

Física y Matemáticas para reconstruir la vida en el pasado

Richard A. Fariña

Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias.
Universidad de la República. Montevideo, Uruguay

Abstract

It is briefly summarised some of my research on palaeobiology and biomechanics. The strength indicator is used to assess the locomotor performance of glyptodonts, large armoured edentates that inhabited South America up to 10 000 years before present days. Also this strength indicator is studied in regard to its scaling, and it was concluded, both through statistical and dimensional analysis, that the principle of geometric similarity applies in this case. As another example of this kind of approach, Hill's equation on muscular contraction and the mechanics of circular movement are applied to conclude that *Megatherium americanum*, a Pleistocene giant ground sloth of about four tonnes, must have had a more diverse diet than previously assumed.

Key words: Biomechanics, palaeobiology, dimensional analysis, megafauna, Pleistocene, Edentata

E-mail: fari~a@fcien.edu.uy)

Introducción

En aquellas ocasiones en que la persona que investiga en Paleontología se encuentra con las limitaciones de la reconstrucción basada en el principio del actualismo, debe aguzar el ingenio y apelar a la ayuda de otras disciplinas. Tal es el caso de los estudios tanto auto como sinecológicos de la megafauna del Pleistoceno de Sudamérica, extinguida tan recientemente como diez mil años atrás (Fariña & Vizcaíno, 1999). En efecto, esta fauna es muy extraña en los términos de la mastozoología moderna, tanto por su integración taxonómica como por el número de especies gigantes. Su diversidad, rareza y tamaño sólo son comparables en espectacularidad a las de los dinosaurios, pero incluso cuentan con varias ventajas sobre ellos para su estudio, como su proximidad en el tiempo, que permite inferir más confiablemente su modo de vida, y, eventualmente, extraer su material genético con mayor factibilidad que en el sueño, hoy imposible, del Parque Jurásico.

Si se considera los más de 120 géneros citados en la literatura para este continente y esta antigüedad (ver Lessa & Fariña, 1996), alrededor de 15 tienen más de una tonelada de masa, y los mayores de 100 kilogramos llegan cerca de la cuarentena. La lista de los grandes mamíferos descritos para la Fauna local de Luján, la localidad que da nombre (Lujanense) al piso correspondiente al Pleistoceno tardío de Sudamérica muestra la existencia de 19 especies de más de una tonelada. Incluso suponiendo que la clasificación ha sido inflada, y se considera que en realidad cada género cuenta con una sola especie y las otras son sinónimas, este número no baja de 11. Téngase en cuenta que todo el continente africano, en donde la abundancia de grandes mamíferos es hoy en día la mayor, soporta solamente 4 o 5 especies de más de una tonelada, el elefante, dos rinocerontes, el hipopótamo y la jirafa, cuyos machos suelen exceder la tonelada. Sobre los efectos ecológicos de esta diversidad de mamíferos gigantes se volverá más adelante.

Locomoción de animales extinguidos, el ejemplo de los gliptodontes

Los gliptodontes son una de las formas más atractivas entre los mamíferos lujanenses. A pesar de su parecido superficial con los armadillos, con los que están emparentados, ambas estirpes se separaron hace más de 40 millones de

años. La diferencia más notoria es que los gliptodontes, al menos los más modernos, carecían de bandas móviles en la coraza y su columna vertebral alcanzaba el grado de fusión mayor de todos los mamíferos, rivalizando en este aspecto con los quelonios. Su cola estaba rematada por un estuche o tubo caudal, capaz de ser usado como arma.

También en algunos aspectos de los posibles hábitos asociados a su aparato locomotor estos mamíferos eran peculiares (Fariña, 1995; Alexander et al. 1999). A primera vista, parece tratarse de animales poco atléticos, con una arraigada imagen graviportal. Una forma de contrastar esta hipótesis consiste en averiguar la resistencia de los huesos de las extremidades. Se espera que los animales más atléticos presenten mayor resistencia en relación a su masa para soportar las mayores tensiones producidas durante las actividades más exigentes desde este punto de vista, como la carrera o el salto, según los casos. Las tensiones de flexión son aquellas a las cuales los huesos largos de las extremidades están sometidos con mayor frecuencia, y las que constituyen la mayor amenaza de fractura por fatiga (Alexander, 1983b; Rubin & Lanyon, 1982). La resistencia de estos huesos puede ser estimada a través del estudio de los fenómenos provocados por la flexión del hueso, que no difieren de lo que la Física ha investigado para otros materiales, como describe Alexander (1983a). Si una cupla de fuerzas de momento M se aplica al extremo libre de una viga con un extremo fijado rígidamente a una pared, ésta se flexiona. La cantidad que describe su resistencia a la flexión es Z , el módulo de sección. La forma óptima para un sección debe ser aquella que produzca el módulo de sección más alto con la mínima área, por lo cual un tubo es más resistente que un cilindro sólido de la misma área de sección real (excluyendo el área hueca). Muchas estructuras, artificiales y naturales, son cilindros huecos, como los cuadros de las bicicletas y los huesos largos de los tetrápodos. Precisamente en este último caso, el módulo de sección Z , tomado a una distancia x del extremo del hueso, da una medida de su resistencia a las tensiones de flexión producidas durante la locomoción.

