



**FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICA**

ANÁLISIS MORFOFUNCIONAL DEL HÚMERO DEL PEREZOSO MARINO  
THALASSOCNUS SPP. (PILOSA, TARDIGRADA) MEDIANTE MORFOMETRÍA  
GEOMÉTRICA BIDIMENSIONAL

**Línea de investigación:**

**Biodiversidad, ecología y conservación**

Tesis para optar el título profesional de Licenciado en Biología

**Autor:**

Olmedo Romaña, Giancarlo Josué

**Asesor:**

Salas Asencios, Ramsés  
(ORCID: 0000-0002-4075-1736)

**Jurado:**

Lopez Bulnes, Jorge Luis  
Murrugarra Bringas, Victoria Ysabel  
Bohorquez Meza, Isabel Doris

**Lima - Perú**

**2023**







**FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICA**

**ANÁLISIS MORFOFUNCIONAL DEL HÚMERO DEL PEREZOSO MARINO**

***Thalassocnus* spp. (PILOSA, TARDIGRADA) MEDIANTE MORFOMETRÍA**

**GEOMÉTRICA BIDIMENSIONAL**

**Línea de investigación:**

Biodiversidad, ecología y conservación

Tesis para optar el Título Profesional de Licenciado en Biología

**Autor:**

Olmedo Romaña, Giancarlo Josué

**Asesor:**

Salas Asencios, Ramsés

ORCID: 0000-0002-4075-1736

**Jurado:**

Jorge Luis Lopez Bulnes

Victoria Ysabel Murrugarra Bringas

Isabel Doris Bohorquez Meza

**Lima – Perú**

**2023**

### **Dedicatoria**

A mis hermanas Caroline Verónica, Gianna Sofía y Mía Nicole, merecen toda la felicidad que les va a llegar.

### **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco a mis compañeros del Museo de Historia Natural Javier Prado que nunca dudaron en ayudarme y sin cuyo apoyo constante no hubiese podido terminar este trabajo, en especial a Rafael Varas, Alí Altamirano, Manuel Burga, Angélica Aliaga, Iván Alvarado y Leonardo Hostos.

A mi familia, en especial a mi madre y a mi abuela por el apoyo que nunca dejé de sentir en casa.

Al biólogo Felipe Montenegro, que trabajó para que muchos de mis compañeros de base y yo alcancemos nuestra primera meta luego de egresar.

Así también, agradezco a mi asesor, el profesor Ramsés Salas por el apoyo brindado en la revisión y corrección de este trabajo.

## ÍNDICE

I.	INTRODUCCIÓN .....	12
	1.1. Descripción y formulación del Problema .....	13
	1.2. Antecedentes .....	14
	1.3. Objetivos .....	16
	1.4. Justificación .....	17
	1.5. Hipótesis .....	17
II.	MARCO TEÓRICO.....	18
	2.1. Bases teóricas sobre el tema de investigación .....	18
	2.1.1. Diversidad Histórica y Actual de Perezosos .....	18
	2.1.2. Geología.....	20
	2.1.3. Género Thalassocnus.....	22
	2.1.3.1.Filogenia del género. . .....	23
	2.1.3.2.Estilo de vida y exploración de substrato.. .....	24
	2.1.4. Morfología Funcional.....	25
	2.1.4.1.Tardigrada, Vermilingua y Cingulata .....	25
	2.1.4.2.Mamíferos marinos.....	26
	A. Archaeoceti.....	238
	A.1 Locomoción. ....	248
	B.Sirenia. ....	239
	B.1. Locomoción.....	30
	C.Pinnipedia. ....	31
	C.1.Locomoción.....	31
	D. Lutrinae (Mustelidae). ....	23
	D.1. Locomoción.....	34
III.	MÉTODO.....	36
	3.1. Tipo de investigación.....	36
	3.2. Ámbito temporal y espacial.....	37
	3.3. Variables.....	37
	3.4. Población y muestra .....	37
	3.5. Instrumentos .....	46

3.6. Procedimientos .....	46
3.6.1. Bases teóricas de los métodos a utilizarse .....	46
3.6.1.1. Morfometría. ....	4652
A. Morfometría clásica y morfometría geométrica .....	46
3.6.1.2. Ubicación de Landmarks en Húmero. ....	52
A. Evaluación de viabilidad de landmarks para otras especies. ....	55
3.6.2. Diseño de mapas musculares .....	56
3.7. Análisis de datos.....	56
I.V. RESULTADOS .....	85
4.1 Análisis morfométrico.....	65
4.1.1. Vista craneana.....	65
4.1.1.1. Distribución de datos.....	69
4.1.2. Vista lateral.....	74
4.1.3. Mapas musculares .....	83
V. DISCUSIÓN DE RESULTADOS.....	85
VI. CONCLUSIONES .....	89
VII. RECOMENDACIONES .....	90
VIII. REFERENCIAS.....	91

## LISTA DE TABLAS

	<b>Página</b>
<b>Tabla 1.</b> Relación de especies actuales de perezosos en <i>Choloepus</i> y <i>Bradypus</i> . .....	18
<b>Tabla 2.</b> Relación de taxones empleados.....	38
<b>Tabla 3.</b> Relación de especímenes usados para los análisis, código, repositorio y referencias.....	40
<b>Tabla 4.</b> Relación de características que pueden servir para establecer puntos tentativos a usar como landmarks.....	50
<b>Tabla 5.</b> Relación de landmarks y semilandmarks para el húmero.....	52
<b>Tabla 6.</b> Disposición de landmarks (1-10) y semilandmarks (11-68) usados para las fotografías en vista craneana en este trabajo. ....	60
<b>Tabla 7.</b> Disposición de landmarks (1-10) y semilandmarks (7-46) usados para las fotografías en vista lateral en este trabajo. ....	61
<b>Tabla 8.</b> Disposición de landmarks (1-10) y semilandmarks (7-46) usados para las fotografías en vista lateral en este trabajo.....	65
<b>Tabla 9.</b> Relación de porcentaje de varianza asociado a cada componente Principal.....	75



## LISTA DE FIGURAS

	<b>Página</b>
<b>Figura 1.</b> Cladograma de Xenarthra (con énfasis en Pilosa), basado en datos morfológicos.....	19
<b>Figura 2.</b> Mapa mostrando la ubicación de afloramientos del Neógenos de la formación Pisco .....	21
<b>Figura 3.</b> Relaciones filogenéticas en Nothrotheriidae (con énfasis en las relaciones con especies de <i>Thalassocnus</i> ).....	22
<b>Figura 4.</b> Filogenia morfológica de las familias dentro de Megatheroidea.....	23
<b>Figura 5.</b> Mapa filogenético simplificado de los taxones de mamíferos marinos, con relaciones aproximadas y escalas en millones de años .....	27
<b>Figura 6.</b> Mediciones tomadas al húmero, ulna y escápula (a,b y c, respectivamente) de un espécimen de lobo marino chusco ( <i>Otaria flavescens</i> ).....	47
<b>Figura 7.</b> Relación de ubicación de landmarks en vista anterior del húmero derecho .....	54
<b>Figura 8.</b> Etapas de digitación de landmarks y semilandmarks en vista craneana para la configuración empleada en este trabajo.....	62
<b>Figura 9.</b> Etapas de digitación de landmarks y semilandmarks en vista lateral para la configuración empleada en este trabajo .....	63
<b>Figura 10.</b> Representación de la relación entre el porcentaje de varianza y los componentes principales responsables de la misma. ....	68
<b>Figura 11.</b> Representación de la relación entre el porcentaje de varianza y los componentes principales responsables de la misma. ....	68

<b>Figura 12.</b> Ubicación de cada espécimen en un espacio bidimensional teniendo como ejes a los componentes principales 1 (contribuye al 63.69% de la varianza) y 2 (10.56% de la varianza). .....	70
<b>Figura 13.</b> Ubicación de cada espécimen teniendo como ejes x a PC1 y como eje Y al PC 3. ....	701
<b>Figura 14.</b> Ubicación de cada espécimen teniendo como ejes x a PC2 y como eje Y al PC 1. ....	72
<b>Figura 15.</b> Distribución tridimensional de taxones, teniendo como ejes x, y, z a los componentes principales PC1, PC2 y PC3, respectivamente. ....	73
<b>Figura 16.</b> Gráfica de variables canónicas según el clado.....	74
<b>Figura 17.</b> Representación de la relación entre el porcentaje de varianza y los componentes principales responsables de la misma. ....	77
<b>Figura 18.</b> Representación de la configuración promedio de landmarks para la vista lateral.	78
<b>Figura 19.</b> Ubicación de cada espécimen en un espacio bidimensional teniendo como ejes a los componentes principales 1 (contribuye al 72.282% de la varianza) y 2 (19.031% de la varianza) .....	79
<b>Figura 20.</b> Ubicación de cada espécimen teniendo como ejes x a PC1 y como eje Y al PC 3. ....	80
<b>Figura 21.</b> Distribución tridimensional de taxones, teniendo.....	81
<b>Figura 22.</b> Gráfica de variables canónicas según el clado (arriba) y los hábitos (abajo). ....	82
<b>Figura 23.</b> Reconstrucción de entesis de origen (diferentes tonos de naranja) e inserción (diferentes tonos de azul) de entesis musculares en húmeros en vista craneana de las tres especies de <i>Thalassocnus</i> en este trabajo. ....	83

**Figura 24.** Reconstrucción entesis de origen (diferentes tonos de naranja) e inserción (diferentes tonos de azul) en húmeros en vista lateral de las tres especies de *Thalassocnus* en este trabajo..... 84

## Resumen

*Thalassocnus* es un género de perezosos gigantes del Mioceno tardío y Plioceno temprano del Perú y de Chile. Hasta la fecha, representa el único grupo de Pilosa cuyo modo de vida ha sido reconstruido como semiacuático. En esta contribución, se presenta un análisis comparativo para analizar los aspectos morfofuncionales del húmero de tres especies de este género (*T. antiquus*, *T. natans* y *T. littoralis*) con dos grupos de animales: (1) otros xenartros y (2) tres grupos de mamíferos acuáticos y semiacuáticos. Se realizó un análisis morfométrico en dos vistas con el fin de establecer si existen similitudes con estos grupos que puedan relacionarse al nado. En vista craneana, los húmeros de *Thalassocnus* ocuparon un espacio cercano a otros megatheríidos y a dos megaloníquitos, alejados de morfologías más extremas de perezosos semifosoriales y mamíferos acuáticos y semiacuáticos. En vista lateral, la especie más derivada, *T. littoralis*, ocupa un espacio próximo a Lutrinae, atribuible a un menor desarrollo de la cresta pectoral, y a dos curvaturas cercanas al extremo proximal y distal de la diáfisis. Estas curvaturas, que resultan en un húmero sigmoideo no están presentes en lutrinos no acuáticos, pero morfologías similares sí están presentes en algunos mustélidos semifosoriales. Esta similitud puede vincularse con la necesidad de generar suficiente fuerza para el movimiento en medios de alta resistencia. Se postula que estas características son relevantes al nado, posiblemente relacionadas con un nado de tipo “paddling” pectoral o cuadrúpedo, o “bottom walking” (éste último, asociado con una alimentación en el suelo marino).

*Palabras clave:* *Thalassocnus*, Pilosa, Tardigrada, Pinnipedia, morfometría geométrica, húmero.

### Abstract

*Thalassocnus* is a genus of giant sloths from the late Miocene and early Pliocene of Peru and Chile. To date, it represents the only group from Pilosa whose life habits has been reconstructed as semi-aquatic. In this contribution, a comparative analysis is presented to analyze the morphofunctional aspects of the humerus of three species of this genus (*T. antiquus*, *T. natans* and *T. littoralis*) with two groups of animals: (1) other xenarthrans and (2) three groups of aquatic and semi-aquatic mammals. A morphogeometric analysis was carried out in two views in order to establish if there are similarities with these groups that can be related to swimming. In cranial view, humeri of *Thalassocnus* occupied a space close to that of other megatheriids and two megalonychids, far removed from more extreme morphologies of semifossorial sloths and aquatic and semiaquatic mammals. In lateral view, the most derived species, *T. littoralis*, occupies a space close to Lutrinae, attributable to less development of the pectoral crest, and to two curvatures close to the proximal and distal ends of the diaphysis. These curvatures, which result in a sigmoid humerus, are not present in non-aquatic lutrines, but similar morphologies are present in some semifossorial mustelids. This similarity can be linked to the need to generate enough force for movement in high-resistance environments. It is postulated that these characteristics are relevant to swimming, possibly related to pectoral or quadrupedal paddling, or bottom walking (the latter associated with feeding on the sea floor).

*Key words:* *Thalassocnus*, Pilosa, Tardigrada, Pinnipedia, geometric morphometrics, humerus

## I. INTRODUCCIÓN

*Thalassocnus* es un género de perezosos de hábitos semiacuáticos del Neógeno de la Costa sur del Perú (Amson, Argot et al., 2014a). Si bien se han realizado varias investigaciones relacionadas con las adaptaciones a la vida en hábitats acuáticos, aún no se entiende cómo estos animales las usaban.

Una evaluación del grado de similitud de los componentes del esqueleto apendicular de *Thalassocnus* con especies filogenéticamente más emparentadas (otros perezosos, xenartros en general) en comparación con otros mamíferos acuáticos o semiacuáticos, podría contribuir a un mayor entendimiento sobre cómo estos animales interactuaban con el medio en el que habitaban. El presente trabajo se centra en realizar una exploración cuantitativa del húmero para determinar si existen similitudes a nivel de forma con húmeros especímenes pertenecientes a taxones acuáticos y semiacuáticos (con los que *Thalassocnus* se encuentra filogenéticamente muy distante) o con húmeros de especímenes de taxones filogenéticamente más cercanos pero que presentan otros estilos de exploración de substrato. Estudiar e interpretar estas similitudes puede ayudar a explicar aspectos funcionales ligados al nado en *Thalassocnus*.

Asimismo, un estudio de este tipo permitiría establecer un mayor entendimiento sobre los patrones de la evolución morfológica y adaptativa en el orden Pilosa, inaccesibles desde una perspectiva meramente neontológica, debido a que no existen análogos modernos de este género.

## 1.1. Descripción y formulación del Problema

*Thalassocnus* es un género importante porque representa el único ejemplo de invasión secundaria a ambientes acuáticos registrada en xenartros. Existe evidencia tafonómica, morfológica e histológica que demuestra claramente los hábitos semiacuáticos del género, en especial, en las formas más derivadas (Amson, Argot et al., 2014a, 2014b; Amson, De Muizon et al., 2014; De Muizon et al., 2004; De Muizon y McDonald, 1995). Sin embargo, y a pesar de que se han postulado ideas sobre cómo se realizaba el nado en estos animales, hasta la fecha no se ha establecido una relación forma-función entre componentes apendiculares del esqueleto de *Thalassocnus* y el nado, sustentada en datos cuantitativos.

La morfometría geométrica es un método cuantitativo que permite, mediante un análisis multivariado, comparar estructuras morfológicas exclusivamente a nivel de forma, excluyendo variables como el tamaño, la posición y la orientación de los especímenes (Zelditch et al., 2012a, 2012b). Se sustenta en la superposición de puntos anatómicamente homólogos en diferentes tipos de estructuras anatómicas y permite clasificar a los especímenes en morfoespacios discretos. Es una herramienta de especial importancia en la paleontología, ya que permite realizar inferencias funcionales y ecológicas (basadas en el principio de relación forma-función), mediante comparaciones de manera cuantitativa entre formas actuales, cuya función anatómica se conoce mejor, y taxones fósiles.

Hasta la fecha no se ha realizado aún una evaluación cuantitativa para evaluar aspectos morfofuncionales de la locomoción de *Thalassocnus*.

El trabajo más completo hasta el momento es de carácter cualitativo y fue realizado por Amson, Argot et al. (2014a, 2014b) que, de manera extensa, recopila información importante sobre los componentes óseos asociados a las cinturas pélvica y escapular del género, así como

sobre su relación con la miología de estos animales en vida y postula hipótesis interesantes sobre cómo estos animales se desplazaban en función de ellos. Una exploración cuantitativa y comparativa de la forma permitiría evaluar ideas previas sobre aspectos morfofuncionales del nado en este género con base en nueva información y contribuir a la discusión planteando nuevos postulados sustentados en las similitudes y diferencias observadas entre los grupos estudiados. Ante lo expuesto, se plantea la siguiente pregunta de investigación:

¿Se pueden realizar inferencias funcionales a partir del análisis morfofuncional del húmero del perezoso marino *Thalassocnus* (Pilosa, Tardigrada) mediante morfometría geométrica?

## 1.2. Antecedentes

*Thalassocnus natans* fue la primera especie del género en ser descrita (De Muizon y McDonald, 1995). Desde su descubrimiento, sus hábitos han sido reconstruidos como semiacuáticos. Esta interpretación se dio debido a varios factores.

Entre ellos, destacaron la ausencia de otros mamíferos terrestres en el yacimiento donde se le halló y la abundancia de restos marinos asociados a los fósiles de *T. natans*, la abundancia relativa de individuos encontrados (se encontró una mayor cantidad de esqueletos de perezosos en el área que de focas o delfines, en una proporción similar a la de los pingüinos).

Así como características anatómicas de las extremidades, en particular de los miembros posteriores; por ejemplo, una extensión conspicua de la fovea del ligamento del capítulum femoral que se relacionó con un ligamento grande y ligado a abducciones particularmente fuertes. Si bien estas características tomadas fuera de contexto podrían interpretarse como



fosoriales, a la luz de evidencia tafonómica (esto es, en relación con las condiciones de fosilización) sugerían adaptaciones a hábitos acuáticos.

Desde entonces, el descubrimiento de otras cuatro especies y los nuevos hallazgos como resultado de su estudio han continuado apoyando estas primeras impresiones. Entre ellos, destaca el trabajo de Amson, De Muizon et al. (2014), quienes encontraron un incremento continuo en la densidad ósea del hueso cortical (paquiostosis) y trabecular (osteoesclerosis) de las costillas y huesos largos de cuatro de las cinco especies de *Thalassocnus*, una característica ampliamente encontrada en mamíferos marinos (Rommel y Reynolds, 2009).

Con relación a las adaptaciones a la locomoción acuática relacionadas con los miembros anteriores de *Thalassocnus*, el trabajo más completo hasta la fecha es el publicado por Amson, Argot et al. (2014a).

En este trabajo se encuentran las descripciones más completas de los miembros anteriores de estos animales e incluye hipótesis interesantes, como por ejemplo que el ensanchamiento del radio y la ulna está relacionado con el nado, tal y como es el caso de otros mamíferos marinos, como los pinnípedos y los extintos desmostilidos. Asimismo, este trabajo estableció también una serie de características óseas funcionalmente relevantes. Dichas características han sido tomadas en cuenta para establecer la configuración de indicadores morfológicos (*landmarks*) usados en el presente trabajo (ver Tabla 2).

En lo que respecta a análisis morfométricos, De Oliveira y Santos (2018) realizaron un análisis morfogeométrico bidimensional que incluyó taxones fósiles y actuales de miembros de *Pilosa*, con el objetivo de reconstruir la morfología funcional y paleoecología de las formas fósiles. Para ello, tomaron húmeros de perezosos y hormigueros en vista craneana y diseñaron una configuración de *landmarks* coplanares para coleccionar información funcionalmente relevante. Como resultado de este estudio, se establecieron seis grupos en base al modo de exploración de substrato y sustentados en diferencias en la forma del húmero: (1) excavadores,

(2) arborícolas, (3) semiarborícolas, (4) semiacuáticos, (5) suspensorios y (6) ambulatorios. La configuración de *landmarks* de esta publicación, y en especial los *landmarks* asociados a las epífisis del hueso, han servido de base para el diseño de la configuración de *landmarks* en este trabajo.

Asimismo, se han realizado análisis morfométricos tridimensionales para determinar los hábitos de formas fósiles a partir de especies actuales en otros grupos de Xenarthros. Un ejemplo de ello fue el trabajo de Milne et al., (2009) con húmeros de miembros de Cingulata.

Si bien este tipo de análisis permiten evaluar información adicional no contenida u oculta en análisis bidimensionales, el alto costo y la necesidad de utilizar equipos especializados, hace que sean menos comunes.

### 1.3. Objetivos

#### - **Objetivo General**

Realizar un análisis morfofuncional del húmero del perezoso marino *Thalassocnus* (Pilosa, Tardigrada) mediante morfometría geométrica

#### - **Objetivos Específicos**

Comparar el húmero de los miembros de *Thalassocnus* con los de especies filogenéticamente cercanas y con especies de mamíferos marinos (Archaeoceti, Sirenia, Pinnipedia, Lutrinae).

Realizar inferencias funcionales en base al grado de similitud del húmero con las especies estudiadas mediante el uso de morfometría geométrica.

Diseñar mapas musculares para el húmero de *Thalassocnus* en base a observaciones de las características osteológicas de los especímenes estudiados.

#### **1.4. Justificación**

A pesar de que *Thalassocnus* es un género cuyas adaptaciones a ambientes marinos han sido ampliamente discutidas, no se ha logrado establecer hasta la fecha cómo es que las características de los componentes óseos asociados a las cinturas contribuían al desplazamiento de las especies del género en el mar.

En opinión del autor, un análisis morfogeométrico de los componentes de las cinturas (escapular y pélvica) permitiría evaluar, de manera cuantitativa, las características morfológicas presentes en los fósiles y, de esta forma, ayudar a entender mejor un aspecto del modo de vida de este singular género.

Asimismo, al pertenecer a un grupo con una diversidad actual muy baja (en cuanto a aspectos funcionales, taxonómicos y de masa), el estudio de los fósiles de *Thalassocnus* ofrece una perspectiva única sobre la extensa diversidad de formas durante parte de la Historia Natural de la costa peruana.

#### **1.5. Hipótesis**

Se pueden realizar inferencias sobre el nado a partir de un análisis morfofuncional del húmero del perezoso marino *Thalassocnus* (Pilosa, Tardigrada) mediante morfometría geométrica

## II. MARCO TEÓRICO

### 2.1. Bases teóricas sobre el tema de investigación

#### 2.1.1. *Diversidad Histórica y Actual de Perezosos*

Los perezosos (Tardigrada, Folivora o Phyllophaga) (Brandoni y Noriega, 2013) son un grupo de mamíferos placentarios, en la actualidad representado por seis especies asignadas a dos únicos géneros: *Choloepus* y *Bradypus* (Tabla 1).

