de importancia

la posición frente a otros mamíferos coetáneos como *Hapalops* Ameghino 1887 (Xenarthra, Megatheriidae) que, si bien es de mucho menor tamaño (26 kg), presentaba adaptaciones para hábitos arbóreos o trepadores (White, 1997). En el Santacrucense, la Patagonia estaba aparentemente forestada, con una gran diversidad de ambientes potenciales y sin grandes planicies áridas hasta finales del Mioceno tardío (Webb 1978; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990), por lo que el ámbito era propicio para estos hábitos. La capacidad funcional de las extremidades para el uso de recursos arbóreos, el posible uso de la extremidad como defensa y la posibilidad de adoptar posturas bípedas o sentarse abren un panorama paleobiológico distinto para el género, importante para futuros estudios del orden o de interpretaciones en el uso de recursos y de dinámica de comunidades.

Agradecimientos

A L. De Santis, por el apoyo académico, personal y la lectura del manuscrito. A W.F. Simpson (Fossil Vertebrate Collection, FMNH, Chicago, USA), D. Brinkman (Division of Vertebrate Paleontology, YPM, New Haven, USA), A. Kramarz (Colección Paleontología de Vertebrados, MACN, Buenos Aires, Argentina) y M. Reguero (Dpto. Paleontología de Vertebrados, MLP, La Plata, Argentina) por el acceso a las respectivas colecciones a su cargo. A los revisores por los constructivos comentarios sobre el trabajo. Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) de Argentina por financiar el trabajo y al American Museum of Natural History de New York (Study Grant).

Bibliografía

- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de los mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos Eocenos de Patagonia y depositados en el Museo de La Plata. *Boletín del Museo de La Plata* 1: 1-26.
- Ameghino, F. 1891. Nuevos restos de mamíferos fósiles descubiertos por Carlos Ameghino en el Eoceno de la Patagonia austral. Especies Nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 289-328.
- Ameghino, F. 1894. Sur les ungules fossiles de l'Argentine. *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Aires* 2: 193-303.
- Ameghino, F. 1895. Sur les oiseaux fossiles de Patagonie et le faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. II. Première contributions à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. *Boletín del Instituto Geográfico de Argentina* 15: 603-660.
- Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F., Archuby, F.M. y Blanco, R.E. 2000. Limb Bone Proportions, Strength and Digging in Some Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene) Mylodontid Ground Sloths (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 601-610.
- Biewener, A.A. y Taylor, C.R. 1986. Bone strain: a determinant of gait and speed? *Journal of Experimental Biology* 123: 383-400.
- Bond, M. 1986. Los unguados fósiles de Argentina: evolución y paleoambientes. 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza) *Actas* 2: 173-185.
- Cabrera, A. y Kraglievich, L. 1931. Diagnósis previas de los unguados fósiles del Arroyo Chasicó. *Notas preliminares del Museo de La Plata* 1: 107-113.
- Carrano, M.T. 1997. Morphological indicators of foot posture in mammals: a statistical and biomechanical analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 121: 77-104.
- Casinos, A. 1996. Bipedalism and quadrupedalism in *Megatherium*: an attempt at biomechanical reconstruction. *Lethaia* 29: 87-96.
- Coombs, M.C. 1983. Large mammalian clawed herbivores: a comparative study. *Transactions of the American Philosophical Society* 73: 1-96.
- Cuvier, G. 1796. Notice sur de squelette d'une très grande espèce de quadrupède inconnue jusqu'à présent, trouvé au Paraguay, et déposé au Cabinet d'Histoire Naturelle de Madrid. *Magazine encyclopédique, ou Journal des Sciences, des lettres et des Arts* 2: 303-310.
- Davis, D.D. 1964. The Giant Panda. A morphological study of evolutionary mechanisms. Chicago Natural History Museum, *Fieldiana: Zoology Memoirs* 3: 1-339.
- Demes, B., Larson, S.G., Stern, J.T. Jr., Jungers, W.L., Biknevicius, A.R. y Schmitt, D. 1994. The kinetics of primate quadrupedalism: 'hindlimb drive' reconsidered. *Journal of Human Evolution* 26: 353-374.
- Elissamburu, A. 2001. [Análisis morfológico y morfofuncional de *Paedotherium* (Mammalia, Notoungulata) del Plioceno y Pleistoceno temprano de la provincia de Buenos Aires. Correlación con su aptitud fosorial. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, 101 pp. Inédita].
- Elissamburu, A. 2007. [Estudio Biomecánico del Aparato Locomotor de Ungulados Nativos Sudamericanos (Notoungulata). Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 436 pp. Inédita].
- Elissamburu, A. y Vizcaíno, S.F. 2004. Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Zoology* 262: 145-159.
- Fleagle, J.G. 1979. *Primate adaptation and evolution*. Academic Press, New York, 596 pp.
- Flower, W.H. 1873-1874. On a Newly Discovered Extinct Ungulate Mammal from Patagonia, *Homalodontotherium Cunninghami*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 164: 173-182.
- Getty, R. 1991. *Anatomía de los animales domésticos*. Tomo 1. B.S. Rosenbaum, N.G. Ghoshal y D. Hillman (eds.), Salvat, México, 1335 pp.
- Ginsburg, L. 1961. Plantigradie et digitigradie chez les carnivores fissipedes. *Mammalia* 25: 1-21.
- Gregory, W. 1950. *The anatomy of the gorilla*. American Museum of Natural History, Columbia University press, New York, 310 pp.
- Hildebrand, M. 1985. Digging in quadrupeds. En: M. Hildebrand, D.M. Bramble, K.F. Liem y D.B. Wake (eds.), *Functional Vertebrate Morphology*, Belknap Press, Cambridge, London, pp. 89-109.
- Hildebrand, M. 1988. *Analysis of vertebrate structure*. John Wiley and Sons (eds.), New York, 701 pp.
- Howell, B.A. 1944. *Speed in animals. Their specialization for running and leaping*. University of Chicago Press, Chicago, 270 pp.
- Jenkins, F.A. 1971. Limb posture and locomotion in the Virginia opossum (*Didelphis marsupialis*) and in other non-cursorial mammals. *Journal of Zoology* 165: 303-315.
- Kaup, J.J. 1833. *Description des ossements fossiles de mammifères vol* 2. J. G. Heyer (ed.), Darmstadt, 31 pp.
- Lessa, E.P. y Stein, B.R. 1992. Morphological constraints in the digging apparatus of pocket gophers (Mammalia: Geomyidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 47: 439-453.
- Lydekker, R. 1893. A study of the extinct ungulates of Argentina. *Anales del Museo de La Plata* 2: 1-19.
- Marsh, O.C. 1877. Notice of some new vertebrate fossil. *American Journal of Arts and Sciences* 14: 249-256.
- Owen, R. 1840. Fossil Mammalia (4). En: C. Darwin (ed.), *Zoology of the voyage of H. M. S. Beagle*. Smith, Elther y Co., Londres 1: 81-111.