Considérese dos animales bípedos que sean geoméricamente similares (es decir, que sus dimensiones lineales estén relacionadas por el mismo factor) uno al otro con respecto a la longitud de sus huesos y las posiciones de inserción y origen de sus músculos, pero no necesariamente con la misma sección de los huesos correspondientes. Cuando los animales se mueven de manera dinámicamente similar (esto es, cuando tiempos, distancias y velocidades están relacionadas entre ambos casos por el mismo factor), los componentes de la fuerza F

que tiende a flexionar sus huesos son proporcionales a sus pesos mg (donde m es la masa en kilogramos y g la aceleración de la gravedad, $9,8 \text{ ms}^{-2}$), y las tensiones debidas a los momentos de flexión en las correspondientes secciones de sus huesos son proporcionales a mgx/Z . De esta manera, la inversa Z/mgx es una conveniente medida de la capacidad de los huesos largos de animales bípedos para soportar momentos de flexión. Una medida más general, aplicable también a los cuadrúpedos es $Z/amgx$, donde a es la fracción de peso soportada por el par de extremidades considerado (Alexander, 1985). Éste puede ser considerado un indicador de la capacidad atlética de un animal terrestre. Sus dimensiones son la inversa de las de presión, y altos valores implican mejor capacidad atlética, o sea que un tetrápodo con huesos finos, largos y que soportan mayor peso está más expuesto a fracturas que otro con las condiciones contrarias.

En fósiles, este indicador es de gran utilidad, pues puede inferirse la posibilidad de que un organismo extinguido realice actividades exigentes minimizando su riesgo de fracturas. Aquí es de gran valor el actualismo; si un animal viviente presenta cierto valor y es sabido que galopa, puede suponerse que en el caso del tetrápodo fósil esas mismas dimensiones le permitían galopar.

La proporción a del peso soportado por los cuadrúpedos en cada par de extremidades puede ser directamente medida en el caso de animales vivientes, pesando uno y otro par en una balanza de plataforma. Sin embargo, la operación se vuelve más complicada en animales de gran talla (Alexander, 1989), y para los fósiles debe recurrirse al modelo a escala. Tras hallar su centro de masa, suspendiéndolo de dos puntos diferentes, se proyectan las líneas de los hilos. En el punto en que se cruzan está el centro de masa, suponiendo que el modelo y el animal que representa son simétricos bilateralmente, y, por lo tanto, que aquél se encuentra en la superficie sagital.

El modelo está compuesto de un material homogéneo, y no así su original, por lo que los centros de masa de uno y otro pueden no coincidir. En los animales vivos dos son los tejidos que tienen una densidad apreciablemente diferente. Por una parte está el tejido óseo, de densidad 2.000 kg m^{-3} (Spector, 1956), pero los huesos se encuentran uniformemente distribuidos a lo largo del cuerpo y de ahí que no tengan mayor consecuencia en relación al centro de masa. Por otra parte, los pulmones están llenos de aire, de densidad prácticamente nula, y están situados en la región anterior del cuerpo, por lo que se vuelven importantes para este cálculo. Los pulmones ocupan una proporción de alrededor del 8%

del volumen corporal total (Gehr et al. 1981; Peters, 1983). A los efectos de la simplificación de los cálculos, se supuso que este valor subía al 10%, como en Alexander (1985, 1989). Trazando una línea OP entre el centro de masa del modelo, y el que los pulmones deben de haber ocupado en el organismo real, y prolongándola un 10% de esa distancia hacia atrás, se halla el probable centro de masa real **Q** (Fig. 1a). Como puede observarse, la posición no cambia drásticamente, por lo que aun un error importante en la estimación del volumen ocupado por los pulmones no alteraría estos cálculos. La fracción *a* del peso que soporta cada par de extremidades es inversamente proporcional a la distancia entre su punto de apoyo y la proyección del centro de masa en el piso.