**Tabla 1**

*Relación de especies actuales de perezosos en Choloepus y Bradypus.*

<i>Choloepus</i>	<i>Bradypus</i>
<i>C. didactylus</i>	<i>B. pygmaeus</i>
<i>C. hoffmani</i>	<i>B. torquatus</i>
	<i>B. trydactylus</i>
	<i>B. variegatus</i>

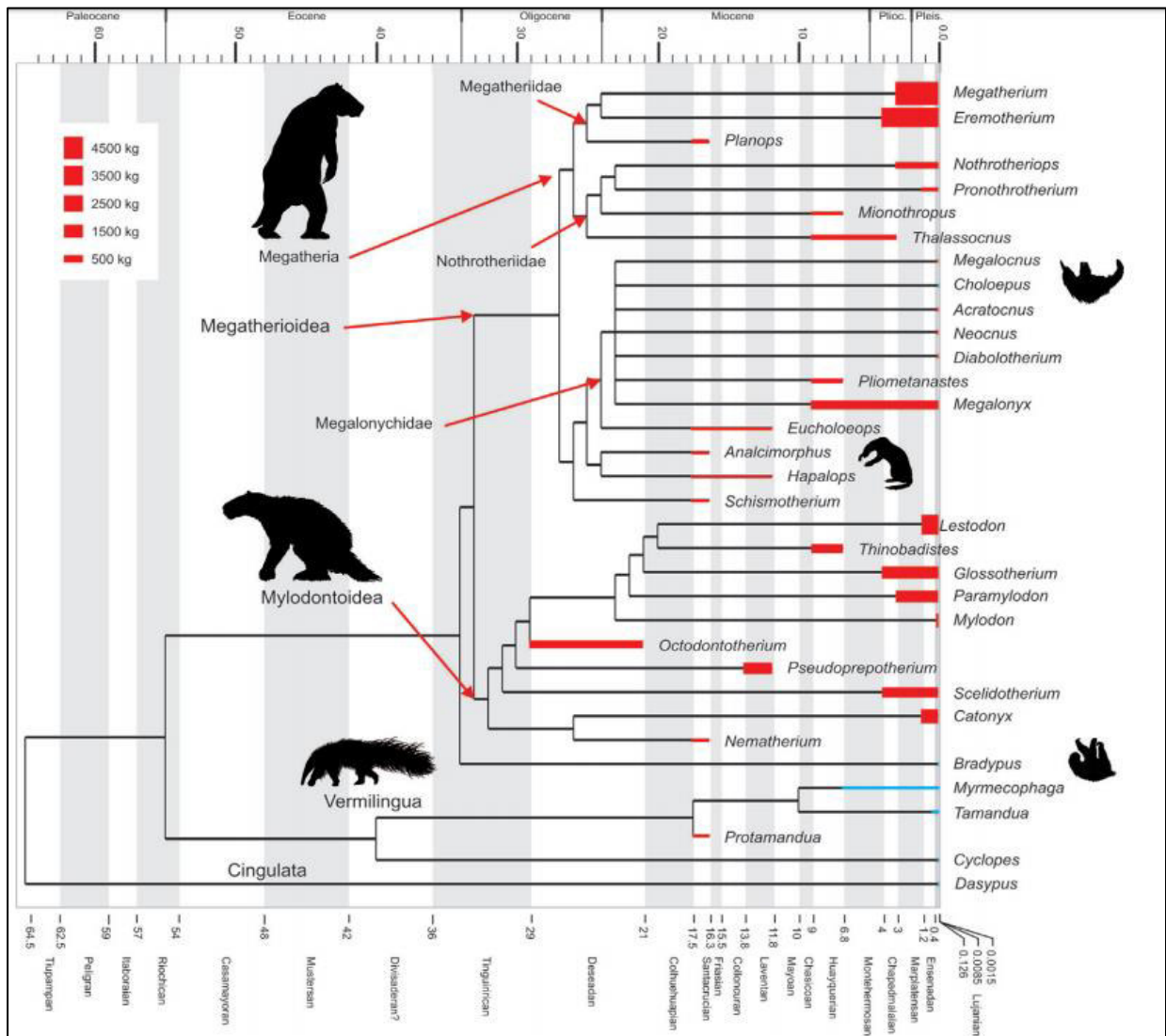
Pertenecen, junto a los hormigueros (Vermilingua) y los armadillos (Cingulata) al superorden Xenarthra. Tardigrada y Vermilingua, a su vez, forman el clado Pilosa. Los dos géneros de perezosos existentes en la actualidad pertenecen a dos familias: Choloepodidae (*Choloepus*) y Bradyoididae (*Bradypus*) (Delsuc et al., 2019).

En el registro fósil se reconocen otras tres familias de perezosos extintos:

Mylodontidae, Megatheriidae y Nothrotheriidae (Amson, Argot et al., 2014a) (Figura 1).

**Figura 1**

*Cladograma de Xenarthra (con énfasis en Pilosa), basado en datos morfológicos.*



*Nota.* La altura de las barras asociadas a cada taxón está en función del tamaño corporal. Tomado de Evolution of body size in anteaters and sloths (Xenarthra, Pilosa): Phylogeny, metabolism, diet and substrate preferences, por Toledo et al, 2017, *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 106(4)

Como se ha mencionado anteriormente, en comparación con los perezosos fósiles, el grupo Tardigrada en la actualidad presenta una baja diversidad en tres aspectos importantes: riqueza taxonómica, rango de tamaño y adaptaciones funcionales (Amson, Argot et al., 2014a).

Los perezosos actuales presentan un modo de locomoción arborícola suspensoria altamente especializada, relacionada con transformaciones anatómicas importantes como el alargamiento de los huesos largos de las extremidades anteriores, articulaciones altamente móviles, fusión de carpos y tarsos, etc. (Pujos et al., 2007).

La riqueza taxonómica de los perezosos en el registro fósil es evidente: se encuentran representados por alrededor de 90 géneros (descubiertos hasta el momento), que se extienden desde el Oligoceno Temprano hasta el Pleistoceno.

La escasa diversidad en los perezosos actuales, en lo correspondiente al tamaño y adaptaciones funcionales resulta particularmente interesante debido a que, pese a que los dos géneros de perezosos existentes en la actualidad comparten hábitos arborícolas y locomoción suspensoria asociados a una morfología similar; éstos se entienden como resultado de una evolución convergente y no de la existencia de un ancestro arborícola común para ambos grupos (Gaudin, 2004; Nyakatura, 2012).

### **2.1.2. Geología**

Todas las especies de *Thalassocnus* encontradas en el Perú han sido descubiertas en la formación Pisco, una secuencia sedimentaria del Cenozoico que se expone por cerca de 350 km en el valle de Ica, entre Pisco y Yauca (Stucchi, 2007), y que se encuentra asociada a una cuenca de antearco del mismo nombre (Dunbar et al., 1990).

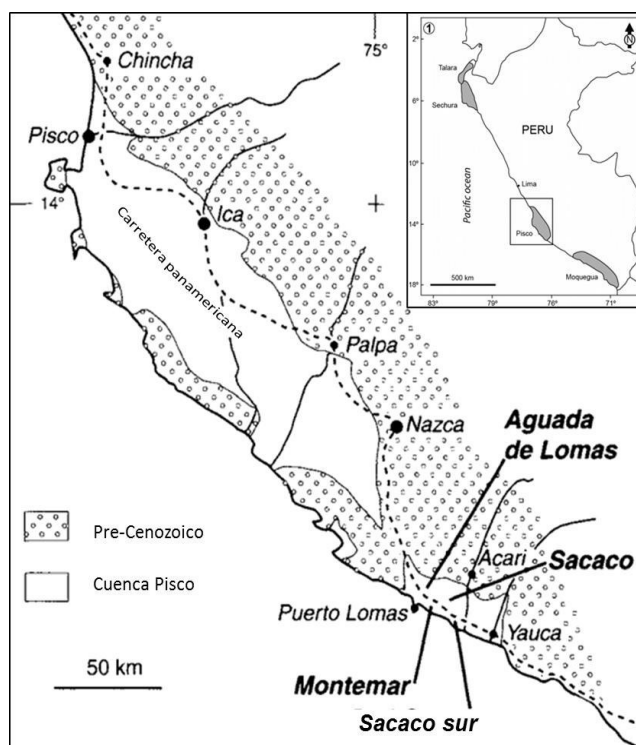
La cuenca Pisco, es considerada en la actualidad como un *Fossil Lagerstätten*—término alemán usado para describir un yacimiento que exhibe restos fósiles de preservación excepcional.

Gracias a las condiciones de preservación que ofrece, se han encontrado una gran cantidad de esqueletos completos y subcompletos de vertebrados marinos (algunos incluso, articulados o parcialmente articulados), entre los que destacan cetáceos, pinnípedos, tortugas, tiburones y pingüinos (Figura 2).

La formación Pisco, en particular, exhibe una secuencia sedimentaria del Mioceno Medio-Plioceno. Los sedimentos asociados a ella fueron depositados durante la última de tres importantes trasgresiones marinas a lo largo de la costa sur del Perú (Brand et al., 2011).

## Figura 2

Mapa con la ubicación de afloramientos del Neógeno de la formación Pisco.



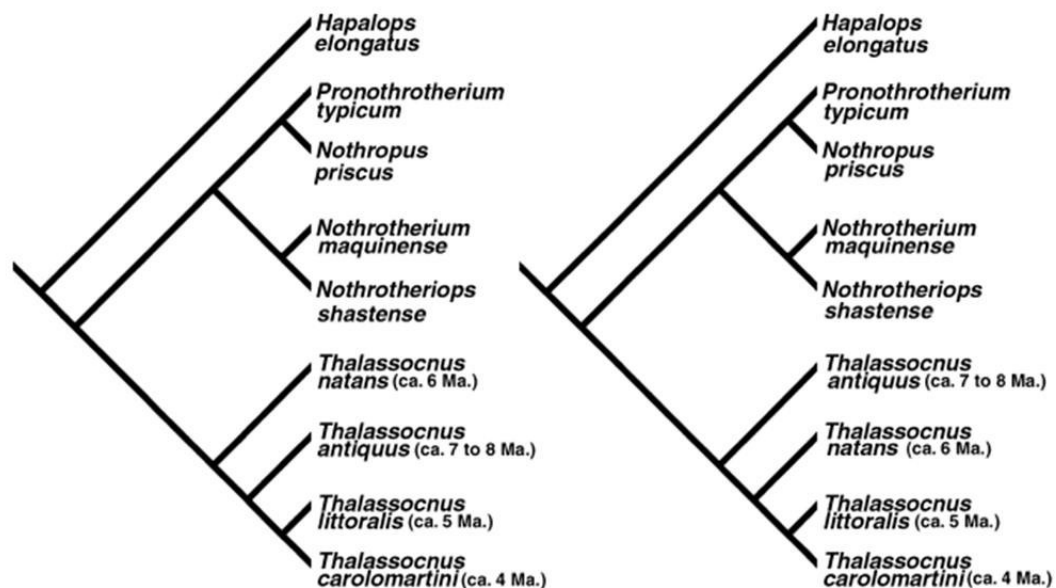
*Nota.* Tomado de Oxygen isotope compositions of phosphate from Middle Miocene–Early Pliocene marine vertebrates of Peru, por Amiot et al., 2008, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 264(1-2).

### 2.1.3. Género *Thalassocnus*

El presente trabajo se centra en el género *Thalassocnus*, un perezoso magatheríido (ver figura 3) representado por cinco cronoespecies (parte de un mismo linaje) con un biocrón que abarca desde finales del Mioceno hasta el Plioceno temprano de la formación Pisco (Amson, Argot et al., 2014a).

### Figura 3

*Relaciones filogenéticas en Nothrotheriidae (con énfasis en las relaciones con especies de Thalassocnus)*



*Nota.* Se observan dos árboles en parsimonia contruidos en base a información morfológica del cráneo. *Hapalops* se tomó como outgroup. Tomado de A new early species of the aquatic sloth *Thalassocnus* (mammalia, xenarthra) from the late miocene of Peru, por De Muizon et al., 2003, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(4).

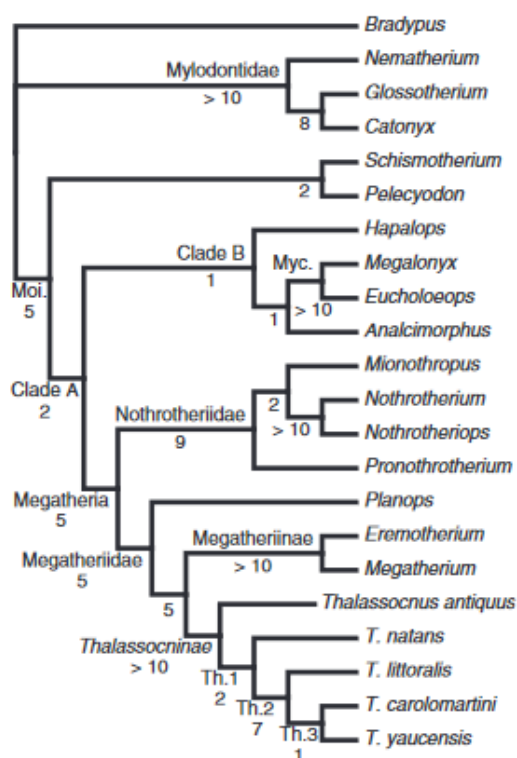


**2.1.3.1. Filogenia del género.** La primera especie del género que fue descrita fue *Thalassocnus natans* en 1995 por De Muizon y McDonald y se le asignó inicialmente a la subfamilia Nothrotheriinae, en la familia Megalonychidae (De Muizon y McDonald, 1995).

La posición de las especies *Thalassocnus* dentro de Nothrotheriidae no fue cuestionada hasta que Amson et al. (2017) reevaluaron la clasificación del género en base a un análisis filogenético con base en 387 caracteres morfológicos y determinaron que *Thalassocnus* se encontraba filogenéticamente más cercano a géneros dentro de la familia Megatheriidae, que a perezosos nothrotheríidos (Figura 4).

#### Figura 4

*Filogenia morfológica de las familias dentro de Megatheroidea*



*Nota.* Tomado de A reappraisal of the phylogeny of the Megatheria (Mammalia: Tardigrada), with an emphasis on the relationships of the Thalassocninae, the marine sloths, por .Amson et al, 2017, *Zoological Journal of the Linnean Society*, 179.

Si bien la ubicación precisa del género dentro de una familia continúa siendo materia de discusión, el presente trabajo asumirá como correcta la interpretación de *Thalassocnus* dentro de Megatheriidae, en base al análisis filogenético anteriormente mencionado.

**2.1.3.2. Estilo de vida y exploración de substrato.** Los autores reconstruyeron el estilo de vida de esta especie como al menos semiacuático, basándose en datos tafonómicos: los restos se encontraron asociados a sedimentos marinos, no existían otros mamíferos terrestres y, en cambio, la zona presentaba abundantes restos de vertebrados marinos. Debido a ello y a que se encontraron varios individuos, se pudo interpretar características anatómicas en las extremidades como adaptaciones al nado, en lugar de como adaptaciones fosoriales.

Posteriormente, se describieron los holotipos de *T. littoralis* y *T. carolomartini* en 2002; *T. antiquus* en 2003; y *T. yaucensis* en 2004 (De Muizon et al., 2003, 2004; McDonald y De Muizon, 2002).

Este género es particularmente interesante porque se trata del único representante del clado Xenarthra (y por extensión, de Pilosa) cuyo estilo de vida ha sido reconstruido como semiacuático o acuático en base a evidencia tafonómica y características morfológicas particulares en el esqueleto axial y apendicular que han sido interpretadas como adaptaciones, así como también en un aumento en la densidad ósea en costillas y extremidades (Amson, De Muizon et al., 2014).

*Thalassocnus* representa un género de dimensiones medianas, en comparación con otros tardígrados fósiles, con una masa aproximada de entre 130 a 300 kilogramos.

Como ya se ha mencionado, hasta el momento, se ha descubierto un total de cinco especies: *T. antiquus*, datado en alrededor de 8 a 8.8 Ma.; *T. natans*, datado en 7.3 Ma.; *T. littoralis*, datado entre 7.1 y 5.93 Ma.; *T. carolomartini*, datado entre  $5.7 \pm 0.5$  Ma.; y *T. yaucensis*, con una edad estimada alrededor del Plioceno temprano (Amson, Argot et al., 2014a).

#### **2.1.4. Morfología Funcional**

La morfología funcional de los huesos de las extremidades de muchos vertebrados exhibe patrones relacionados con la locomoción o modos de exploración de substrato (De Oliveira y Santos, 2018). Para *Thalassocnus*, se han identificado múltiples aspectos de la morfología de miembros anteriores y posteriores que se han asociado con hábitos acuáticos.

Las características encontradas en estructuras anatómicas de los huesos (procesos, fosas, forámenes, etc.) permiten realizar inferencias importantes respecto a los rangos de movimiento, así como la miología del animal en vida.

**2.1.4.1. Tardigrada, Vermilingua y Cingulata.** Si bien se considera, de manera general, que la locomoción de los perezosos gigantes extintos era ‘ambulatoria’, múltiples trabajos han establecido que estos animales presentaban una amplia variedad de formas de exploración de substrato que incluía formas semiarborícolas y semifosoriales además de, por supuesto, los hábitos semiacuáticos de *Thalassocnus* (Pujos et al., 2007).

Debido a las diferencias en los hábitos de locomoción y exploración de substrato entre las formas actuales y los taxones fósiles de tardígrados, las reconstrucciones miológicas de los perezosos terrestres extintos se basan principalmente en mirmecofágidos actuales.

Entre los xenartros actuales, este grupo es funcionalmente más cercano a las formas terrestres extintas de Tardigrada, en particular, en lo referente al postcráneo (Amson, Argot, McDonald et al., 2014a).

Myrmecophagidae es una familia perteneciente al clado Vermilingua, grupo hermano a Tardigrada (De Iuliis et al., 2011; Nyakatura, 2012) que en la actualidad se encuentra representado por dos familias: Cyclopedidae y Myrmecophagidae.

Cyclopedidae se encuentra representada por un único género: *Cyclopes*, con una masa de alrededor de 0.250 kg y de hábitos completamente arborícolas. Por otro lado, Myrmecophagidae presenta dos géneros: *Tamandua* y *Myrmecophaga*, el primero con una masa de alrededor de 4.5 kg y de hábitos semiarborícolas, el segundo con una masa de cerca de 30 kg y hábitos terrestres (ambulatorio), aunque son también hábiles excavadores (Bargo et al., 2000; Toledo et al., 2017).

Otro grupo de xenartros de interés para la reconstrucción de hábitos locomotores de tardígrados extintos son los miembros de Cingulata (armadillos), en particular las formas fosoriales y semifosoriales como los dasipódidos. *Zaedyus pichiy*, por ejemplo, es un armadillo de mediano tamaño (masa de alrededor de 900 g) y considerado semifosorial (Marshall, 2018).

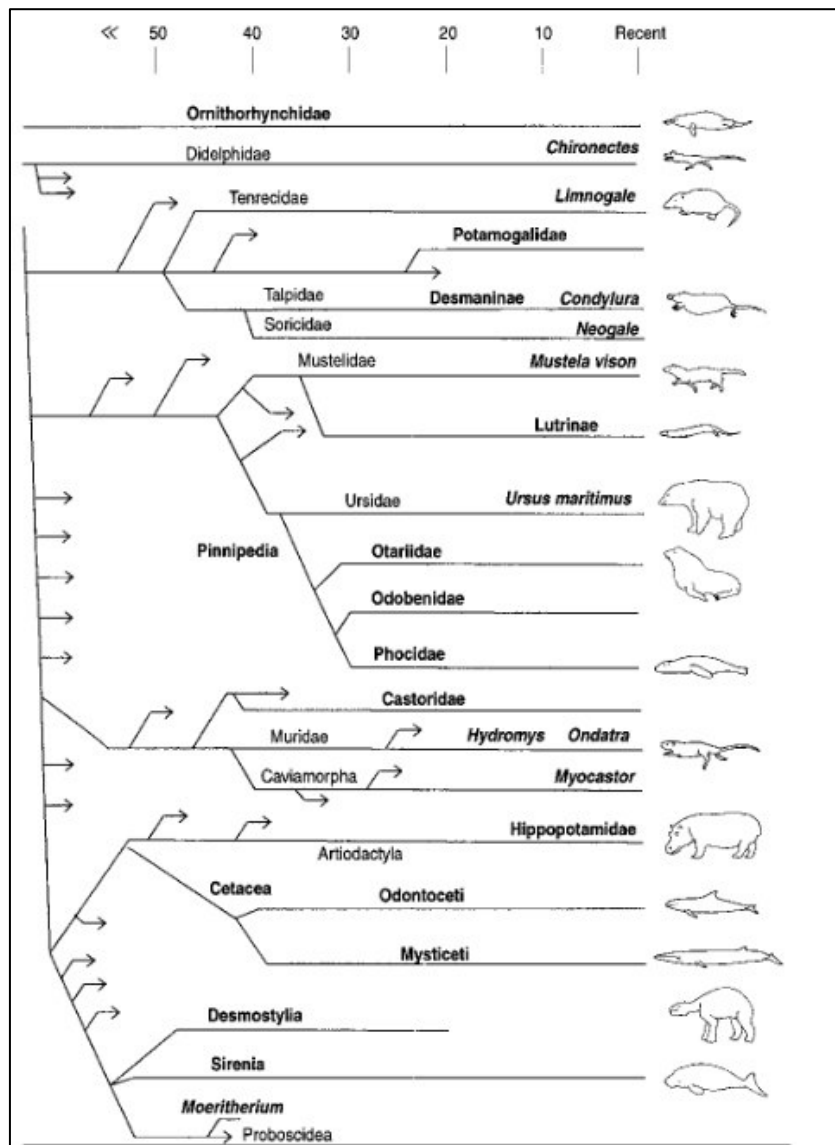
Se ha reconstruido la ecología de varios perezosos extintos, en particular de la familia Mylodontidae como semifosorial y se les ha asociado con madrigueras gigantes encontradas en el Pleistoceno de Argentina (Bargo et al., 2000; Pujos et al., 2007).

**2.1.4.2. Mamíferos marinos.** Las diferentes especies de mamíferos marinos presentan características particulares en el esqueleto apendicular dependiendo del grado de adaptación que presentan (por ejemplo, pérdida de clavícula funcional en cetáceos; prominencia o reducción del olécranon de la ulna en lobos marinos y cetáceos respectivamente; constricción

mecánica del radio y la ulna vía fusión o mediante tejido conectivo en sirenios y cetáceos, respectivamente, etc. (Rommel y Reynolds, 2009) (Figura 5).

### Figura 5

*Mapa filogenético simplificado de los taxones de mamíferos marinos, con relaciones aproximadas y escalas en millones de años (parte superior).*



*Nota.* Tomado de Aquatic Adaptations in the Limbs of Amniotes. En B. K. Hall (Ed.), por Thewissen y Taylor, 2007, *Fins into Limbs: Evolution, Development and Transformation*, 1.

**A. *Archaeoceti*.** Los arqueocetos son un grupo heterogéneo de cetáceos primitivos que vivieron durante el Eoceno. El clado incluye formas morfológicamente muy disímiles entre sí. Entre las formas basales —semiacuáticas— existían arqueocetos que se veían como cocodrilos, nutrias o pinnípedos, tales como los ambulocétidos o los protocétidos. Los basilosaurios, más derivados (a partir de 39 MA), en contraste, eran completamente acuáticos y presentaban un cuerpo mucho más cercano al de los cetáceos actuales (Thewissen, 2009).

El estudio del registro fósil de los arqueocetos representa la principal fuente de información sobre grandes cambios morfológicos relacionados con la adquisición de características acuáticas en cetáceos (Thewissen, 2009). A partir de ello, se determinó, por ejemplo, que el incremento en la densidad ósea en los arqueocetos precede a cambios anatómicos significativos asociados con el nado en los cetáceos (Reidenberg, 2007) .

**A.1.Locomoción.** Los cetáceos actuales presentan una locomoción principalmente axial, mediante ondulación pélvica y caudal en dirección dorsoventral.