- Owen, R. 1846. *A History of British Fossil Mammals and Birds*. J. Van Voorst, Londres, 560 pp.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and Mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23-60.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J.L. 1996. Land Mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. *Müncher Geowiss Abh. (A)* 30: 265-319.
- Riggs, E.S. 1937. Mounted skeleton of *Homalodotherium*. *Geological Series of Field Museum of Natural History* 6: 233-243.
- Ryan, J.M. 1989. Comparative Myology and Phylogenetic Systematics of the Heteromyidae (Mammalia, Rodentia). En: G.R. Smith, y S.V. Fink (eds.), *Miscellaneous Publications Museum of Zoology 176*, University of Michigan, Michigan, 103 pp.
- Scott, W.B. 1930. A partial skeleton of *Homalodontotherium* from the Santa Cruz Beds of Patagonia. *Field Museum of Natural History, Geology Memoirs* 1: 7-34.
- Simpson, G.G. 1980. *Splendid Isolation: The Curious History of South American Mammals*. Yale University Press, New Haven, 226 pp.
- Vizcaíno, S.F. y Milne, N. 2002. Structure and function in armadillo limbs (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). *Journal of Zoology* 257: 117-127.
- Vizcaíno, S.F., Fariña, R.A. y Mazzetta, G. 1999. Ulnar dimensions and fossoriality in armadillos and other South American mammals. *Acta Theriologica* 44: 309-320.
- Wang, X. 1993. Transformation from plantigrade to digitigrade: functional morphology of locomotion in *Hesperocyon* (Canidae: Carnivora). *American Museum Novitates* 3069: 1-23.
- Web, S.D. 1978. A history of savanna vertebrates in the new world: Part II: South America and the Great Interchange. *Annals Review Ecology and Systematic* 9: 393-426.
- White, J.L. 1993. Indicators of locomotion habits in xenarthrans: evidence for locomotor heterogeneity among fossil sloths. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 230-242.
- White, J.L. 1997. Locomotor adaptations in Miocene Xenarthrans. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 246-264.
- Woods, C.A. 1972. Comparative Myology of Jaw, Hyoid, and Pectoral Appendicular Regions of New and Old World Hystricomorph Rodents. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 147: 115-198.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, INC., Englewood Cliffs, New Jersey, 718 pp.

Recibido: 14 de junio de 2008.

Aceptado: 2 de septiembre de 2009.