Las masas de los gliptodontes fueron obtenidas de modelos a escala. Se prefirió este método contra el de Anderson et al. (1985) u otros basados en ecuaciones alométricas de las extremidades (ver Fariña et al., 1998), para no incurrir en razonamiento circular al considerar la resistencia de huesos que soportan el peso que ejerce una masa calculada a partir de sus propias dimensiones. En el caso de *Glyptodon clavipes*, del Pleistoceno Superior (Lujanense), se usó un modelo de venta comercial en el British Museum (Natural History) a escala 1/40, mientras que en el caso de los demás los modelos fueron construidos específicamente para los propósitos de la investigación a partir de los ejemplares mencionados a continuación (ver Fariña, 1995). Ellos fueron *Propalaeohoplophorus australis* del Santacrucense (Mioceno Inferior) de Patagonia, y los grandes representantes lujanenses *Panochthus tuberculatus*, *Doedicurus clavicaudatus*, *Sclerocalyptus ornatus* y *Glyptodon clavipes*. Los valores del indicador de capacidad atlética (de aquí en adelante, ICA) $Z/amgx$ para huesos largos de las extremidades en tetrápodos fósiles y recientes, calculado a partir de las variables discutidas hasta ahora, son mostrados en la tabla 1.

Entre los dinosaurios figuran *Apatosaurus*, *Tyrannosaurus* y *Triceratops*, cuyos valores fueron tomados de la bibliografía (Alexander, 1985; 1989). El ave viviente *Struthio* (el avestruz africano), tres mamíferos recientes (el rinoceronte blanco, *Ceratotherium*, el elefante africano, *Loxodonta*, y el búfalo africano, *Syncerus*) también fueron incorporados a partir de los datos ya publicados sobre ellos (Alexander, 1985, 1989; Alexander & Pond, 1992).

La columna 2 da los valores estimados de sus respectivas masas corporales, en miles de kilogramos; la columna 3 muestra la proporción del peso corporal que soportan las extremidades posteriores; las columnas 4 y 5 dan los valores

del ICA del fémur y el húmero, respectivamente, y la columna 6 el cociente entre estos últimos.

Como puede observarse en la tabla 1, existe una disparidad entre el indicador del fémur y el del húmero en grandes gliptodontes pleistocenos *Glyptodon*, *Panochthus*, *Doedicurus* y *Sclerocalyptus*. Los tres primeros mencionados cumplen con los requerimientos de tamaño –y de dieta– para ser considerados megaherbívoros, esto es, presentar una masa adulta superior a la tonelada (Owen-Smith, 1987). Sus fémures son resistentes a un punto comparable con los búfalos africanos, en el caso de *Glyptodon*, los rinocerontes (*Panochthus*), o aún más (*Doedicurus*). Es de destacar que búfalos y rinocerontes son capaces de galopar, por lo que puede inferirse que los valores presentados por los fémures de estos gliptodontes les hubieran permitido desarrollar esta exigente actividad. Sin embargo, sus húmeros muestran indicadores mucho menores, en el rango del gran saurópodo *Apatosaurus* o el elefante. Este mamífero es capaz solamente de correr en forma relativamente lenta y manteniendo las piernas considerablemente rectas, en un paso llamado ambladura (Alexander et al. 1979b), y algo similar fue inferido para el dinosaurio citado (Alexander, 1985). *Sclerocalyptus* tiene húmeros y fémures bastante más resistentes que los géneros recién considerados, lo que es coherente con su menor talla, pero presenta la misma pauta de disparidad. Asimismo, el diámetro del fémur de *Glyptodon clavipes* es aproximadamente el que predice la ecuación alométrica correspondiente (Alexander et al., 1979a), pero el del húmero alcanza sólo el 70% de lo esperado.

Además, puede observarse en la tabla 1 que el cociente entre el indicador de fémur y húmero es mucho más alto en los cuatro grandes gliptodontes –aunque no en su antepasado mioceno *Propalaeohoplophorus*– que en otros taxones. De hecho, esa disparidad es tal que si todo el peso del cuerpo estuviese soportado por las patas de atrás, el fémur seguiría teniendo un mejor desempeño que el húmero en la postura cuadrúpeda normal, como puede observarse en los respectivos valores del ICA. Un organismo es tan vulnerable como su par de extremidades menos fuerte, por lo cual sería inútil aumentar la fortaleza de un par, dejando al otro expuesto al accidente. Por ejemplo, en relación a la capacidad de supervivencia, si un tetrápodo se fractura el miembro anterior está más propenso a la depredación, no importa cuán fuerte sea el miembro posterior. Por otra parte, el mismo razonamiento vale para el costo energético de reparar la fractura, y el derivado de las oportunidades de apareamiento y aprovecha-

Tabla 1

Valores de Z/amg_x para huesos largos de las extremidades en tetrápodos fósiles y recientes.