Si bien los esqueletos de los arqueocetos basales indican que podían desplazarse en tierra, de manera similar a otariídeos, la evidencia actual sugiere que su desplazamiento en el agua se realizaba también por medio de ondulaciones dorsoventrales de la columna, haciendo que las patas traseras se muevan también en esta dirección, de manera similar a las nutrias y disímil a los otariídeos (Thewissen et al., 1994).

La contribución de las patas posteriores al nado era especialmente importante en arqueocetos basales como los protocétidos, ambulocétidos y remingtonocétidos similar al rol que cumplen en los fócidos si bien, no involucraba oscilación pélvica lateral sino ondulaciones dorsoventrales.

Además, la pérdida progresiva del anclaje del fémur a la pelvis y, en consecuencia, una menor capacidad de soportar el propio peso en tierra es un patrón que se repite en el grupo. Así, los basilosáuridos, más profundamente anidados, presentaban miembros posteriores rudimentarios que no cumplían un papel importante en la locomoción de estos organismos (Bebej et al., 2015)

En contraste con los cetáceos actuales, cuyas únicas articulaciones sinoviales que presentan en los miembros anteriores son las articulaciones de los hombros mientras que el resto de los componentes se encuentran relativamente rígidos (Thewissen y Taylor, 2007), los arqueocetos presentaban articulaciones sinoviales flexibles a nivel de la muñeca, el codo y los dígitos (si bien esta movilidad se ve progresivamente reducida en formas más derivadas, como los basilosáuridos).

Es probable los miembros anteriores hayan servido para maniobrar durante el nado, sin tener un papel propulsor importante, de manera similar a los cetáceos actuales (Thewissen et al., 1994). Los basilosáuridos presentan, además otros cambios morfológicos notables, como una escápula más ancha y la porción distal del húmero, el radio y la ulna, aplanados en un mismo plano; así como una reducción en la pronación y supinación restringida (Uhen, 2009).

**B. Sirenia.** Los sirenios son un orden de mamíferos que en, la actualidad, se encuentran representados por los manatíes y dugones. Representan el único grupo de mamíferos marinos herbívoros completamente acuáticos, y se alimentan principalmente de plantas marinas. Por esta razón, la distribución de sus hábitats se encuentra restringida a los litorales y a ambientes tropicales o subtropicales dado que es en estos ambientes donde se proliferan las plantas de las que se alimentan (Domning, 2009; Uhen, 2007).

Solamente sobreviven dos géneros de sirenios: (1) *Trichechus*, género al que pertenecen las tres especies manatíes; y (2) *Dugong*, los dugones, representados por una sola especie

(*Dugong dugong*). Sin embargo, los sirenios presentan una historia evolutiva extensa, que se extiende más de 50 millones de años y presentan un registro fósil representado por varios taxones.

La evidencia filogenética apunta a que los sirenios se encuentran fuertemente emparentados con los proboscídeos (representados actualmente sólo por los elefantes) y los desmostilios (grupo extinto de mamíferos marinos herbívoros semiacuáticos) (Uhen, 2007).

Todos los sirenios actuales ocupan una zona adaptativa –término acuñado por el paleontólogo George Gaylord Simpson, y definido como conjuntos de nichos ocupados por especies con rasgos y patrones de uso de hábitat similares (Eastman et al., 2013)– llamada zona adaptativa de megaherbívoros acuáticos. Esta se define como el conjunto de nichos ecológicos para animales grandes (entre 1–10 metros de longitud, con masas corporales entre las decenas a los miles de kilogramos), que viven (o al menos se alimentan) en el agua y se alimentan de plantas (macrófitas).

**B.1. Locomoción.** Los sirenios se desplazan principalmente vía oscilación caudal vertical, presentan una cola altamente modificada que sirve de principal órgano propulsor y cuyo extremo terminal es ancho y aplanado (Thewissen y Taylor, 2007). El modo de nado principal ha sido descrito como tuniforme o carangiforme (es decir, asociado principalmente al extremo terminal del esqueleto axial del animal) (Fish, 2001). Los dugones presentan el extremo terminal de la cola dividido simétricamente en dos lóbulos, mientras que los manatíes presentan una única estructura redondeada y aplanada.

De manera similar a los cetáceos, desde el Eoceno tardío, los sirenios han reducido progresivamente sus extremidades posteriores al punto en que, en la actualidad, no son visibles en los animales vivos (Domning, 2001).



Los sirenios usan sus miembros anteriores principalmente para maniobrar y para desplazarse <<caminando>> (*bottom walking*) sobre los suelos de los cuerpos de agua en los que habitan (Reidenberg, 2007; Rommel y Reynolds, 2009).

El desplazamiento de tipo *bottom walking* es usado en la actualidad también por los hipopótamos (Thewissen y Taylor, 2007) que, al igual que los sirenios y las especies de *Thalassocnus*, también presentan un incremento en su densidad ósea.

**C. Pinnipedia.** Los pinnípedos son un grupo de mamíferos marinos carnívoros semiacuáticos representados en la actualidad por tres familias con una rica historia natural en el registro fósil: Otariidae (leones y lobos marinos), Phocidae (focas verdaderas) y Odobenidae (morsas). Representan uno de los clados principales de mamíferos marinos modernos, con 33 especies en total. El origen del grupo se remonta, por lo menos al Oligoceno tardío (27-25 MA) (Berta, 2009).

El pinnípedo más basal conocido a la fecha es *Puijila darwini* (Rybczynski et al., 2009). Esta especie es importante debido a que, a pesar de que los pinnípedos se encuentran bien representados en el registro fósil, se sabe poco de los pinnípedos más basales (Paterson et al., 2020). Se considera a este taxón como un intermedio morfológico importante entre los pinnípedos actuales y sus ancestros terrestres (Northover, 2010).

Los pinnípedos representan en la actualidad más de un cuarto de la diversidad de especies de mamíferos marinos; con 33 especies distribuidas alrededor del mundo: 18 fócidos, 14 otariíidos y un odobénido (las morsas: *Odobenus rosmarus*) (Berta, 2009)

**C.1. Locomoción.** A diferencia de los cetáceos y sirenios, el esqueleto apendicular tiene gran relevancia en el nado de estos organismos. Tanto los miembros anteriores como posteriores de los pinnípedos se encuentran transformados en aletas gracias a la presencia de

falanges alargadas y membranas interdigitales. Los tres grupos de pinnípedos modernos difieren en la manera en que se desplazan en el agua, emplean tanto el esqueleto axial como el esqueleto apendicular para propulsarse.

Los fócidos se desplazan principalmente mediante oscilación pélvica de la columna, junto con protracción y retracción de las aletas traseras que tienen una especial relevancia el nado (Pierce et al., 2011). Aducen los pedes con ritmos alternos en dirección latero-medial. La propulsión se logra gracias a músculos dorsales largos que se unen a un íleon corto y lateralmente desviado en la sección posterior. Debido a la importancia funcional de los miembros posteriores, estos se encuentran altamente modificados: el fémur es muy corto pero robusto en las áreas donde se anclan los músculos, la tibia y la fibula son largas y usualmente conectadas por una sinostosis proximal. El pes se encuentra transformado en una aleta (presencia de membranas interdigitales) y los dígitos I y V del pes son más largos y mucho más robustos que el resto; sin embargo la estructura general de la aleta se mantiene relativamente simétrica. Si bien los miembros anteriores de los fócidos cumplen un papel secundario en la locomoción en el agua, asociados a maniobrar, siempre presentan húmeros y antebrazos cortos y robustos y un manus largo en forma de aleta; el dígito I es el más largo y robusto y el resto decrecen progresivamente en longitud en dirección medial a lateral (Thewissen y Taylor, 2007).

Los otaríidos, en contraste, nadan mediante oscilación pectoral. De esta manera, el empuje es producido casi exclusivamente por las aletas anteriores y las aletas posteriores, en cambio, proveen control direccional (Pierce et al., 2011). En consecuencia, los miembros anteriores son poderosos, con un estilopodio y zeugopodio cortos y un manus largo. El húmero presenta un tubérculo deltoideo muy desarrollado y la ulna presenta un olécranon agrandado.

El manus presenta dígitos no bien definidos y unidos por membranas interdigitales; el dígito I es más largo y robusto que el resto y elementos cartilagosos unidos a las falanges distales incrementan la longitud de cada dedo más allá de las uñas. A pesar de que los miembros posteriores sirven para la maniobrabilidad durante el nado, también son robustos. El fémur es corto y ancho y el pes es desproporcionadamente largo y simétrico con los dígitos I y V más grandes que el resto.

Las morsas (Odobenidae) representan un caso especial, durante el nado usan principalmente una oscilación pélvica horizontal de manera similar a las focas (aunque, a diferencia de éstas, los pedes no se encuentran permanentemente extendidos); sin embargo, las aletas anteriores también asisten a la propulsión a velocidades bajas (Pierce et al., 2011).

A diferencia de los pinnípedos actuales, el pinnípedo primitivo *Puijila darwini* no presentaba autopodios modificados en aletas. Sin embargo, en base a observaciones con tomografías computarizadas, se ha determinado que *P. darwini* presentaba un incremento en el espesor de hueso cortical en huesos largos.

Asimismo, se ha propuesto, en base a características morfológicas, que *P. darwini* usaba los miembros anteriores para propulsarse, en mayor medida que las nutrias actuales, pero menos que otros pinnípedos basales como *Potamotherium* (Northover, 2010).

**D. Lutrinae (Mustelidae).** Los lutrinos son un grupo importante de mamíferos semiacuáticos, representado por 13 especies distribuidas en 7 géneros (Wilson y Reeder, 2021). Se diferencian de la mayoría de los mamíferos marinos (cetáceos, pinnípedos y sirenios) en que su incursión en ambientes acuáticos se realizó comparativamente más tarde (los mustélidos, en general, surgieron alrededor del límite Eoceno-Oligoceno). Por ello, ofrecen una perspectiva importante sobre las adaptaciones asociadas con la transición de mamíferos de

tierra a ambientes acuáticos, en particular, a ambientes marinos (donde habitan total o parcialmente, 6 de las 13 especies de nutrias actuales) (Estes et al., 2009).

**D.1. Locomoción.** Al igual que en el caso de los pinnípedos, los lutrinos difieren entre sí en su forma de desplazarse en el agua, desde usar las cuatro extremidades a modo de remo o la ondulación axial dependiendo de la especie, la velocidad de nado y la profundidad en la que este se realiza (Botton-Divet et al., 2016). Si bien algunas nutrias presentan patas palmeadas, unidas por membranas digitales, éstas no se encuentran modificadas al grado de convertirse en aletas.

De manera general, todos los lutrinos hacen fuerte uso del esqueleto axial para su desplazamiento. En las formas marinas, esto está asociado con un mayor rol de los miembros posteriores en la locomoción. *Lutra* y *Lontra* se desplazan en el agua mediante un remado pélvico simultáneo. Esto significa que ambos miembros posteriores y la cola se encuentran en la misma fase del ciclo de movimiento. Debido a ello, este tipo de nado es asistido por músculos dorsales.

*Enhydra lutris* usa ondulación pélvica dorsoventral, un modo de locomoción basado en fuerzas de sustentación/ascensión. Los pedes son muy asimétricos y el dígito V es el más largo de todos. El estilopodio y zeugopodio de los miembros posteriores son cortos y robustos y proveen a los músculos asociados a ellos una ventaja mecánica que asiste al movimiento (Fish, 2001; Thewissen y Taylor, 2007).

En altas velocidades, las nutrias gigantes de río (*Ptenoura*) nadan mediante ondulación caudal dorsoventral, presentan una cola aplanada y patas palmeadas; sin embargo, debido a que no tienen un rol central en el desplazamiento, presentan una morfología generalizada (Thewissen y Taylor, 2007). En contraste, en velocidades más bajas, usan los miembros anteriores y posteriores como remos (*quadrupedal paddling*) (Botton-Divet et al., 2016).

Debido a que las nutrias son uno de los grupos de mamíferos que más recientemente ha invadido ambientes acuáticos, los miembros anteriores y posteriores siguen siendo importantes para mantener el peso corporal en tierra. Los miembros anteriores a su vez participan en la manipulación de alimentos y herramientas, así como el aseo y el apareamiento (Botton-Divet et al., 2016; Fabre et al., 2015).

Los huesos largos de los lutrinos difieren de los de su taxón hermano (Mustelinae) en la robustez y en un incremento de la longitud relativa de la epífisis (Botton-Divet et al., 2016). En la mayoría de lutrinos, los miembros anteriores cumplen una función activa, aunque comúnmente secundaria durante el nado (Kilbourne y Hutchinson, 2019). En consecuencia, la estructura de los miembros anteriores presenta una morfología robusta que permite el movimiento en el medio acuático, de alta resistencia física. Probablemente por esta razón, la estructura general del húmero es similar en lutrinos y en mustélidos semifosoriales; tal es el caso de la morfología sigmoidea del húmero, y la robustez general de los huesos largos (Fabre et al., 2015).

En contraste, *Enhydra lutris* no usa sus miembros anteriores para el nado, estos se encuentran especializados para la manipulación de herramientas y la interacción con sus congéneres y rara vez usa sus miembros anteriores o posteriores para sostener su peso corporal (Kilbourne y Hutchinson, 2019; Rommel y Reynolds, 2009). A pesar de ello, el húmero de estos animales es también robusto y presenta una curvatura o sinuosidad más pronunciada y es posible que las fuerzas requeridas para el uso de herramientas y manipulación de presas requieran de miembros anteriores más fuertes.

### III. MÉTODO

#### 3.1. Tipo de investigación

La investigación es mixta: básica, porque se sustenta en bases teóricas la relación entre la forma y la función de componentes esqueléticos en la locomoción y pretende, sobre esas bases, clasificar a los especímenes en el estudio; y aplicada pues hace uso de técnicas de colecta y análisis de datos para obtener resultados y en base a ellos realizar inferencias.

Es cuantitativa porque los análisis realizados se basan en la caracterización geométrica de la forma a fin de diferenciar y agrupar a los especímenes en estudio (y a partir de ello, realizar inferencias).

Se hizo uso también de investigación documental, pues se colectó información bibliográfica y pictórica para sustentar las inferencias.

Es no experimental (casi experimental) porque, si bien se obtuvo información en base a las acciones del autor, no se manipularon variables para realizar comparaciones entre grupos.

Es descriptiva y explicativa por qué las técnicas utilizadas sirven para evaluar características en función de la forma de los especímenes, y en base a ellas generar una explicación del modo de exploración de substrato de los especímenes a estudiarse.

### **3.2. Ámbito temporal y espacial**

El presente trabajo se realizó entre abril de 2019 y noviembre de 2021, se trabajó principalmente con material del Departamento de Paleontología de Vertebrados, a cargo del Dr. Rodolfo Salas Gismondi, del Museo de Historia Natural Javier Prado (Lima, Perú).

### **3.3. Variables**

Análisis morfofuncional:

Valores morfométricos de cada espécimen en vista craneana y lateral, normalizados en Componentes Principales. Debido a que las dimensiones se sustentan en los valores máximos y mínimos de las formas según los Componentes Principales, las variables para cada caso son interválicas.

### **3.4. Población y muestra**

Se trabajó con 44 taxones de mamíferos, entre xenartros (Pilosa, Cingulata y Vermilingua) y mamíferos acuáticos (Archaeoceti, Sirenia, Pinnipedia, Lutrinae). Cada taxón estará representado por al menos una fotografía en vista craneana y lateral de un húmero derecho (o inversión de uno izquierdo).

**Tabla 2***Relación de taxones empleados.*

<b>Clado</b>	<b>Familia</b>	<b>Taxón</b>
<b>Archaeoceti</b>	Basilosauridae	<i>Cynthiacetus peruvianus</i>
	Protocetidae	<i>Aegicetus gehennae</i>
<b>Musteloidea</b>	Mustelidae	<i>Enhydra lutris</i>
		<i>Lontra felina</i> (hembra)
		<i>Lontra felina</i> (macho)
		<i>Lutra canadensis</i>
<b>Cingulata</b>	Chlamyphoridae	<i>Zaedyus pichi</i>
<b>Pilosa</b>	Bradypodidae	<i>Bradypus variegatus</i>
<b>(Tardigrada)</b>	Choloepodidae	<i>Choloepus</i> sp.
	Megalonychidae	<i>Diabolotherium nordenskioldi</i>
		<i>Eucholoeops</i> sp. cf. <i>fronto</i>
		<i>Hapalops</i> sp.
	Megatheriidae	<i>Hapalopsinae</i> sp.
		<i>Thalassocnus antiquus</i>
		<i>Thalassocnus littoralis</i>
		<i>Thalassocnus natans</i>
	Mylodontidae	<i>Glossotherium robustum</i>
		<i>Scelidodon chiliensis</i>
<i>Scelidothierium leptocephalum</i>		
Nothrotheriidae	<i>Aymaratherium jeani</i>	
Myrmecophagidae	<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	



<b>Pilosa</b>		<i>Tamandua mexicana punensis</i>
<b>(Vermilingua)</b>		
<b>Pinnipedia</b>		<i>Odobenus rosmarus</i>
	Odobenidae	<i>Odobenus</i> sp.
		<i>Arctocephalus pusillus</i>
		<i>Callorhinus ursinus</i> (hembra)
		<i>Callorhinus ursinus</i> (macho)
	Otariidae	<i>Erignathus barbatus</i>
		<i>Eumetopias jubatus</i>
		<i>Pithanotaria starri</i>
		<i>Acrophoca longirostris</i>
		<i>Australophoca changorum</i>
		<i>Homiphoca</i> sp.
	Phocidae	Phocidae indet. 1
		Phocidae indet. 2
		<i>Praepusa boeska</i>
		<i>Virginiaphoca magurai</i>
	Semantoridae	<i>Pujila darwini</i>
<b>Sirenia</b>		<i>Dusisiren dewana</i>
	Dugongidae	<i>Metaxytherium albifontanum</i>
		<i>Nanosiren garciae</i>

**Tabla 3**

*Relación de especímenes usados para los análisis, código, repositorio y referencias (en caso las fotos se hayan obtenido de bibliografía).*

<b>Taxón</b>	<b>Código</b>	<b>Colección</b>	<b>Reference</b>
<i>Cynthiacetus peruvianus</i>	UF 75528	Muséum national d'histoire naturelle (París)	Martínez-Cáceres y de Muizon (2011)
<i>Aegicetus gehennae</i>	CGM 60584	Egyptian Geological Museum, Cairo	Gingerich et al. (2019)  <a href="https://umorf.ummp.lsa.umich.edu/wp/specimen-data/?Model_ID=1395">https://umorf.ummp.lsa.umich.edu/wp/specimen-data/?Model_ID=1395</a>
<i>Enhydra lutris</i>	IMNH R-2572	Idaho Museum of Natural History	Idaho Virtual Museum (2019)
<i>Lontra felina</i> (H)	JV001	Laboratorio de BioGeoCiencias, Universidad Peruana Cayetano Heredia	
<i>Lontra felina</i> (M)	JV002	Laboratorio de BioGeoCiencias, Universidad Peruana Cayetano Heredia	
<i>Lutra canadiensis</i>		Información no disponible	BoneID (2019)

<i>Zaedus pichiy</i> <sup>1</sup>	Zp582, Zp583, Zp585	Instituto de Medicina y Biología Experimental de Cuyo (Mendoza, Argentina)	Marshall (2018)
<i>Bradypus variegatus</i>	Sin número	Departamento de Paleontología de Vertebrados – Museo de Historia Natural Javier Prado (DPV-MUSM)	
<i>Choloepus sp.</i>	Sin número	Departamento de Paleontología de Vertebrados – Museo de Historia Natural Javier Prado (DPV-MUSM)	
<i>Diabolotherium nordenskioldi</i>	MUSM 1017	Departamento de Paleontología de Vertebrados – Museo de Historia Natural Javier Prado (DPV-MUSM)	
<i>Eucholoeps sp. cf. fronto</i>	MPM PV 3403	Museo Regional Provincial “Padre M. Jesús Molina”, Río Gallegos, Argentina	Toledo et al. (2013) (craneana); de Iuliis et al. (2014) (lateral)

<i>Hapalops</i>	MPM PV 3467; MPM PV 3404	Museo Regional Provincial “Padre M. Jesús Molina”, Río Gallegos, Argentina	Toledo et al. (2013)
<b>Hapalopsinae</b>  <b>sp.</b>	MUSM 1986	Departamento de Paleontología de Vertebrados – Museo de Historia Natural Javier Prado (DPV-MUSM)	
<i>Thalassocnus</i>  <i>antiquus</i>	MUSM 228	Departamento de Paleontología de Vertebrados – Museo de Historia Natural Javier Prado (DPV-MUSM)	Amson, Argot, et al. (2014a)
<i>Thalassocnus</i>  <i>littoralis</i>	MNHN.F. SAS53	Muséum national d’histoire naturelle (París)	Amson, Argot, et al. (2014a)
<i>Thalassocnus</i>  <i>natans</i>	MNHN.F. SAS734	Muséum national d’histoire naturelle (París)	Pujos et al. (2007)
<i>Glossotherium</i>  <i>robustum</i>	LGP Q0004; MLP 3-1400	Laboratório de Geologia e Paleontologia, Fundação Universidade de Rio Grande; Museo de La Plata, Argentina	Pitana (2011) (craneana); Bargo et al. (2000) (lateral)

<i>Scelidodon chiliensis</i>	MUSM 490	Departamento de Paleontología de Vertebrados – Museo de Historia Natural Javier Prado (DPV-MUSM)	
<i>Seclidotherium leptocephalum</i>	FMNHP 14274; MLP 3-401	Field Museum of Natural History, Illinois, EEUU; Museo de La Plata, Argentina	Miño-Boilini (2012) (craneana); Bargo et al. (2000) (lateral).
<i>Aymaratherium jeani</i>	MNHN Bol V 008954	Museo Nacional de Historia Natural de Bolivia	Pujos et al. (2016).
<i>Myrmecophoga tridactyla</i>			Viscardi (2012); Argot (2013) (lateral).
<i>Odobenus rosmarus</i>	FMNH 31695	Field Museum of Natural History, Illinois, EEUU	
<i>Odobenus sp.</i>	ZMA 24.613	Zoological Museum of the University of Amsterdam, Países Bajos	Bosscha Erdbrink y Van Bree (1999) (solo craneana)
<i>Arctocephalus pusillus</i>	AMNH M- 81702	American Museum of Natural History, New York, EEUU	
<i>Callorhinus ursinus (H)</i>	UWBM- 18334	Burke Museum of Natural History and Culture, Seattle EEUU	Idaho Virtual Museum (2021)

<i>Callhorhinus ursinus (M)</i>	UWBM- 38921	Burke Museum of Natural History and Culture, Seattle EEUU	(Idaho Virtual Museum, 2021d)
<i>Erignathus barbatus</i>	UAM-11548	University of Alaska Museum of the North, EEUU	Idaho Virtual Museum (2021a)
<i>Eumetopias jubatus</i>	UWBM 39483	Burke Museum of Natural History and Culture, Seattle, EEUU	Idaho Virtual Museum (2021b)
<i>Pithanotaria starri</i>	LACM 52773	Los Angeles County Museum, EEUU	
<i>Acrophoca longirostris</i>	MUSM 1661	Departamento de Paleontología de Vertebrados – Museo de Historia Natural Javier Prado (DPV-MUSM)	
<i>Australophoca changorum</i>	SGO.PV 21569	Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile	Valenzuela-Toro et al. (2016)
<i>Homiphoca sp.</i>	Sin número	National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC, EEUU	Dewaele et al. (2018)
<b>Phocidae indet.</b> <b>1</b>	MUSM 2466	Departamento de Paleontología de	Miño-Boilini (2012)

		Vertebrados – Museo de Historia Natural Javier Prado (DPV-MUSM)	
<b>Phocidae indet.</b>	MUSM 448	Departamento de Paleontología de Vertebrados – Museo de Historia Natural Javier Prado (DPV-MUSM)	Guérin y Faure (2004)
<b>2</b>			
<i>Praepusa boeska</i>	MAB 4686	Oertijdmuseum de Groene Poort, Boxtel, Países Bajos	Koretsky et al. (2015)
<i>Virginiaphoca magurai</i>	USNM 639750	National Museum of natural History, Smithsonian Institution, Washington D. C., EEUU	Dewaele et al. (2018)
<i>Pujila darwini</i>	NUFV-405	Canadian Museum of Nature (CNM), Ottawa, Canadá	Northover (2010)
<i>Dusisiren dewana</i>	71537 (PaleoDB) <sup>2</sup>	Yamagata Prefectural Museum, Yamagata, Japón	Takahashi et al. (1986)
<i>Metaxytherium albifontanum</i>	SC 89.115	South Carolina State Museum, South Carolina EEUU	Velez-Juarbe y Domning (2014)
<i>Nanosiren garciae</i>	UF 130128	Florida Museum of Natural History,	Domning y Aguilera (2008)

---

University of Florida,

EEUU

---

*Nota:* Las imágenes usadas de este trabajo para *Zaedus pichiy* resultan de la combinación de los números de tres especímenes usados para determinar características morfofuncionales en un trabajo de tesis de maestría. El código usado para *Dusisiren dewana* corresponde a la base de datos *PaleoBiology Database*, el artículo original menciona el repositorio, pero no un número de catálogo para el espécimen.

### 3.5. Instrumentos

Se hizo uso de los softwares de análisis morfométrico TpsDig, TpsDigUtil, TpsDigRelw y MorphoJ, el paquete *scatterplot3D* para el software RStudio; así como el software de edición de vectores InksCape para la edición de imágenes y gráficas.

### 3.6. Procedimientos

#### 3.6.1. Bases teóricas de los métodos a utilizarse

**3.6.1.1. Morfometría.** El término morfometría se refiere a mediciones de forma y tamaño de organismos y sus partes, y el análisis de dichas mediciones. Esta técnica ha sido empleada en estudios ligados a la taxonomía, microevolución, ontogenia, efectos eco fenotípicos y otras formas de variación (Hammer y Harper, 2005).

**A. Morfometría Clásica y Morfometría Geométrica.** La morfometría es importante en el estudio de organismos vivos, es quizá incluso más crucial para la paleontología, debido a que los datos genéticos suelen no estar disponibles en fósiles y la mayoría de las especies sujetas a estudios paleontológicos son morfoespecies, esto es, taxones

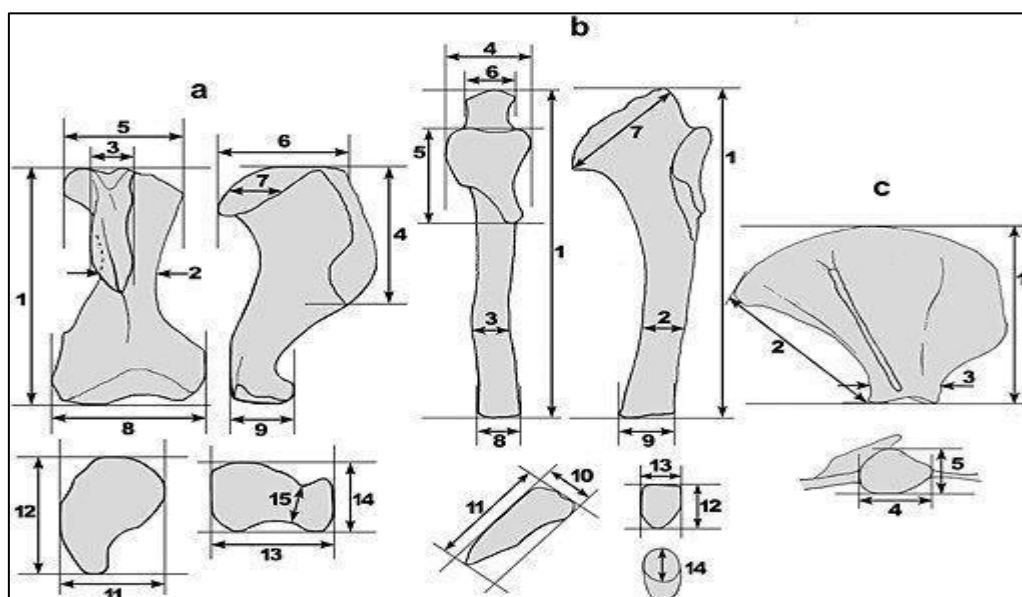


para los que sólo existen datos morfológicos disponibles para su posicionamiento en una filogenia.

Si bien la morfometría clásica ha sido y continúa siendo empleada para realizar mediciones relevantes a trabajos en biología, presenta una serie de limitaciones en cuanto al tipo y cantidad de información que puede ofrecer; en especial, la concerniente a la forma y el tamaño.

### Figura 6

*Mediciones tomadas al húmero, ulna y escápula (a,b y c, respectivamente) de un espécimen de lobo marino chusco (Otaria flavescens)*



*Nota.* Tomado de Osteometric analysis of south american sea lions (*Otaria flavescens*) pups from Patagonia. An assessment of their use as indicators for seasonality in archaeological sites, por Borella et al., 2016, *International Journal of Osteoarchaeology*, 26(1).

Es innegable que los datos colectados siguiendo esta metodología presentan aplicaciones importantes. La figura 6, por ejemplo, corresponde a un trabajo en el que se evaluaron dichas mediciones como indicadores de cambios de temporada en sitios

arqueológicos. En lo referido a una evaluación holística de la forma; sin embargo, comienzan a aparecer una serie de dificultades.

En primer lugar, los datos obtenidos a partir de dichas mediciones tienen que ser colocados en un listado, sea en tablas o cuadros. En consecuencia, no hay manera de presentar estos datos en una manera gráfica, lo que dificulta la comparación con otros especímenes; en especial, si se quiere descartar las diferencias por tamaño.

Un segundo punto importante es que las mediciones son dimensionales, lo que significa que se encuentran directamente ligadas al tamaño.

Si lo que se quiere comparar es solamente la forma, independientemente del tamaño, se suele emplear índices basados en dividir estas mediciones entre sí; y así obtener datos adimensionales. Usar índices, sin embargo, está ligado a una serie de problemas estadísticos, dentro de los que se incluye la aparición y acumulación de correlaciones espurias (Hammer y Harper, 2005). Si bien, en la práctica la forma y el tamaño no son realmente independientes en sistemas biológicos; el grado en que uno tiene impacto sobre el otro, tiende a ser variable.

Finalmente, un tercer problema mayor relacionado con la morfometría clásica para evaluar diferencias en formas está ligado a la limitada cantidad de información que puede extraerse a partir del tomado de mediciones. En el ejemplo expuesto en la figura 6, para el húmero, se realizaron 15 mediciones.

Los datos extraídos requerían establecer, primero, una serie de puntos a partir de los cuales se extendían líneas que los conectaban entre sí. Sin embargo, una vez se hace esto, los puntos tomados suelen ser usados para tomar una única medición, lo que termina por limitar la capacidad del estudio para representar de manera fidedigna la forma del espécimen. Aún si se

decide conectar cada punto a varios otros a su alrededor, gran parte de la información obtenida sería redundante y determinar cuáles de los datos usar, estaría inherentemente ligado a sesgos.

La morfometría geométrica presenta respuesta a la mayoría de estos problemas. Si bien, también se hace uso de puntos que tienen que ser ubicados en los especímenes (llamados *landmarks* y *semilandmarks*), en la morfometría geométrica, un dato no corresponde a la distancia entre dos puntos, sino a toda la configuración de puntos distribuidos en el espécimen (mediante la digitación de las coordenadas de cada punto).

Esto también permite una representación gráfica de los datos que muestra de manera mucho más fiel la forma del espécimen. Por último, la morfometría geométrica permite evaluar exclusivamente la forma (separada del tamaño, la posición y la orientación) para la comparación de varios especímenes (varias configuraciones), mediante el uso de una superposición de Procrusto (Hammer y Harper, 2005).

El método consiste básicamente de tres etapas:

1. Cada configuración de *landmarks* es movida al origen de un plano  $X Y$ , restando el tamaño del centroide (la posición promedio de todos los puntos en la figura) a las coordenadas de cada uno de los *landmarks*. De esta manera, se elimina la posición.
2. Se descarta la escala dividiendo cada coordenada entre el tamaño del centroide de la configuración. De esta manera, se elimina el tamaño.
3. Finalmente, se escoge una configuración como referencia y se usa para rotar el resto de las configuraciones alrededor de ella (minimizando la suma de los cuadrados de las distancias de los puntos homólogos) entre cada una de las formas. De esta manera, se elimina la orientación.

Con relación a los componentes apendiculares asociados a la cintura escapular, Amson, Argot, McDonald et al. (2014a) establecieron una relación entre las características de procesos, fosas y estructuras en general; y algunas inferencias funcionales que pueden realizarse en base a éstas. Un análisis de la forma de los huesos que pretenda proveer información funcional importante tiene que tomar en cuenta dichas características. En la tabla 3, pueden apreciarse algunas de estas relaciones entre forma y función tanto para húmero como para escápula.

**Tabla 4**

*Relación de características que pueden servir para establecer puntos tentativos a usar como landmarks,*

<b>Componente óseo</b>	<b>Estructura</b>	<b>Función/Movimiento inferido</b>
<b>Húmero</b>	Poca longitud	Ventaja mecánica de flexión del hombro, quizá relacionada con una función excavadora/nadadora
	Epífisis proximal ancha	No determinado
	Cresta deltoidea para dicho músculo	Abducción y Flexión
	Profundidad de la fosa radial	Unión <i>interlocking</i> del codo
	Profundidad de la Fosa Coronoides	Unión <i>interlocking</i> del codo; máxima flexión del hombro
	Profundidad de la Fosa del olécranon	Unión <i>interlocking</i> del codo; máxima extensión del codo
	Forma del capitulum	Estabilidad del codo

*Nota.* Tomado de Osteology and Functional Morphology of the Forelimb of the Marine Sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada), por Amson, Argot, McDonald et al., 2014a, *Journal of Mammalian Evolution*, 22(2).

Se utilizaron fotografías asociadas a escalas y luego, mediante el software *TpsDig* (Rohlf, 2006), se establecieron configuraciones de *landmarks* (sensu Hammer y Harper, 2005) a utilizarse. Estos fueron basados en la información obtenida relacionada a la miología de estos animales.

Es importante señalar que no todas las características que pueden ofrecer información funcional pueden muestrearse para un trabajo de morfometría geométrica. Un criterio básico general para establecer *landmarks* cuando se trabaja en dos dimensiones es que las estructuras a muestrearse mediante el uso de puntos deben estar en el mismo plano (coplanaridad *sensu* Zelditch et al., 2012).

Así, por ejemplo, la cresta pectoral y la cresta radial en el húmero, en particular fueron excluidas en el trabajo de De Oliveira y Santos (2018) que analizaba la morfología funcional del húmero de *Pilosa*, por considerarse que serían mejor representadas en un análisis tridimensional.

Afortunadamente, para dicho trabajo, la cresta deltoidea; cuya variación morfológica parece cargar importante información funcional, pudo muestrearse en vista anterior bajo el uso de *landmarks* de tipo I y II (Zelditch et al., 2012a).

Con el fin de maximizar la información de la forma biológica de los especímenes a estudiarse, el presente trabajo hace uso de dos vistas anatómicas: (1) vista anterior o craneana, que proveerá información relevante sobre la robustez de los especímenes, la proyección latero-medial a nivel de la epífisis, y la articulación distal y (2) vista lateral, que proveerá información sobre la curvatura de la epífisis en el aspecto anteroposterior, y sobre la articulación proximal.

**3.6.1.2. Ubicación de *Landmarks* en Húmero.** Tomando como base el trabajo de De Oliveira y Santos (2018) para la ubicación de *landmarks*, se pueden reconocer 16 *landmarks* de tipo I y II y tres *landmarks* de tipo III en el húmero de *Thalassocnus*. En el trabajo citado, se incluyó, entre otras faunas de Pilosa, una especie de *Thalassocnus*: *T. natans*.

Como se mencionó anteriormente, los *landmarks* utilizados en este trabajo son de tipo I, II y III según la clasificación de Bookstein, las definiciones de los tres tipos de *landmarks* son presentadas en Zelditch et al. (2012a). Asimismo, cumplen varios de los criterios necesarios para su evaluación en diferentes taxones del grupo Pilosa: son puntos homólogos (o semi-homólogos), discretos, se encuentran en el mismo plano y representan una buena cobertura de la superficie de las estructuras, dando una buena idea de la forma.

**Tabla 5**

*Relación de landmarks y semilandmarks para el húmero*

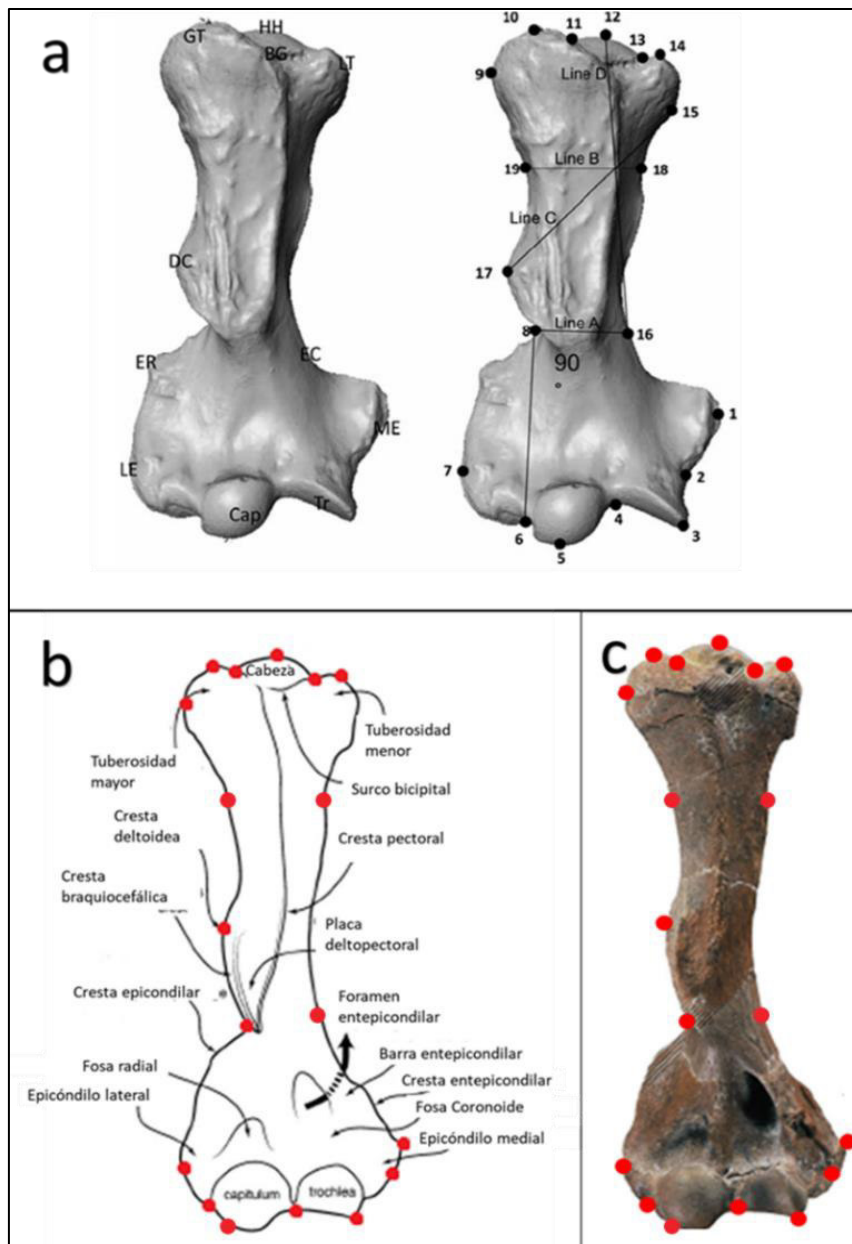
<i>Landmark/Semilandmark</i>	<b>Definiciones anatómicas</b>
<b>1</b>	Punto de máxima proyección medial del epicóndilo medial
<b>2</b>	Punto de máxima evaginación entre el epicóndilo medial y la tróclea
<b>3</b>	Porción Medial de la Tróclea
<b>4</b>	Borde entre la tróclea y el capitulum
<b>5</b>	Porción más distal del capitulum
<b>6</b>	Borde entre el capitulum y el epicóndilo lateral
<b>7</b>	Punto de máxima proyección lateral del epicóndilo lateral.
<b>8</b>	Punto de intersección entre la cresta epicondilar y la cresta deltoidea
<b>9</b>	Límite distal del tubérculo o tuberosidad mayor

<b>10</b>	Límite proximal del tubérculo o tuberosidad mayor
<b>11</b>	Punto de intersección entre el tubérculo o tuberosidad mayor y la cabeza humeral
<b>12</b>	Punto de máxima proyección de la cabeza humeral
<b>13</b>	Punto de intersección entre el tubérculo o tuberosidad menor y la cabeza humeral
<b>14</b>	Límite proximal del tubérculo o tuberosidad menor
<b>15</b>	Límite distal del tubérculo o tuberosidad menor
<b>16</b>	Punto de intersección entre la línea A y el borde medial
<b>17</b>	Punto de máxima proyección lateral de la cresta deltoidea
<b>18</b>	Punto de intersección entre la línea B y el borde medial
<b>19</b>	Punto de intersección entre la línea B y el borde lateral

*Nota.* Adaptado de Functional morphology and paleoecology of Pilosa (Xenarthra, Mammalia) based on a two-dimensional geometric Morphometrics study of the Humerus, por De Oliveira y Santos, 2018, *Journal of Morphology*, 279(10). Los puntos 16, 18 y 19 representan semilandmarks o landmarks de tipo III, *sensu* Zelditch, M. et al (2012a).

**Figura 7.**

*Relación de ubicación de landmarks en vista anterior del húmero derecho*



*Nota.* (a) Representa la disposición original para el húmero derecho de *Glossotherium robustum* en un modelo de fotogrametría. Tomado de Functional morphology and paleoecology of Pilosa (Xenarthra, Mammalia) based on a two-dimensional geometric Morphometrics study of the Humerus, por De Oliveira y Santos, 2018, *Journal of Morphology*, 279(10). (b) y (c) muestran la ubicación correspondiente de dichos landmarks en el húmero



derecho de *Thalassocnus littoralis*. Adaptado de Osteology and Functional Morphology of the Forelimb of the Marine Sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada), por Amson et al., 2014a, *Journal of Mammalian Evolution*, 22(2).

A. ***Evaluación de viabilidad de landmarks para otras especies y Método de Comparación de Forma.*** Los puntos que deben tomarse en cuenta para un análisis comparativo deben ser homólogos en todos los especímenes a estudiarse, así como cumplir con todos los criterios anteriormente mencionados.

Un problema particular a este estudio está relacionado con las diferencias entre las crestas a evaluarse en el húmero. Si bien la configuración de *landmarks* de De Oliveira y Santos (2018) resulta conveniente para evaluar similitudes en el húmero entre diferentes miembros de Pilosa; presenta algunas limitaciones importantes al intentar evaluar a los otros taxones. En primer lugar, la tuberosidad mayor en pinnípedos en vista craneana tiende a obstruir el reconocimiento de la cabeza humeral y, por tanto, el punto de ‘intersección’ entre dicha tuberosidad y la cabeza humeral (que se usa para digitar el *landmark* 11) resulta menos conspicuo o no observarse en absoluto. El cambio de ubicación de la tuberosidad mayor respecto de la cabeza humeral también significa que ya no se encuentra en el mismo plano que el resto de las estructuras.

Un problema aún más importante se identificó al intentar evaluar la cresta deltoidea. Si bien en *Thalassocnus* y el resto de los taxones dentro de Pilosa y Cingulata se pueden distinguir tres crestas distintas en la parte medial de la diáfisis del húmero: la cresta pectoral, braquiocefálica y deltoidea, los pinnípedos y lutrinos sólo poseen una cresta: la cresta deltopectoral que representaría la combinación de todas las anteriormente mencionadas. Esto dificulta poder definir un punto homólogo que pueda servir de *landmark* en todos los especímenes (de la manera en que lo hace el *landmark* 17 en el estudio citado).

Además de ello, la cresta deltopectoral presenta, además de una proyección lateral, una *craneana* igual o más conspicua, de manera *homóloga* a la cresta pectoral, lo que dificulta nuevamente poder ubicar *landmarks* coplanares.

### 3.6.2. *Diseño de mapas musculares*

Con el fin de contribuir a un mejor entendimiento de la relación entre las estructuras y procesos del húmero y la locomoción, se diseñaron mapas musculares teniendo como base los trabajos de Bargo et al. (2013), Marshall (2018), Nyakatura y Fischer (2011) y Pujos et al. (2007); quienes diseñaron mapas musculares para diferentes grupos de xenartros: perezosos actuales, perezosos ambulorios extintos, un perezoso semiarborícola (*Diabolotherium*) y cingulados dasipódidos respectivamente.

La reconstrucción muscular de animales extintos se apoya tanto en analogías con animales actuales como con evidencia directa en los huesos de origen e inserción de músculos.

### 3.7. Análisis de datos

Todas las fotografías usadas corresponden a húmeros derechos o inversiones digitales del húmero izquierdo, en vista anterior (*craneana*) y lateral. Los *landmarks* y *semilandmarks* fueron digitados usando el software tpsDig2. Los *semilandmarks* utilizados se digitaron como curvas en este mismo software y luego fueron convertidos, primero a *landmarks* utilizando el freeware tpsUtil, y luego a *semilandmarks*—desplazando cada coordenada a lo largo de las curvas para que las distancias sean equitativas—usando tpsRelw, según el protocolo establecido en Zelditch et al. (2012b).

Para la eliminación de las variables de posición, tamaño y rotación de los especímenes, se realizó una superimposición parcial de Procrusto, que consiste en tres pasos: traslado, reescalamiento y reorientación (Zelditch et al., 2012a) mediante el uso del software *MorphoJ*

(Klingenberg, 2011). Como resultado, toda comparación de los especímenes se encuentra en función solamente de la forma. Luego de alinear los datos, se realizó una matriz de covarianza por cada vista para permitir los análisis posteriores.

Posteriormente, en base a las matrices de covarianzas se realizaron dos análisis morfométricos por vista: (1) un Análisis de Componentes Principales (ACP), también mediante *MorphoJ*, mediante el cual se reduce la cantidad de ejes asociados a la variación de las distancias relativas de cada *landmark*, lo que permite la agrupación de los taxones estudiados en grupos discretos y (2) un análisis de variables canónicas; un tipo de análisis discriminante que maximiza la separación entre dos o más grupos en ejes de vectores canónicos, esto con el fin de establecer si existe una relación entre los clados estudiados y los hábitos de vida (ver figura 13) (Hammer y Harper, 2005).

Para contribuir a una visualización más completa del Análisis de Componentes Principales, se recurrió a realizar gráficas de dispersión tridimensionales usando como ejes los primeros tres componentes principales adicionalmente a las gráficas bidimensionales tradicionales. Esto se logró exportando los datos de las coordenadas de los componentes principales desde *MorphoJ* y usándolos en el paquete *scatterplot3D* para el software RStudio.

Se sometieron al análisis de componentes principales, además de las tres especies de *Thalassocnus* para las que se han encontrado húmeros completos o sub-completos (*T. antiquus*, *T. natans*, *T. littoralis*), otras diez especies de Pilosa, dos perezosos actuales (*Choloepus* y *Bradypus*) y ocho especies fósiles de perezosos ambulatorios: *Hapalops* sp., *Hapalopsinae* sp. (Megatheriidae), *Glossotherium robustum*, *Scelidodon chiliensis*, *Scelidotherium leptcephalum* (Mylodontidae), *Diabolotherium nordenskioldi*, *Eucholoeps* sp. cf. *fronto* (Megalonychidae), y *Aymaratherium jeani* (Nothrotheridae) . Asimismo, se trabajó también con dos taxones de Vermilingua: *Myrmecophaga tridactyla* y *Tamandua mexicana punensis* y un Cingulata: *Zaedyus pichiy*.

Entre los mamíferos marinos, se trabajó con dos arqueocetos (*Cynthiacetus peruviannus* y *Aegicetus gehennae*; Basilosauridae y Protocetidae, respectivamente); tres sirenios de la familia Dugonidae (*Dusisiren dewana*, *Metaxytherium albifontanum* y *Nanosiran garciae*; y 12 taxones de pinnípedos, entre estos, 7 fócidos (*Acrophoca longirostris*, *Acrophoca changorum*, *Homiphoca* sp., Phocidae indet. 1 (MUSM 2466), Phocidae indet. 2. (MUSM 448), *Praepusa boeska*, y *Virginiaphoca magurai*). Asimismo, un género corresponde a la familia Odobenidae: *Odobenus rosmarus* y *Odobenus* sp. (sólo en vista craneana) del Pleistoceno de Dinamarca. Seis taxones de otaríidos también son parte del presente trabajo: *Arctocephalus pusillus*, *Callorhinus ursinus* (hembra y macho), *Erignathus barbatus*, *Eumetobias jubatus*, y *Pithanotaria starri*. También se incluyó a un único taxón basal en Pinnipedia: *Puijila darwini* (Semantoridae). Finalmente, los últimos mamíferos semiacuáticos de este trabajo, los lutrinos, se encuentran representados por 3 especies: *Enhydra lutris*, *Lontra felina* (hembra y macho), y *Lutra canadensis*. Las fuentes del material fotográfico aparecen en la tabla 2.

Si bien el modelo de disposición de *landmarks* provisto por De Oliveira y Santos (2018) representa adecuadamente la forma del húmero para taxones dentro de pilosa, la morfología

altamente derivada del número de taxones en Pinnipedia, impide que varios de los *landmarks* de dicha configuración puedan utilizarse para ellos. Por ello, pese a que se mantuvieron la mayoría de *landmarks* de dichos autores, asociados a la epífisis distal del húmero, se tuvo que reducir la cantidad de *landmarks* asociados a la epífisis proximal. De esta manera, se preservaron los *landmarks* 1, 5, 6 y 7. Debido a la variación en la morfología de la epífisis distal entre los diferentes taxones estudiados, se prescindió del *landmark* 2 y se redefinió el *landmark* 4 como un *landmark* geométrico (de tipo III) para poder representar adecuadamente la concavidad entre la tróclea y el capítulum en taxones donde la división entre ambos no es tan evidente. Para evaluar la epífisis proximal, se tomaron puntos correspondientes a la máxima proyección lateral y medial de los tubérculos mayor y menor, respectivamente; así como las porciones más proximales de cada una (definidos como *landmarks* 10 y 15 en la configuración de De Oliveira y Santos). Asimismo, debido a que dos de las estructuras funcionalmente importantes: la cresta deltoidea en pilosa y cingulata y la cresta deltopectoral en carnívoros, no son estructuras completamente homólogas—la cresta deltopectoral resulta de la combinación de la cresta deltoidea, braquiocefálica y pectoral—la forma de estas fue evaluada mediante el uso de *semilandmarks* distribuidos en su porción lateral.

**Tabla 6**

*Disposición de landmarks (1-10) y semilandmarks (11-68) usados para las fotografías en vista craneana en este trabajo.*

<b>Landmark</b>	<b>Definiciones anatómicas</b>
<b>1</b>	(TIPO II) Punto de máxima proyección medial del epicóndilo medial
<b>2</b>	(TIPO II) Extremo o ‘punta’ de la tróclea
<b>3</b>	(TIPO III) Punto de mayor ‘concavidad’ entre el punto 2 y el <i>landmark</i> 4 (o mayor distancia entre la línea que los une con el borde cóncavo entre la tróclea y el capítulum).
<b>4</b>	(TIPO II) Porción más distal del capítulum
<b>5</b>	(TIPO I) Borde entre el capítulum y el epicóndilo lateral
<b>6</b>	(TIPO II) Punto de máxima proyección del lateral epicóndilo lateral.
<b>7</b>	(TIPO II) Punto de máxima proyección lateral de la tuberosidad mayor
<b>8</b>	(TIPO II) Límite proximal del tubérculo o tuberosidad mayor
<b>9</b>	(TIPO II) Límite proximal del tubérculo o tuberosidad menor
<b>18 a 37</b>	Semilandmarks asociados a curvas entre e <i>landmark</i> 6 y el 7 (20)
<b>49 - 68</b>	Semilandmarks asociados a curvas entre <i>landmarks</i> 10 y 1 (20)

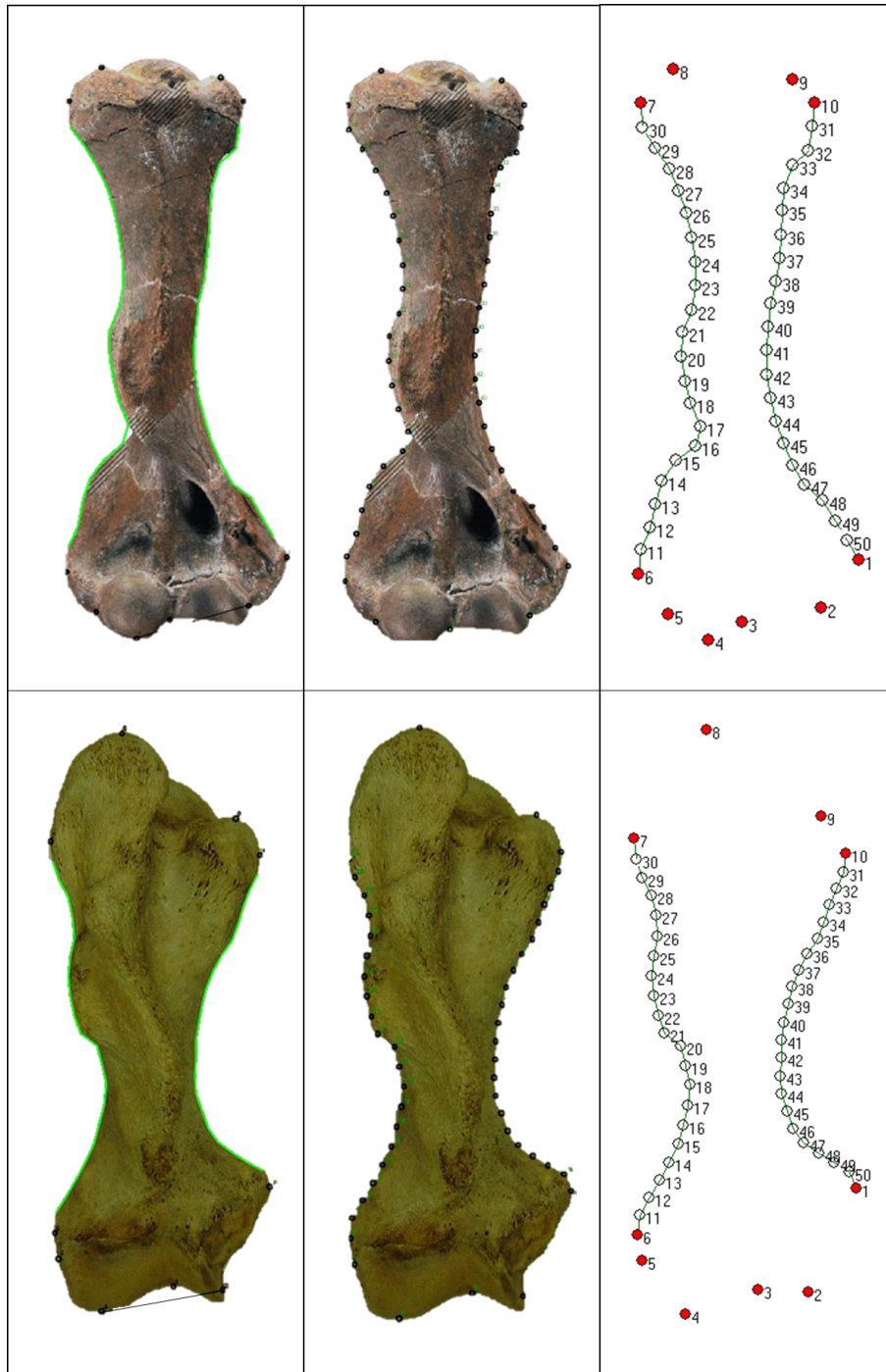
**Tabla 7**

*Disposición de landmarks (1-10) y semilandmarks (7-46) usados para las fotografías en vista lateral en este trabajo.*

<i>Landmark</i>	<b>Definiciones anatómicas</b>
<b>1</b>	(TIPO III) Punto de máxima proyección anterior de la epífisis distal
<b>2</b>	(TIPO III) Porción más distal de la epífisis distal en posición estándar
<b>3</b>	(TIPO III) Intersección la parte posterior de la epífisis distal y una línea en un ángulo de 40° entre el <i>landmark 1</i> y el <i>landmark 2</i>
<b>4</b>	(TIPO III) Punto de máxima proyección posterior de la cabeza humeral, en vista estándar
<b>5</b>	(TIPO III) Ángulo de 90° desde el punto medio entre el <i>landmark 4</i> y el <i>landmark 6</i>
<b>6</b>	(TIPO II) Porción más proximal de la tuberosidad mayor
<b>7 – 26</b>	Semilandmarks que describen la curva entre los <i>landmarks 3</i> y <i>4</i> (20)
<b>27 - 46</b>	Semilandmarks que describen la curva entre los <i>landmarks 6</i> y <i>1</i> (20)

**Figura 8**

*Etapas de digitación de landmarks y semilandmarks en vista craneana para la configuración empleada en este trabajo*



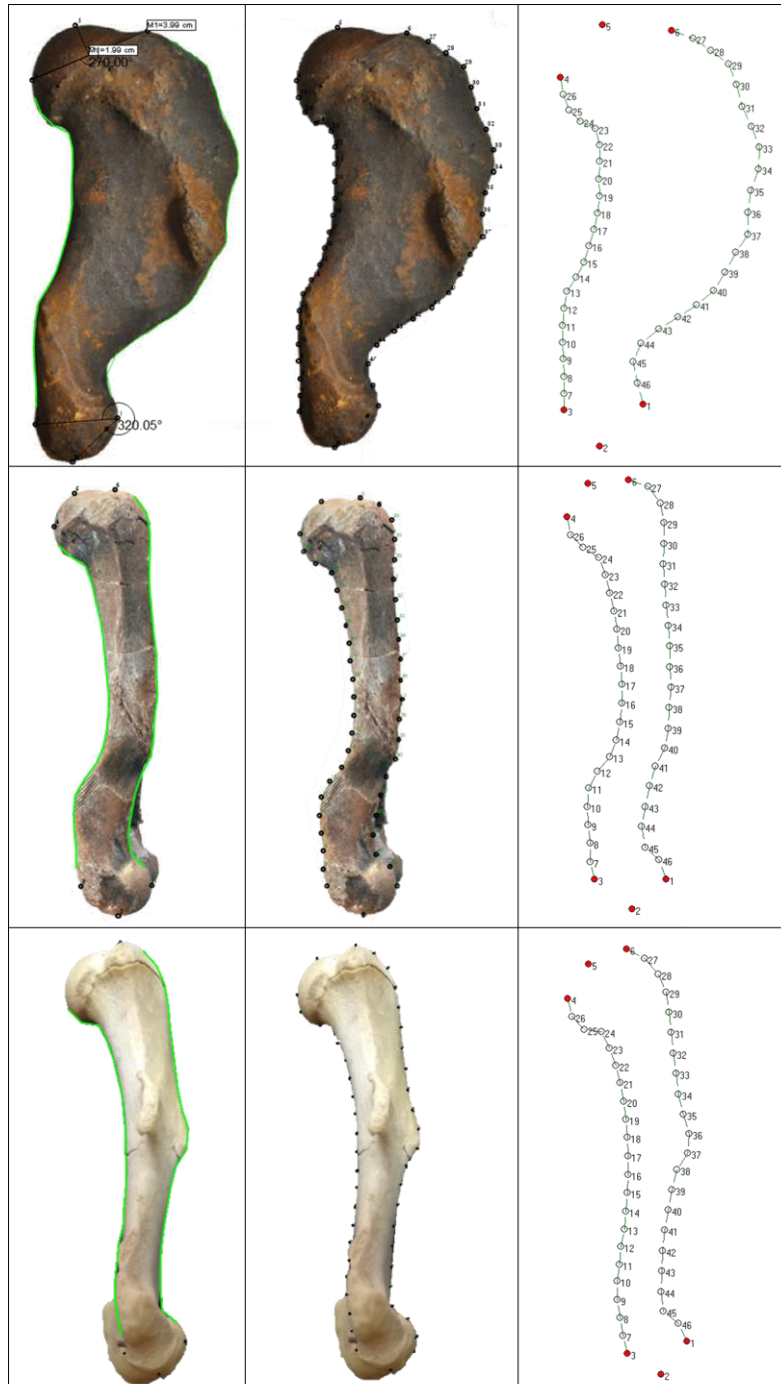
*Nota.* Se utilizaron las especies *T. littoralis* y *Odobenus rosmarus* como referencia. De izquierda a derecha: (1) digitación de 10 landmarks originales y curvas para evaluar variaciones adicionales en forma; (2) conversión de curvas a landmarks mediante el software tpsUtil; (3)



desplazamiento equitativo de semilandmarks a lo largo de las curvas y en función a los landmarks seleccionados (6 y 7 para curva 1, 8 y 9 para la curva 2).

### Figura 9

*Etapas de digitación de landmarks y semilandmarks en vista lateral para la configuración empleada en este trabajo.*



*Nota.* Se utilizaron las especies *Virginiaphoca magurai*, *Thalassocnus littoralis* y *Tamandua mexicana punensis* como referencia. De izquierda a derecha: (1) digitación de 6 landmarks originales y curvas para evaluar variaciones adicionales en forma; (2) conversión de curvas a landmarks mediante el software tpsUtil; (3) desplazamiento equitativo de semilandmarks a lo largo de las curvas y en función a los landmarks seleccionados (3 y 4 para curva 1, 6 y 1 para curva la 2

## IV. RESULTADOS

### 4.1. Análisis morfométrico

#### 4.1.1. Vista craneana

Luego de realizado el análisis de componentes principales, se obtuvo un total de siete componentes principales. De estos, PC1, PC2, PC3 y PC4 representaron el 83.98% de la varianza, por lo tanto, se les considera como relevantes para el análisis de datos.

**Tabla 8.**

*Disposición de landmarks (1-10) y semilandmarks (7-46) usados para las fotografías en vista lateral en este trabajo.*

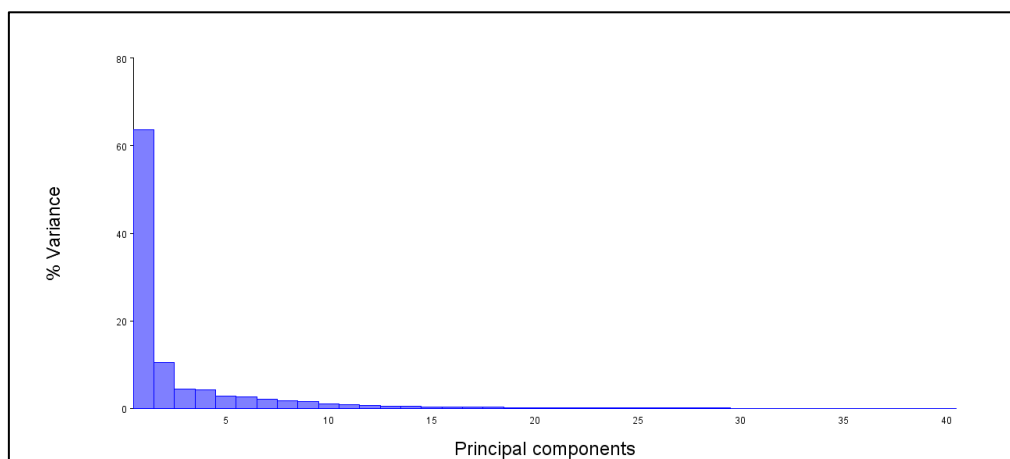
Componente Principal	Valores de Eigen	Porcentaje de varianza	Porcentaje acumulado
<b>1</b>	0.01110901	63.69	63.69
<b>2</b>	0.0018419	10.56	74.25
<b>3</b>	0.00077061	4.418	78.668
<b>4</b>	0.00075238	4.314	82.981
<b>5</b>	0.0004841	2.775	85.757
<b>6</b>	0.00046226	2.65	88.407
<b>7</b>	0.00035191	2.018	90.424
<b>8</b>	0.00029518	1.692	92.117
<b>9</b>	0.00026665	1.529	93.645
<b>10</b>	0.00016868	0.967	94.612

<b>11</b>	0.0001394	0.799	95.412
<b>12</b>	0.00013106	0.751	96.163
<b>13</b>	0.00008846	0.507	96.67
<b>14</b>	0.00008032	0.461	97.131
<b>15</b>	0.00006997	0.401	97.532
<b>16</b>	0.00005714	0.328	97.859
<b>17</b>	0.00005246	0.301	98.16
<b>18</b>	0.0000464	0.266	98.426
<b>19</b>	0.00003609	0.207	98.633
<b>20</b>	0.00003376	0.194	98.827
<b>21</b>	0.00002924	0.168	98.994
<b>22</b>	0.00002535	0.145	99.14
<b>23</b>	0.00001926	0.11	99.25
<b>24</b>	0.0000186	0.107	99.357
<b>25</b>	0.0000145	0.083	99.44
<b>26</b>	0.00001327	0.076	99.516
<b>27</b>	0.00001282	0.073	99.589
<b>28</b>	0.00001088	0.062	99.652
<b>29</b>	0.00001031	0.059	99.711
<b>30</b>	0.00000863	0.049	99.76
<b>31</b>	0.0000076	0.044	99.804
<b>32</b>	0.00000732	0.042	99.846
<b>33</b>	0.00000634	0.036	99.882
<b>34</b>	0.00000449	0.026	99.908

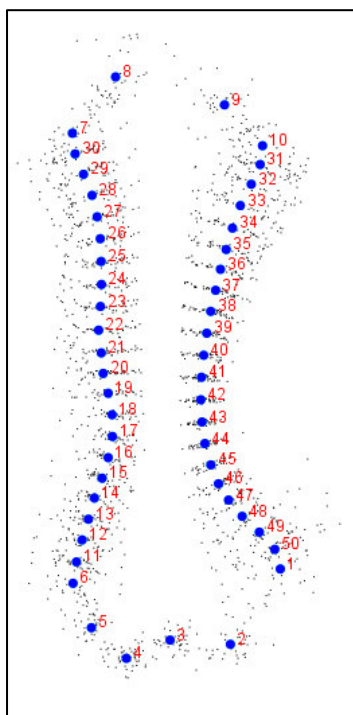
<b>35</b>	0.00000397	0.023	99.931
<b>36</b>	0.00000334	0.019	99.95
<b>37</b>	0.00000313	0.018	99.968
<b>38</b>	0.00000216	0.012	99.98
<b>39</b>	0.00000189	0.011	99.991
<b>40</b>	0.00000155	0.009	100

**Figura 10**

*Representación de la relación entre el porcentaje de varianza y los componentes principales responsables de la misma.*

**Figura 11**

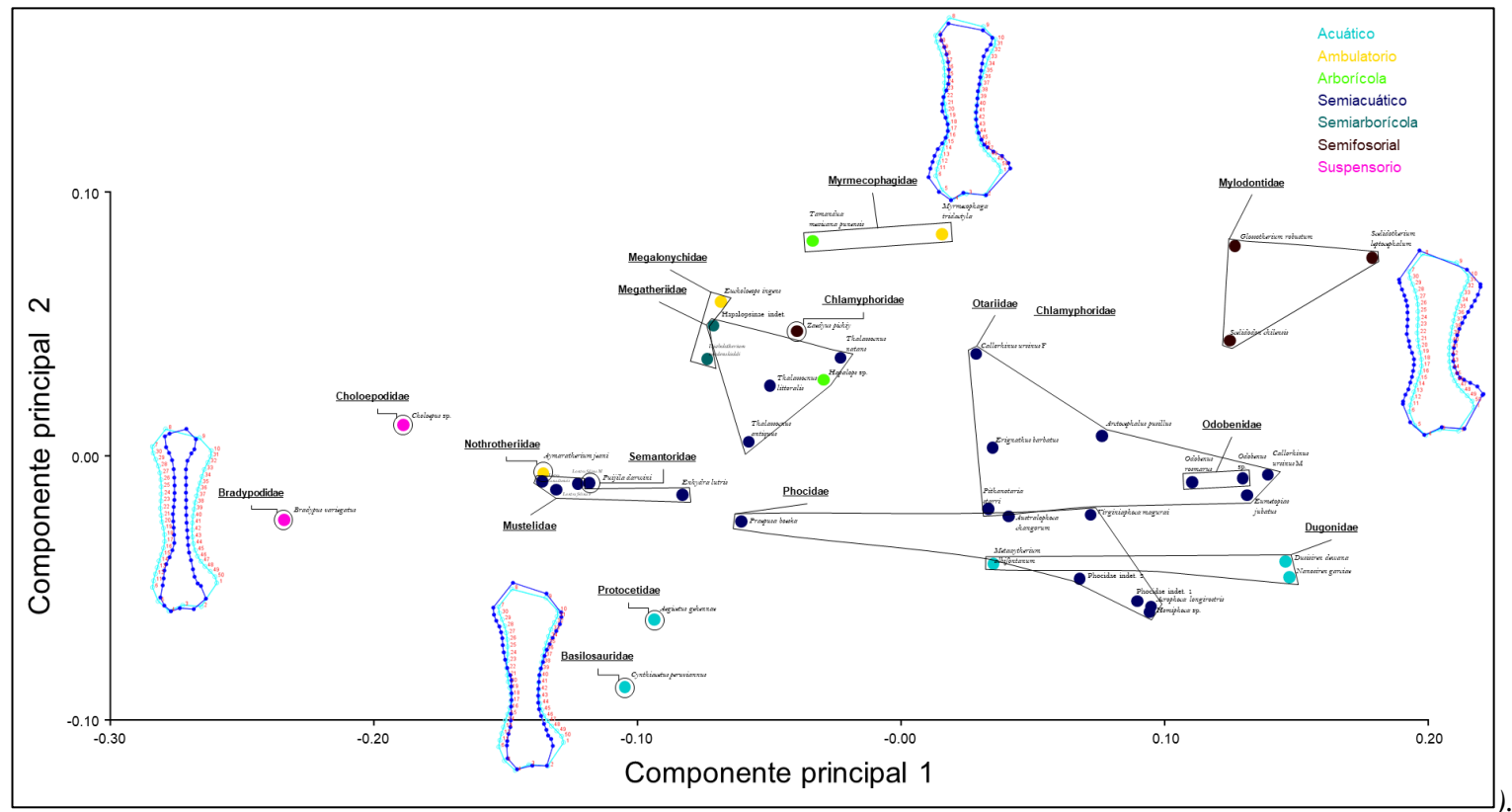
*Representación de la relación entre el porcentaje de varianza y los componentes principales responsables de la misma.*



**4.1.1.1. Distribución de Datos.** Mediante una relación de ejes simétricos correspondientes a los cuatro componentes principales tomados como referencia, se procedió a distribuir los taxones en relación con las variaciones en forma.

Figura 12.

Ubicación de cada espécimen en un espacio bidimensional teniendo como ejes a los componentes principales 1 (contribuye al 63.69% de la varianza) y 2 (10.56% de la varianza)



Nota. Los puntos de cada taxón se encuentran coloreados según el clado al que pertenecen



Figura 13.

Ubicación de cada espécimen teniendo como eje x a PC1 y como eje Y al PC 3.

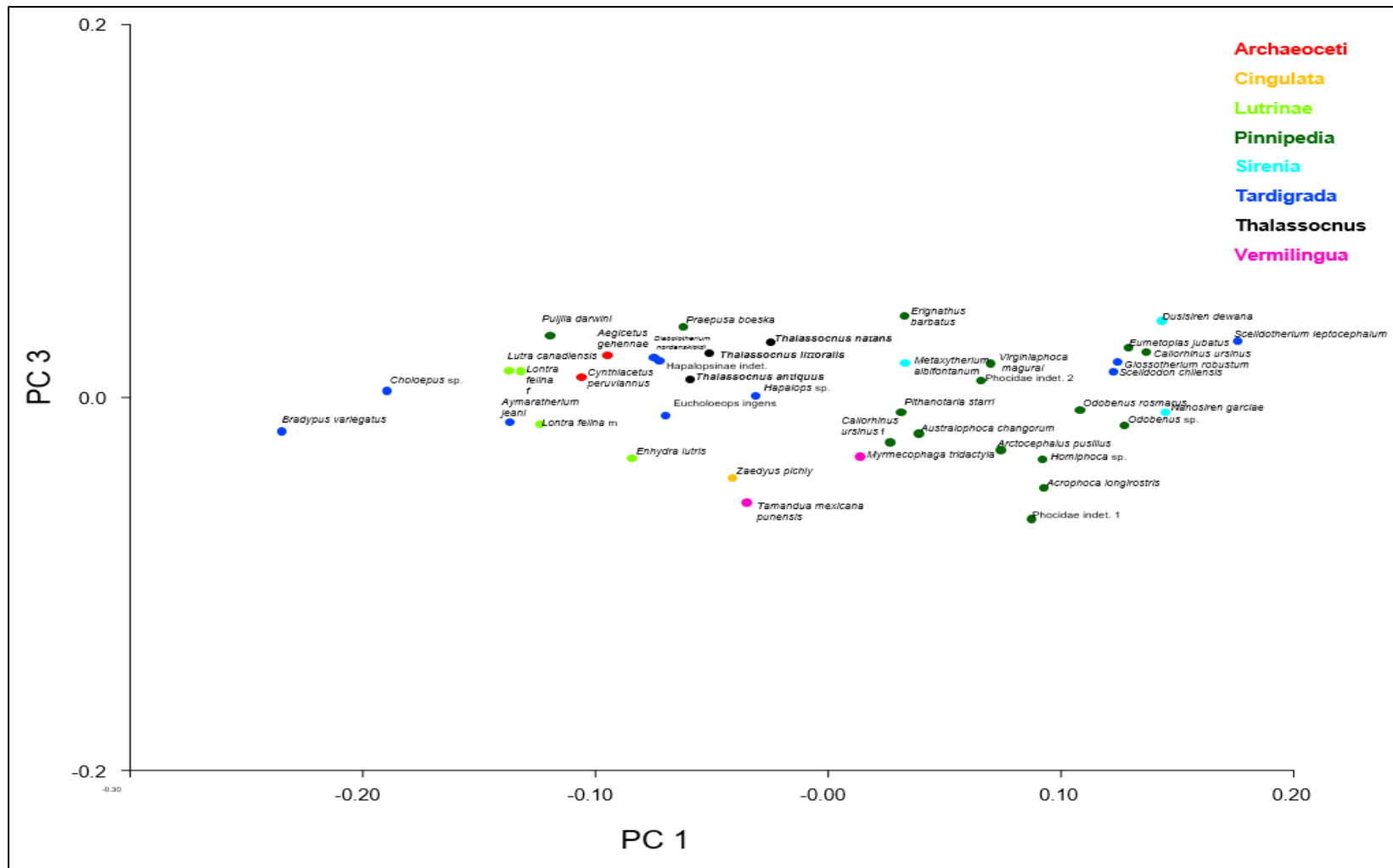


Figura 14

Ubicación de cada espécimen teniendo como ejes x a PC2 y como eje Y al PC 1.

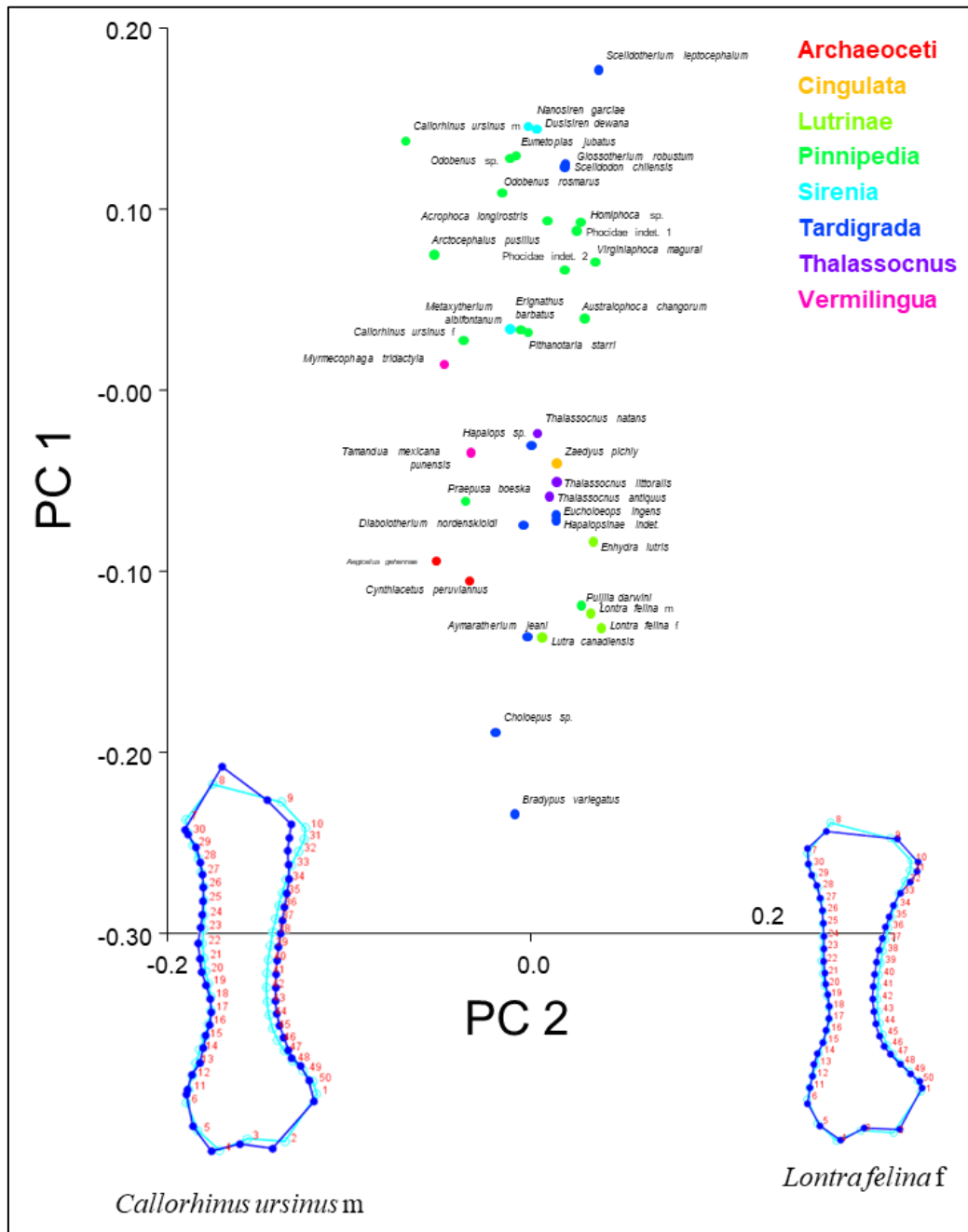
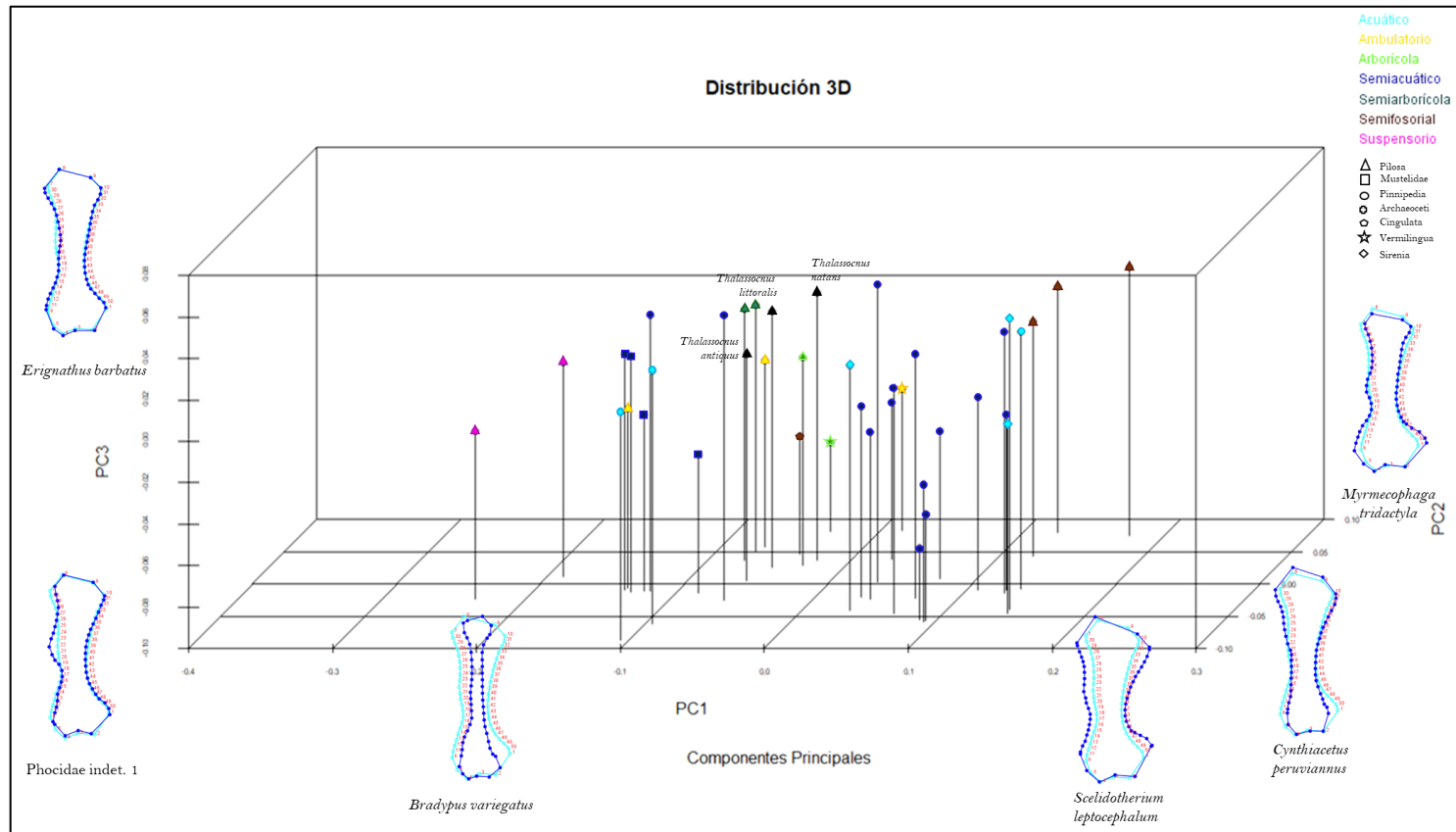


Figura 15

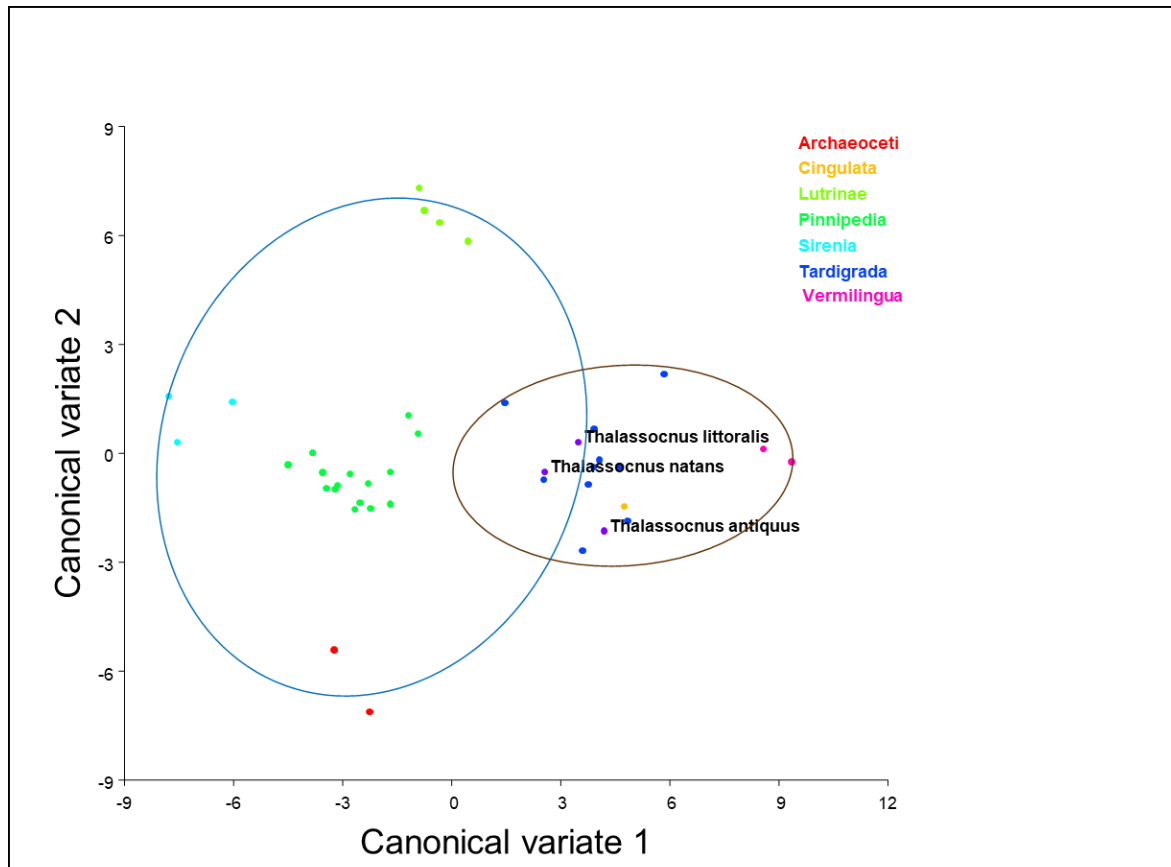
Distribución tridimensional de taxones, teniendo como ejes x, y, z a los componentes principales PC1, PC2 y PC3, respectivamente.



Nota. Los gráficos de alambre representan la configuración de landmarks para los valores más positivos y negativos de cada eje. Los gráficos de alambre representan la configuración de landmarks para los valores más positivos y negativos de cada eje.

**Figura 16.**

*Gráfica de variables canónicas según el clado.*



*Nota.* Se superpuso dos elipses de confianza según dos grupos básicos de exploración de substrato: acuáticos (azul) y terrestres (marrón).

#### 4.1.2. Vista lateral

Luego de realizado el análisis de componentes principales, se obtuvo un total de siete componentes principales. De estos, PC1 y PC2 representaron el 81.312% de la varianza, por lo tanto, se les considera como relevantes para el presente trabajo.

**Tabla 9**

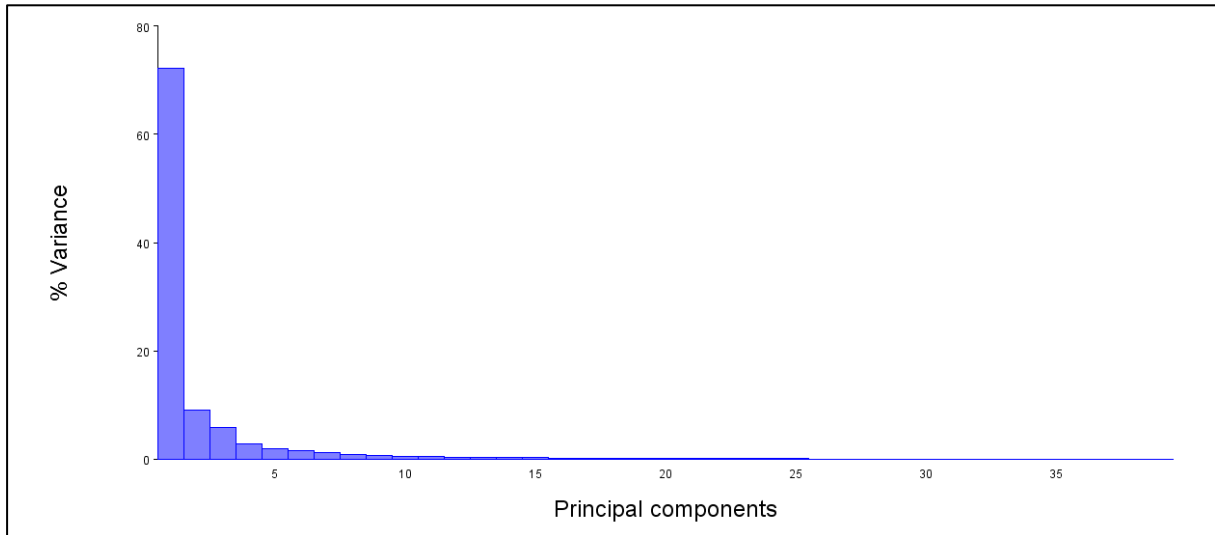
*Relación de porcentaje de varianza asociado a cada componente Principal.*

<b>Componente Principal</b>	<b>Valores de Eigen</b>	<b>Porcentaje de varianza</b>	<b>Porcentaje acumulado</b>
<b>1</b>	0.01292773	72.282	72.282
<b>2</b>	0.00161517	9.031	81.312
<b>3</b>	0.00103156	5.768	87.08
<b>4</b>	0.00049961	2.793	89.874
<b>5</b>	0.00034043	1.903	91.777
<b>6</b>	0.00029092	1.627	93.404
<b>7</b>	0.00021348	1.194	94.597
<b>8</b>	0.00014482	0.81	95.407
<b>9</b>	0.00012543	0.701	96.108
<b>10</b>	0.00010504	0.587	96.695
<b>11</b>	0.00008374	0.468	97.164
<b>12</b>	0.00006806	0.381	97.544
<b>13</b>	0.00005815	0.325	97.869
<b>14</b>	0.00005643	0.316	98.185
<b>15</b>	0.00005008	0.28	98.465
<b>16</b>	0.00003791	0.212	98.677
<b>17</b>	0.00003419	0.191	98.868
<b>18</b>	0.00003016	0.169	99.037
<b>19</b>	0.00002537	0.142	99.178
<b>20</b>	0.00002115	0.118	99.297

<b>21</b>	0.00001915	0.107	99.404
<b>22</b>	0.00001759	0.098	99.502
<b>23</b>	0.00001578	0.088	99.59
<b>24</b>	0.00001181	0.066	99.656
<b>25</b>	0.00001081	0.06	99.717
<b>26</b>	0.00000928	0.052	99.769
<b>27</b>	0.00000715	0.04	99.809
<b>28</b>	0.00000667	0.037	99.846
<b>29</b>	0.00000589	0.033	99.879
<b>30</b>	0.00000392	0.022	99.901
<b>31</b>	0.00000352	0.02	99.92
<b>32</b>	0.00000316	0.018	99.938
<b>33</b>	0.00000254	0.014	99.952
<b>34</b>	0.0000021	0.012	99.964
<b>35</b>	0.00000191	0.011	99.975
<b>36</b>	0.0000017	0.009	99.984
<b>37</b>	0.00000143	0.008	99.992
<b>38</b>	0.00000076	0.004	99.996
<b>39</b>	0.00000063	0.004	100

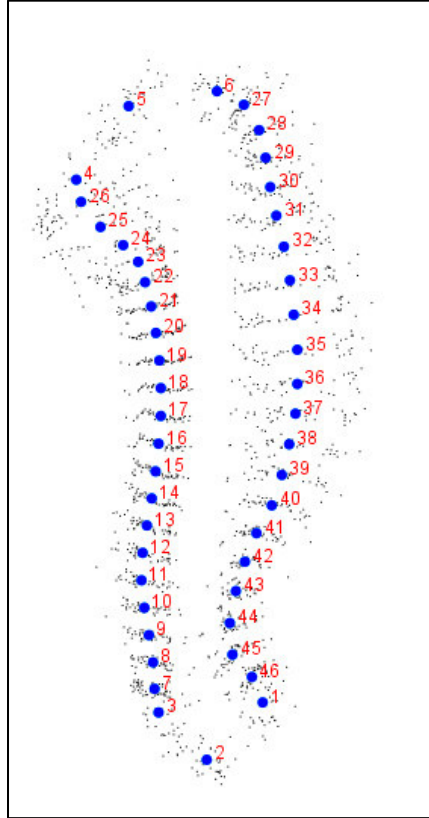
**Figura 17**

*Representación de la relación entre el porcentaje de varianza y los componentes principales responsables de la misma.*



**Figura 18**

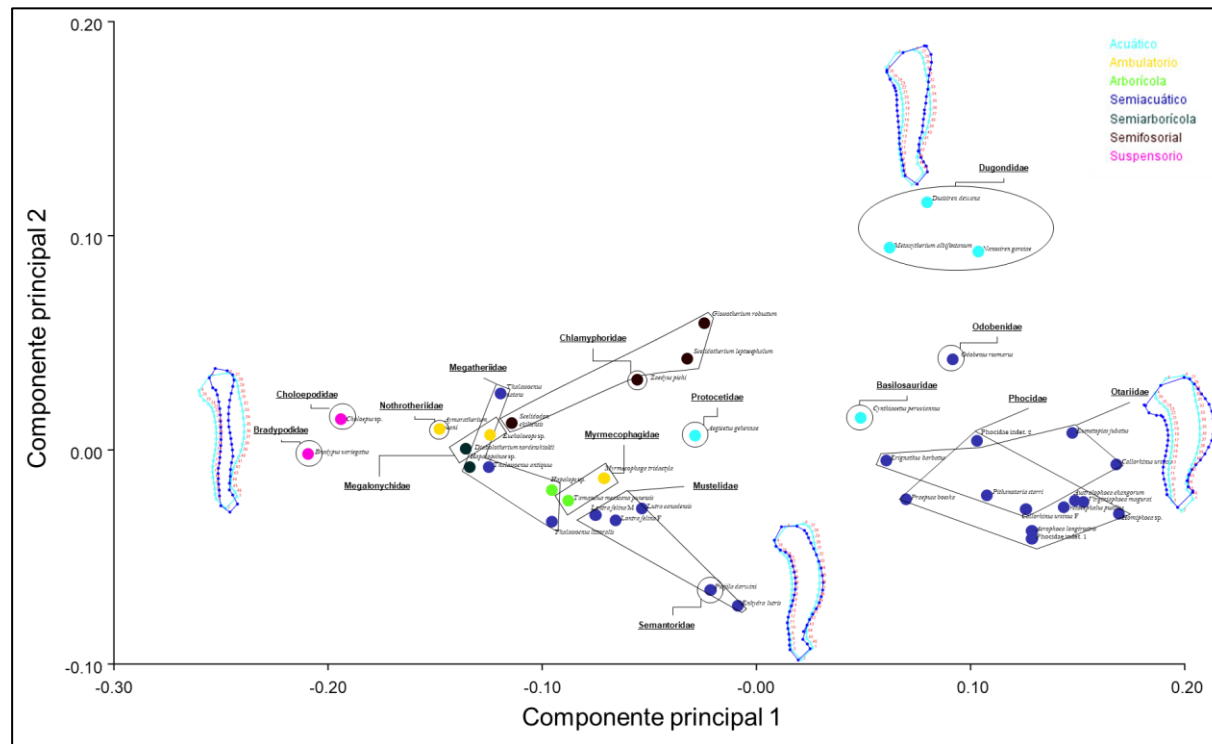
*Representación de la configuración promedio de landmarks para la vista lateral.*





**Figura 19**

Ubicación de cada espécimen en un espacio bidimensional teniendo como ejes a los componentes principales 1 (contribuye al 72.282% de la varianza) y 2 (19.031% de la varianza)



*Nota.* Los puntos de cada taxón se encuentran coloreados según el clado al que pertenecen. Los gráficos de alambre representan la configuración de landmarks para los valores más positivos y negativos de cada eje.

Figura 20

Ubicación de cada espécimen teniendo como ejes x a PC1 y como eje Y al PC 3.

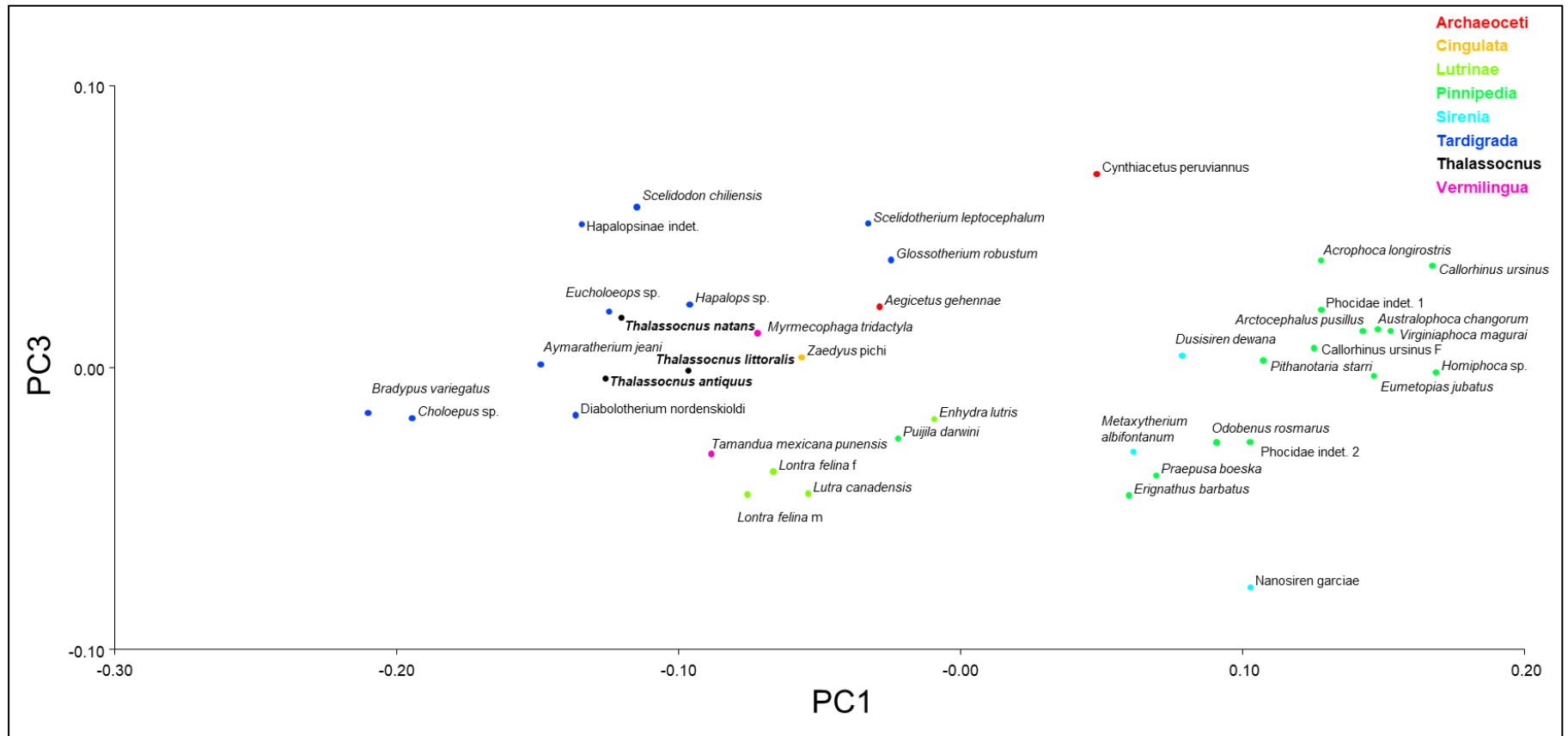
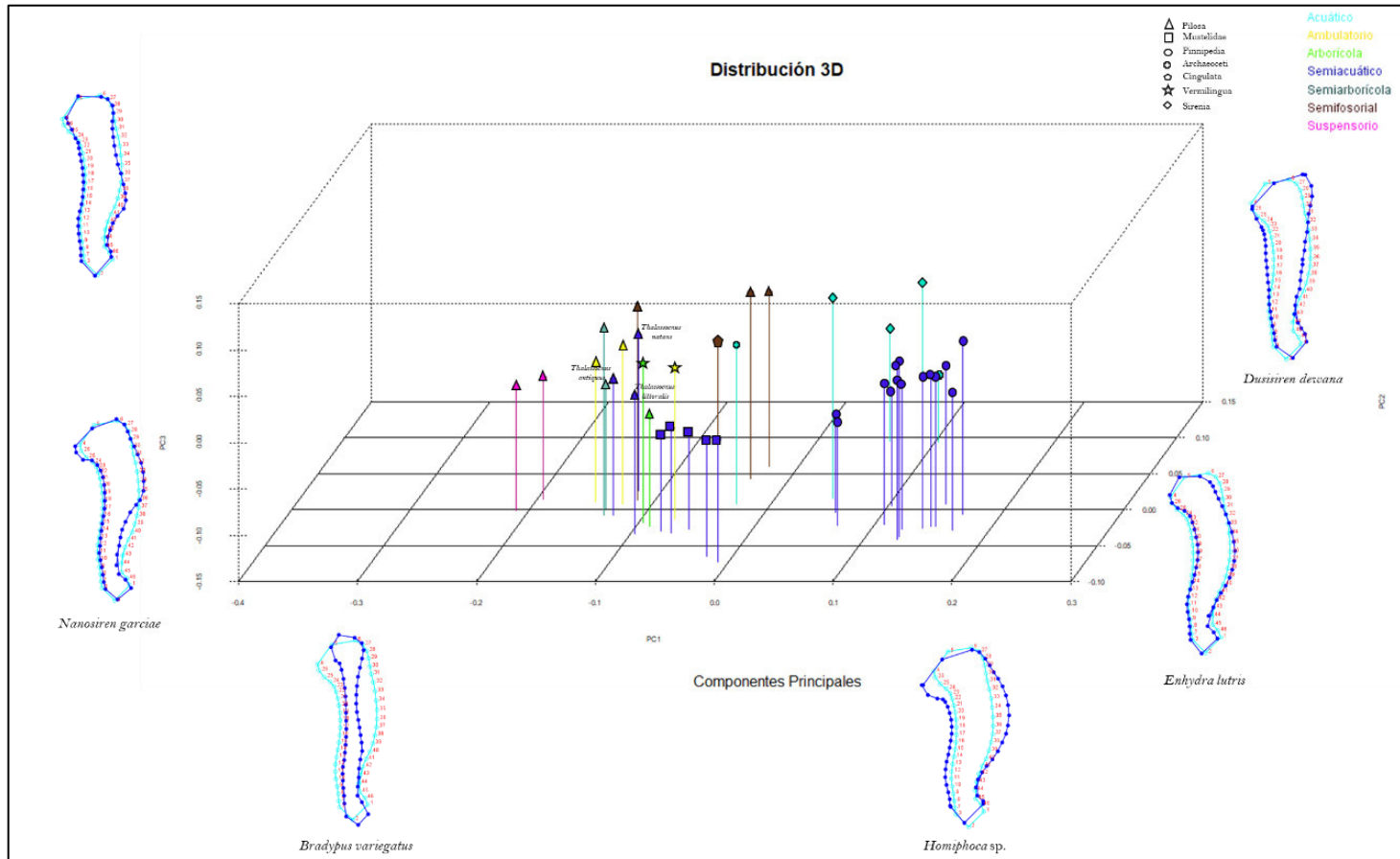


Figura 21

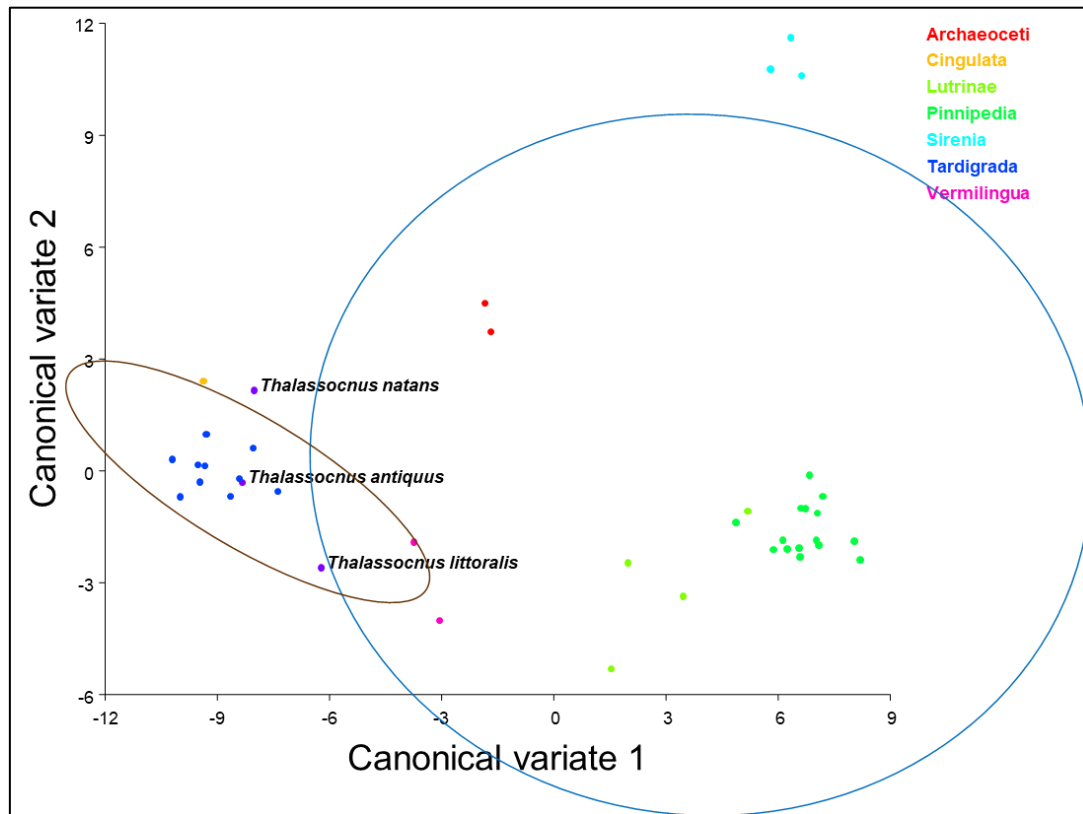
Distribución tridimensional de taxones, teniendo como ejes x, y, z a los componentes principales PC1, PC2 y PC3, respectivamente.



Nota. Los gráficos de alambre representan la configuración de landmarks para los valores más positivos y negativos de cada eje.

Figura 22

Gráfica de variables canónicas según el clado (arriba) y los hábitos (abajo).

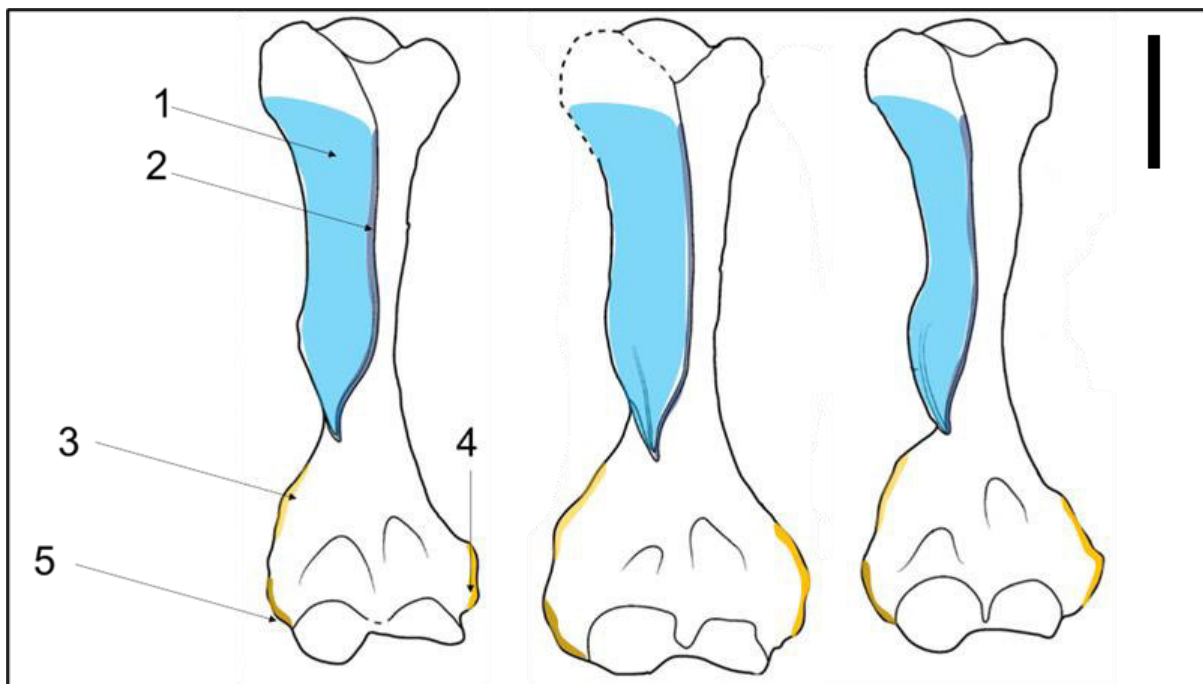


Nota. En el gráfico 1 se superpuso dos elipses de confianza según dos grupos básicos de exploración de sustrato: acuáticos (azul) y terrestres (marrón).

### 4.1.3. Mapas musculares

**Figura 23**

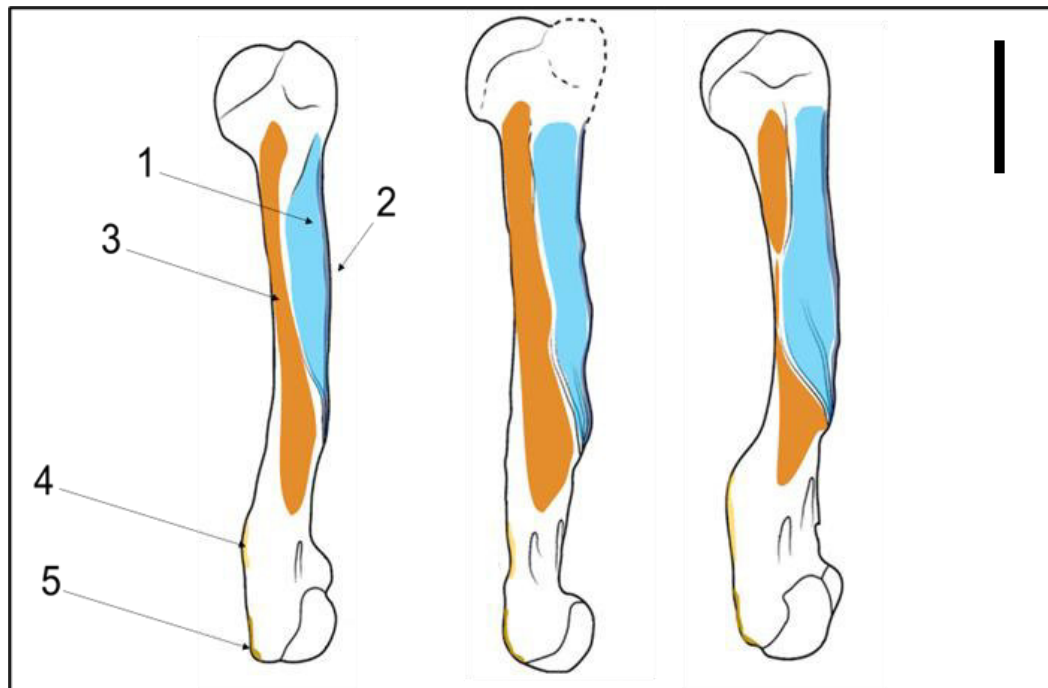
*Reconstrucción de entesis de origen (diferentes tonos de naranja) e inserción (diferentes tonos de azul) de entesis musculares en húmeros en vista craneana de las tres especies de *Thalassocnus* en este trabajo.*



*Nota.* De izquierda a derecha: *T. antiquus*, *T. natans*, *T. littoralis*. 1- deltoides, 2- pectoralis profundus, 3- braquiorradial, 4- entesis combinadas del epicóndilo lateral, 5- entesis combinadas del epicóndilo medial. Escala: 5 cm

### Figura 24

Reconstrucción entesis de origen (diferentes tonos de naranja) e inserción (diferentes tonos de azul) en húmeros en vista lateral de las tres especies de *Thalassocnus* en este trabajo.



Nota. De izquierda a derecha: *T. antiquus*, *T. natans*, *T. littoralis*. 1- deltoides, 2- pectoralis profundus, 3- braquial, 4- braquiorradial, 5-entesis combinadas del epicóndilo lateral. Escala: 5 cm.

## V. DISCUSIÓN DE RESULTADOS

En vista craneana, el Componente Principal 1, responsable del 63.69% de la varianza está asociado con el ancho de mediolateral del húmero tanto a nivel de las epífisis como de la diáfisis, el Componente Principal 2, con el ancho relativo entre las epífisis: valores más positivos relacionados con una epífisis distal más ancha y una epífisis proximal comparativamente estrecha, y valores más negativos relacionados con una epífisis proximal ancha y una epífisis distal relativamente angosta.

El Componente Principal 3 define bien el grado de desarrollo lateral de la cresta deltoidea o deltopectoral; los valores más negativos presentan un desarrollo más conspicuo de esta estructura.

El Componente Principal 4 está relacionado principalmente con la epífisis proximal, en particular, con proyección proximal del *landmark* 8 (asociado con la tuberosidad mayor) y su distancia respecto al *landmark* 9; los valores más negativos presentan una posición más elevada del *landmark* 9. Si bien los cambios morfológicos asociados a estas características podrían ser importantes, la epífisis proximal no se encuentra debidamente representada en vista craneana. Esto ocurre debido a que no todas las estructuras relacionadas con la articulación del hombro son visibles en esta vista (ver *Análisis de datos*).

Por ello, no se están considerando las variaciones en este Componente Principal para realizar las inferencias funcionales.

En esta vista, los húmeros de *Thalassocnus* ocuparon un morfoespacio cercano al de otros magatheríidos y a dos megaloníquidos y se encuentran alejados de morfologías más extremas de perezosos semifosoriales, caracterizados por presentar húmeros robustos,

epicóndilos muy desarrollados y crestas deltoideas prominentes; así como de los grupos más de mamíferos marinos de nado más complejo (sirenios, arqueocetos y pinnípedos).

Esto no quiere decir que no se puedan apreciar aspectos funcionalmente relevantes en esta vista, *T. natans* y *T. littoralis*, por ejemplo, presentan epífisis distales relativamente anchas y epicóndilos bien desarrollados.

El margen medial distal del húmero, la cresta entepicondilar presenta entesis de origen de músculos flexores del carpo y los dígitos del autopodio, si bien estas son menos desarrolladas y son medialmente menos conspicuas que en megaloníquidos como *Euchoelops* o milodónditos semifosoriales como *Glossotherium* (Amson, Argot et al., 2014a; Bargo et al., 2000; Pitana, 2011; Toledo et al., 2013). El epicóndilo lateral o ectepicóndilo también se encuentra bien desarrollado, aunque una mejor evaluación de su desarrollo en *Thalassocnus* en este trabajo requiere de la observación en vista lateral, debido a su proyección proximal.

En vista lateral, el Componente Principal 1, responsable del 72.28% de la varianza está asociado con el ancho anteroposterior de la cresta deltopectoral.

El Componente Principal 2 describe bien la ‘sinuosidad’ del húmero en relación con la porción anterior y media, con valores positivos asociados a húmeros relativamente rectos y los valores más negativos con una fuerte curvatura craneana y una orientación posterior de la epífisis proximal.

El Componente Principal 3 se relaciona con la altura en la que se encuentra la máxima curvatura de la cresta deltopectoral, con valores más positivos mostrando una curvatura más cercana a la porción distal y valores más negativos asociados a la región proximal.

En esta vista, la especie más derivada de *Thalassocnus* en este trabajo, *T. littoralis* ocupa un espacio próximo a miembros Vermilingua y, también, a Lutrinae (con una mayor distancia respecto a *E. lutris*), atribuible a un menor desarrollo de la cresta pectoral, una máxima curvatura de esta estructura cercana al extremo distal y a una sinuosidad relativamente



elevada que da como resultado un húmero que se aproxima a la forma sigmoidea de los húmeros de los lutrinos. En las nutrias, la posición relativamente distal de la cresta deltopectoral está asociada a un anclamiento más distal del *m. pectoralis profundus* y una estabilización de la articulación del hombro y un incremento en la capacidad de flexión, retracción y rotación del zeugopodio (Fabre et al., 2015).

Otro componente de esa sinuosidad se encuentra asociado a una cresta epicondilar lateral que se encuentra fuertemente expandida latero-proximalmente. Este proceso probablemente proveía los sitios de origen para el extensor carpi *radialis* y el *brachioradialis* antes y el ancóneo posteriormente (Amson, Argot et al., 2014a).

Las crestas epicondilares laterales también se encuentran bien desarrolladas en mustélidos semifosoriales y semiacuáticos (como las nutrias) y se encuentran asociados con los mismos músculos (Fabre et al., 2015).

Estos músculos también se encuentran bien desarrollados en cingulados semifosoriales (Marshall, 2018). En lutrinos, estas características no solo se han asociado al nado, relacionadas con una mayor supinación del antebrazo (en *Thalassocnus* una fuerte capacidad de supinación se infiere a partir de la forma hemisférica del capítulum) y una mayor extensión del mismo durante la locomoción, sino también a comportamientos que requieren asir y manipular con el autopodio.

Los análisis de variables canónicas, que magnifican la separación entre grupos, mostraron una buena distribución de grupos cuando se realizó la clasificación por clados, mostrando incluso una fuerte separación entre formas acuáticas y semiacuáticas, y formas terrestres, con excepción de las tres especies de *Thalassocnus*.

En vista lateral, el eje CVA 1 se encuentra asociado con el ancho mediolateral de la epífisis proximal, mientras que el eje CVA2 mostraba principalmente diferencias en el ancho mediolateral de las diáfisis. Todas las especies de *Thalassocnus* se encontraron agrupadas

dentro del espacio asignado a Tardigrada. En vista lateral el eje CVA 1 se encontraba principalmente asociado con el ancho anteroposterior de la diáfisis y el eje CV2 con la sinuosidad del húmero en la misma dirección. Aquí también *T. littoralis* ocupó un espacio cercano a Vermilingua y Lutrinae.

Se postula que las similitudes entre *Thalassocnus* y diferentes grupos de lutrinos serían funcionalmente relevantes, posiblemente ligadas a un nado de tipo *paddling* pectoral o cuadrúpedo o de tipo *bottom walking* en el fondo marino, en cuanto a los músculos *m. brachialis* y el ancóneo; y a, manipular alimentos como plantas marinas o impulsarse desde el fondo marino con el autopodio, en cuanto a los músculos extensores y flexores. Esta última posibilidad sería análoga al comportamiento de morsas que pueden usar sus colmillos para asirse del fondo marino o el hielo e impulsarse hacia adelante y ya ha sido propuesta por (Amson, Argot et al., 2014a).

A pesar de que la morfología humeral de *Thalassocnus* parece mostrar adaptaciones al nado y similitudes con especies semiacuáticas activas, esto no es indicador que las especies del género hayan tenido un tipo de nado particularmente ágil. Los principales análogos ecológicos actuales de *Thalassocnus*, los sirenios, por ejemplo, presentan una musculatura abundante y grandes tendones a lo largo de las porciones proximales y distales de la extremidad (Rommel y Reynolds, 2009). Sin embargo, estos animales se propulsan principalmente mediante ondulación axial y su locomoción los miembros anteriores no contribuyen a realizar un nado más veloz.

## VI. CONCLUSIONES

- Los resultados de los análisis muestran que *Thalassocnus* presenta una morfología humeral especializada, útil para el nado y con similitudes tanto con otros miembros de Pilosa, como (en el caso de *T. littoralis*), con grupos de mamíferos semiacuáticos.
- Si bien las configuraciones de *landmarks* diseñadas sirvieron para evaluar la forma general del húmero de los diferentes grupos de mamíferos en este estudio, se requiere de otras metodologías, como la morfometría geométrica tridimensional para poder evaluar otros componentes y estructuras funcionalmente relevantes al nado, como fosas, canales y crestas que se encuentran fuera de los ejes planares de las vistas.
- Al realizar estudios que involucren estudiar el papel de componentes del esqueleto escapular en el nado en animales semiacuáticos, es necesario considerar otras funciones en los que estos órganos están involucrados, en especial los miembros anteriores, tales como mantener el peso corporal en tierra, manipular objetos, alimentos, interacciones intraespecíficas, etc.

## VII. RECOMENDACIONES

- Como se mencionó anteriormente, un análisis morfo-geométrico tridimensional serviría para evaluar de manera más completa la complejidad de las formas de huesos largos.
- Para evaluar de manera más precisa la morfología funcional de animales extintos, es necesario tener un buen entendimiento de la miología de análogos modernos (si existiesen). Para ello, puede ser sumamente útil poder acceder a una colección miológica bajo la supervisión de un especialista.

### VIII. REFERENCIAS

- Amiot, R., Göhlich, U. B., Lécuyer, C., de Muizon, C., Cappetta, H., Fourel, F., Hérán, M.A. y Martineau, F. (2008). Oxygen isotope compositions of phosphate from Middle Miocene–Early Pliocene marine vertebrates of Peru. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 264(1-2), 85-92.
- Amson, E., Argot, C., McDonald, H., y De Muizon, C. (2014a). Osteology and Functional Morphology of the Forelimb of the Marine Sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada). *Journal of Mammalian Evolution*, 22(2). <https://doi.org/10.1007/s10914-014-9268-3>
- Amson, E., Argot, C., McDonald, H., y De Muizon, C. (2014b). Osteology and Functional Morphology of the Hind Limb of the Marine Sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada). *Journal of Mammalian Evolution*, 22(3), 355–419. <https://doi.org/10.1007/s10914-014-9274-5>
- Amson, E., de Muizon, C., y Gaudin, T. J. (2017). A reappraisal of the phylogeny of the Megatheria (Mammalia: Tardigrada), with an emphasis on the relationships of the Thalassocninae, the marine sloths. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 179, 217–236. <https://doi.org/10.1111/zoj.12450>
- Amson, E., De Muizon, C., Laurin, M., Argot, C., y De Buffrénil, V. (2014). Gradual adaptation of bone structure to aquatic lifestyle in extinct sloths from Peru. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1782). <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0192>
- Argot, C. (2013). Postcranial Analysis of a Carnivoran-Like Archaic Ungulate: The Case of *Arctocyon primaevus* (Arctocyonidae, Mammalia) from the Late Paleocene of France.

*Journal of Mammalian Evolution*, 20(2), 83–114. <https://doi.org/10.1007/s10914-012-9198-x>

Bargo, M. S., Toledo, N., y Vizcaíno, S. F. (2013). Paleobiology of the Santacrucian sloths and anteaters (*Xenarthra*, *Pilosa*). En S. Vizcaíno, R. Kay, y M. Bargo (Eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia* (pp. 216–242). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511667381.014>

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(3), 601–610.

Bebej, R. M., Zalmout, I. S., El-Aziz, A. A. A., Antar, M. S. M., y Gingerich, P. D. (2015). First remingtonocetid archaeocete (Mammalia, Cetacea) from the middle Eocene of Egypt with implications for biogeography and locomotion in early cetacean evolution. *Journal of Paleontology*, 89(5), 882–893. <https://doi.org/10.1017/jpa.2015.57>

Berta, A. (2009). Pinniped Evolution. En *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 861–868). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00199-1>

BoneID. (2019a). *River otter (Lutra canadensis) left humerus, view 2* . <http://www.boneid.net/product/river-otter-lutra-canadensis-left-humerus-view-2/>

BoneID. (2019b). *River otter (Lutra canadensis) left humerus, view 2 - BoneID*. <http://www.boneid.net/product/river-otter-lutra-canadensis-left-humerus-view-2>

Borella, F., L'heureux, G. L., y Grandi, M. F. (2016). Osteometric analysis of south american sea lions (*Otaria flavescens*) pups from Patagonia. An assessment of their use as indicators

for seasonality in archaeological sites. *International Journal of Osteoarchaeology*, 26(1), 28-41.

Bosscha Erdbrink, D., y Van Bree, P. (1999). Fossil appendicular skeletal walrus material from the North Sea and the estuary of the Schelde (Mammalia, Carnivora). *Beaufortia*, 49(8), 63–81.

Botton-Divet, L., Cornette, R., Fabre, A. C., Herrel, A., y Houssaye, A. (2016). Morphological analysis of long bones in semi-aquatic mustelids and their terrestrial relatives. *Integrative and Comparative Biology*, 56(6), 1298–1309. <https://doi.org/10.1093/icb/icw124>

Brand, L., Urbina, M., Chadwick, A., DeVries, T. J., y Esperante, R. (2011). A high resolution stratigraphic framework for the remarkable fossil cetacean assemblage of the Miocene/Pliocene Pisco Formation, Peru. *Journal of South American Earth Sciences*, 31(4), 414–425. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2011.02.015>

Brandoni, D., y Noriega, J. I. (2013). Los Tardigrada (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno Tardío de entre ríos, Argentina. En D. Brandoni y J. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia Argentina* (1a ed., Vol. 1, pp. 135–144). Asociación Paleontológica Argentina. <http://www.apaleontologica.org.ar>

De Iuliis, G., Gaudin, T. J., y Vicars, M. J. (2011). A new genus and species of nothrotheriid sloth (Xenarthra, Tardigrada, Nothrotheriidae) from the Late Miocene (Huayquerian) of Peru. *Palaeontology*, 54(1), 171–205. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2010.01001.x>

de Iuliis, G., Pujos, F., Toledo, N., Bargo, M. S., y Vizcaíno, S. F. (2014). *Eucholoeops* Ameghino, 1887 (Xenarthra, Tardigrada, Megalonychidae) de la Formation Santa Cruz de Patagonie Argentine: Implications pour la systématique des paresseux santacruziens. *Geodiversitas*, 36(2), 209–255. <https://doi.org/10.5252/g2014n2a2>

- De Muizon, C., Gregory McDonald, H., Salas, R., y Urbina, M. (2003). A new early species of the aquatic sloth *Thalassocnus* (mammalia, xenarthra) from the late miocene of Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(4), 886–894.
- De Muizon, C., Gregory McDonald, H., Salas, R., y Urbina, M. (2004). The youngest species of the aquatic sloth *Thalassocnus* and reassessment of the relationships of the nothrothere sloths (Mammalia: Xenarthra). En *Journal of Vertebrate Paleontology* (Vol. 24, Número 2).
- De Muizon, C., y McDonald, H. (1995). An aquatic sloth from the Pliocene of Peru. *Letters of Nature*, 375, 224–227.
- De Oliveira, A. M., y Santos, C. M. D. (2018). Functional morphology and paleoecology of Pilosa (Xenarthra, Mammalia) based on a two-dimensional geometric Morphometrics study of the Humerus. *Journal of Morphology*, 279(10), 1455–1467. <https://doi.org/10.1002/jmor.20882>
- Delsuc, F., Kuch, M., Gibb, G. C., Karpinski, E., Hackenberger, D., Szpak, P., Martínez, J. G., Mead, J. I., McDonald, H. G., MacPhee, R. D. E., Billet, G., Hautier, L., y Poinar, H. N. (2019). Ancient Mitogenomes Reveal the Evolutionary History and Biogeography of Sloths. *Current Biology*, 29(12), 2031–2042.e6. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.05.043>
- Dewaele, L., Peredo, C. M., Meyvisch, P., y Louwye, S. (2018). Diversity of Late Neogene Monachinae (Carnivora, phocidae) from the North Atlantic, with the description of two new species. *Royal Society Open Science*, 5(3). <https://doi.org/10.1098/rsos.172437>
- Domning, D. (2001). Evolution of the Sirenia and Desmostylia. En J. Mazin y V. Buffrénil (Eds.), *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water* (1a ed., Vol. 1, pp. 151–168). Proceedings of the International Meeting.



- Domning, D. (2009). Sirenian Evolution. En *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 1016–1019). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00236-4>
- Domning, D., y Aguilera, O. A. (2008). Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(2), 479–500.
- Dunbar, R. B., Marty, R. C., y Baker, P. A. (1990). Cenozoic marine sedimentation in the Sechura and Pisco basins, Peru. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology*, 235–261.
- Eastman, J. M., Wegmann, D., Leuenberger, C., y Harmon, L. J. (2013). Simpsonian “Evolution by Jumps” in an Adaptive Radiation of Anolis Lizards. *arXiv preprint*.
- Estes, J. A., Bodkin, J. L., y Ben-David, M. (2009). Otters, Marine. En *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 807–816). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00189-9>
- Fabre, A. C., Cornette, R., Goswami, A., y Peigné, S. (2015). Do constraints associated with the locomotor habitat drive the evolution of forelimb shape? A case study in musteloid carnivorans. *Journal of Anatomy*, 226(6), 596–610. <https://doi.org/10.1111/joa.12315>
- Fish, F. (2001). A mechanism for evolutionary transition in swimming mode by mammals. En J. Mazin y V. de Buffrénil (Eds.), *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water* (1a ed., pp. 261–287). F. Pfeil.
- Gaudin, T. J. (2004). Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): The craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140(2), 255–305. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2003.00100.x>
- Gingerich, P. D., Antar, M. S. M., y Zalmout, I. S. (2019). *Aegicetus gehennae*, a new late Eocene protocetid (Cetacea, Archaeoceti) from Wadi Al Hitán, Egypt, and the transition to tail-

powered swimming in whales. *PLoS ONE*, 14(12).  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225391>

Guérin, C., y Faure, M. (2004). *Scelidodon piauiense* nov. sp., nouveau Mylodontidae Scelidothereiinae (Mammalia, Xenarthra) du Quaternaire de la région du parc national Serra da Capivara (Piauí, Brésil). *Comptes Rendus - Palevol*, 3(1), 35–42.  
<https://doi.org/10.1016/j.crpv.2003.10.007>

Hammer, Ø., y Harper, D. (2005). *Paleontological Data Analysis* (Ø. Hammer y D. A. T. Harper, Eds.; 1a ed.). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9780470750711>

Idaho Virtual Museum. (2019). *IMNH R-2572 -- Enhydra lutris*.  
[https://virtual.imnh.iri.isu.edu/Osteo/View/Sea\\_Otter/553](https://virtual.imnh.iri.isu.edu/Osteo/View/Sea_Otter/553)

Idaho Virtual Museum. (2021a). *UAM-11548 -- Erignathus barbatus*.  
[https://virtual.imnh.iri.isu.edu/Osteo/View/Bearded\\_Seal/790](https://virtual.imnh.iri.isu.edu/Osteo/View/Bearded_Seal/790)

Idaho Virtual Museum. (2021b). *UWBM 39483 -- Eumetopias jubatus*.  
[https://virtual.imnh.iri.isu.edu/Osteo/View/Steller\\_Sea\\_Lion/593](https://virtual.imnh.iri.isu.edu/Osteo/View/Steller_Sea_Lion/593)

Idaho Virtual Museum. (2021c). *UWBM-18334 -- Callorhinus ursinus*.  
[https://virtual.imnh.iri.isu.edu/Osteo/View/Fur\\_Seal/597](https://virtual.imnh.iri.isu.edu/Osteo/View/Fur_Seal/597)

Idaho Virtual Museum. (2021d). *UWMB-38921 -- Callorhinus ursinus*.  
[https://virtual.imnh.iri.isu.edu/Osteo/View/Fur\\_Seal/597](https://virtual.imnh.iri.isu.edu/Osteo/View/Fur_Seal/597)

Kilbourne, B. M., y Hutchinson, J. R. (2019). Morphological diversification of biomechanical traits: Mustelid locomotor specializations and the macroevolution of long bone cross-sectional morphology. *BMC Evolutionary Biology*, 19(1). <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1349-8>

- Koretsky, I. A., Peters, N., y Rahmat, S. (2015). New species of *Praepusa* (Carnivora, Phocidae, phocinae) from the Netherlands supports east to west neogene dispersal of true seals. *Vestnik Zoologii*, 49(1), 57–66. <https://doi.org/10.1515/vzoo-2015-0006>
- Marshall, S. K. (2018). *Comparative morphology of the forelimb digging apparatus in armadillos (Xenarthra: Cingulata, Dasypodidae)*. Youngston State University.
- Martínez-Cáceres, M., y de Muizon, C. (2011). A new basilosaurid (Cetacea, Pelagiceti) from the Late Eocene to Early Oligocene Otuma Formation of Peru. *Comptes Rendus - Palevol*, 10(7), 517–526. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2011.03.006>
- Mcdonald, H. G., y De Muizon, C. (2002). The Cranial Anatomy of *Thalassocnus* (Xenarthra, Mammalia), a derived nothrothere from the Neogene of the Pisco Formation (Peru). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(2), 349–365.
- Milne, N., Vizcaíno, S. F., y Fernicola, J. C. (2009). A 3D geometric morphometric analysis of digging ability in the extant and fossil cingulate humerus. *Journal of Zoology*, 278(1), 48–56. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00548.x>
- Miño-Boilini, R. (2012). *Sistemática y evolución de los Scelidotheriinae (Xenarthra, Mylodontidae) cuaternarios de la Argentina. Importancia bioestratigráfica, paleobiogeográfica y paleoambiental* [Tesis doctoral]. Universidad Nacional de La Plata.
- Northover, J. M. (2010). *Skeletal morphology and evidence for swimming in a fossil stem pinniped, Puijila darwini, from the Canadian High arctic* [Máster]. Carleton University.
- Nyakatura, J. A. (2012). The Convergent Evolution of Suspensory Posture and Locomotion in Tree Sloths. En *Journal of Mammalian Evolution* (Vol. 19, Número 3, pp. 225–234). <https://doi.org/10.1007/s10914-011-9174-x>

- Nyakatura, J. A., y Fischer, M. S. (2011). Functional morphology of the muscular sling at the pectoral girdle in tree sloths: Convergent morphological solutions to new functional demands? *Journal of Anatomy*, 219(3), 360–374. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2011.01394.x>
- Paterson, R. S., Rybczynski, N., Kohno, N., y Maddin, H. C. (2020). A Total Evidence Phylogenetic Analysis of Pinniped Phylogeny and the Possibility of Parallel Evolution Within a Monophyletic Framework. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00457>
- Pierce, S. E., Clack, J. A., y Hutchinson, J. R. (2011). Comparative axial morphology in pinnipeds and its correlation with aquatic locomotory behaviour. *Journal of Anatomy*, 219(4), 502–514. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2011.01406.x>
- Pitana, V. (2011). *Estudo do genero Glossotherium Owen, 1840 (Xenarthra, Tardigrada, Mylodontidae), Pleistoceno do Estado do Rio Grande Do Sul, Brasil* [Maestría]. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Pujos, F., De Iuliis, G., Argot, C., y Werdelin, L. (2007). A peculiar climbing Megalonychidae from the Pleistocene of Peru and its implication for sloth history. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149, 179–235.
- Pujos, F., De Iuliis, G., Mamani Quispe, B., Adnet, S., Andrade Flores, R., Billet, G., Fernández-Monescillo, M., Marivaux, L., Münch, P., Prámparo, M. B., y Antoine, P. O. (2016). A new nothrotheriid xenarthran from the early Pliocene of Pomata-Ayte (Bolivia): new insights into the caniniform–molariform transition in sloths. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 178(3), 679–712. <https://doi.org/10.1111/zoj.12429>

- Reidenberg, J. S. (2007). Anatomical adaptations of aquatic mammals. En *Anatomical Record* (Vol. 290, Número 6, pp. 507–513). <https://doi.org/10.1002/ar.20541>
- Rommel, S., y Reynolds, J. E. (2009). Skeleton, Postcranial. En *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 1021–1033). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00238-8>
- Rybczynski, N., Dawson, M. R., y Tedford, R. H. (2009). A semi-aquatic Arctic mammalian carnivore from the Miocene epoch and origin of Pinnipedia. *Nature*, 458(7241), 1021–1024. <https://doi.org/10.1038/nature07985>
- Stucchi, M. (2007). Los pingüinos de la Formación Pisco (Neógeno), Perú. En E. Díaz Martínez y I. Rábano (Eds.), *4th European meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America* (pp. 367–373). Instituto Geológico y Minero de España.
- Takahashi, S., Domning, D., y Saito, T. (1986). *Dusisiren dewana*, n. sp. (Mammalia: Sirenia), a new ancestor of the Steller's sea cow from the Upper Miocene of Yamagata Prefecture, Northeastern Japan. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan*, 141, 296–321.
- Thewissen, J. (2009). Archaeocetes, Archaic. En *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 46–48). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00012-2>
- Thewissen, J., Hussain, S., y Arif, M. (1994). Fossil Evidence for the Origin of Aquatic Locomotion in Archaeocete Whales. *Science*, 210–212.
- Thewissen, J., y Taylor, M. (2007). Aquatic Adaptations in the Limbs of Amniotes. En B. K. Hall (Ed.), *Fins into Limbs: Evolution, Development and Transformation* (Vol. 1, pp. 310–322). The University of Chicago Press.

- Toledo, N., Bargo, M. S., y Vizcaíno, S. F. (2013). Muscular Reconstruction and Functional Morphology of the Forelimb of Early Miocene Sloths (Xenarthra, Folivora) of Patagonia. *Anatomical Record*, 296(2), 305–325. <https://doi.org/10.1002/ar.22627>
- Toledo, N., Bargo, M. S., Vizcaíno, S. F., De Iuliis, G., y Pujos, F. (2017). Evolution of body size in anteaters and sloths (Xenarthra, Pilosa): Phylogeny, metabolism, diet and substrate preferences. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 106(4), 289–301. <https://doi.org/10.1017/S1755691016000177>
- Uhen, M. D. (2007). Evolution of marine mammals: Back to the sea after 300 million years. En *Anatomical Record* (Vol. 290, Número 6, pp. 514–522). <https://doi.org/10.1002/ar.20545>
- Uhen, M. D. (2009). Basilosaurids. En *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 91–94). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00026-2>
- Valenzuela-Toro, A. M., Pyenson, N. D., Gutstein, C. S., y Suárez, M. E. (2016). A new dwarf seal from the late Neogene of South America and the evolution of pinnipeds in the southern hemisphere. *Papers in Palaeontology*, 2(1), 101–115. <https://doi.org/10.1002/spp2.1033>
- Velez-Juarbe, J. V. ', y Domning, D. (2014). Fossil sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. IX. *Metaxytherium albifontanum* sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(2), 444–464. [www.tandfonline.com/UJVP](http://www.tandfonline.com/UJVP).
- Viscardi, P. (2012, abril 20). *Friday mystery object #144*. Zygoma. <https://paoloviscardi.com/2012/04/23/friday-mystery-object-144-answer>
- Wilson, D., y Reeder, D. (2021). *Lutrinae*. Mammal Species of the World - A Taxonomic and Geographic Reference.

<https://www.departments.bucknell.edu/biology/resources/msw3/browse.asp?s=y&id=14001076>

Zelditch, M., Swiderski, D., y David Sheets, H. (2012a). *Geometric Morphometrics for Biologists: A primer* (2a ed.).

Zelditch, M., Swiderski, D. L., y David Sheets, H. (2012b). *A Practical Companion to Geometric Morphometrics for Biologists: Running analyses in freely-available software* (M. Zelditch, D. Swiderski, D. Sheets, Eds.; 2a ed., Vol. 1). Academic Press.