Taxón	Masa corporal (10^3 kg)	a_{post}	Z/amg_x (GPa ⁻¹)		cociente Z/amg_x fémur/húmero
			fémur	húmero	
<i>Apatosaurus</i>	33,50	0,70	9	14	0,64
<i>Tyrannosaurus</i>	7,70	1,00	9	—	—
<i>Triceratops</i>	6,40	0,52	19	22	0,86
<i>Struthio</i>	0,04	1,00	44	—	—
<i>Loxodonta</i>	2,50	0,42	7	11	0,64
<i>Ceratotherium</i>	0,75	0,40	26	31	0,84
<i>Syncerus</i>	0,50	0,40	22	21	1,05
<i>Propalaeohoplophorus australis</i>	0,05	0,6	64	55	1,16
<i>Glyptodon clavipes</i>	2,00	0,60	22	11	2,00
<i>G. clavipes</i> bípedo	2,00	1,00	14	—	—
<i>Panochthus tuberculatus</i>	1,10	0,56	27	13	2,08
<i>P. tuberculatus</i> bípedo	1,10	1,00	15	—	—
<i>Doedicurus clavicaudatus</i>	1,40	0,57	31	14	2,21
<i>D. clavicaudatus</i> bípedo	1,40	1,00	18	—	—
<i>Sclerocalyptus ornatus</i>	0,28	0,56	46	22	2,09
<i>S. ornatus</i> bípedo	0,28	1,00	26	—	—

miento de un recurso comestible. Esto sugiere, entonces, que a los grandes gliptodontes pleistocenos no sólo les era posible, sino incluso conveniente, realizar ciertas actividades exigentes en forma bípeda.

Esa conclusión resulta claramente contra-intuitiva. Ante todo, el problema que surge del firme y completo caparazón debe ser discutido. Esta estructura no parece haber representado un problema de importancia, ya que su masa no pasaba del par de cientos de kilogramos en *Glyptodon clavipes*. En efecto, el promedio de masa de cada placa, medida por el volumen de agua desplazado y tomando una densidad de 1.500 kg m^{-3} —la placa está compuesta por hueso esponjoso en gran proporción— es de alrededor de 130 gramos. Puesto que hay

cerca de un millar y medio de placas, la masa total del caparazón alcanza unos 200 kilogramos. Este valor no se vería muy alterado si se supusiese una densidad algo mayor o si el promedio de cada placa también resultase más elevado, especialmente si se tiene en cuenta que el peso del caparazón (sólo un 10 % del peso total) está perfectamente repartido en todo el cuerpo y su presencia no impide y ni siquiera dificulta la adopción de la postura bípeda, como se verá más adelante.

Sin embargo, no necesariamente altos valores del ICA implican real atletismo, pues los huesos pueden haber sido contruidos con un factor de seguridad excepcionalmente alto, como se sugirió para explicar los muy robustos miembros de las moas (Alexander, 1981, 1983b), pero parece improbable un requerimiento diferencial de factor de seguridad entre el fuerte fémur y el relativamente débil húmero de los gliptodontes, por lo cual la necesidad de otra explicación sigue en pie.

Una observación complementaria de utilidad consiste en un análisis de la musculatura y las articulaciones correspondientes. Si las masas musculares necesarias para levantar la parte anterior de cuerpo fuesen mucho mayores que las predichas para un mamífero de ese tamaño, o si se demostrase que el espacio debajo de la coraza es insuficiente para albergarlas, la hipótesis del bipedalismo podría considerarse refutada. En los grandes gliptodontes lujanenses, y particularmente en *G. clavipes*, el tercer trocánter del fémur está muy expandido (ver figura 1a). Esta es el área de la inserción tendinosa del músculo glúteo máximo en los Cingulata vivientes (Macalister, 1873; Burne, 1901). Es peculiar de los gliptodontes que el tercer trocánter esté ubicado muy abajo en la diáfisis. Especialmente en *Glyptodon clavipes*, se encuentra muy próximo de la epífisis distal, lo que podría ser interpretado como la condición necesaria para la existencia de un tendón más largo. El glúteo máximo, especialmente desarrollado en los bípedos más perfectos, esto es, los humanos, tiene la función de extender las extremidades posteriores, o, alternativamente si la pierna está fija, de levantar la columna vertebral. Otros músculos, como el biceps femoris, el semimembranoso y el semitendinoso, deben de haber contribuido también a esta acción. La fuerza probable ejercida por estos músculos puede ser estimada (figura 1a). Así, 'disecando' el modelo a escala, si no se considera la masa de las extremidades posteriores, el resto del cuerpo desarrolla un peso **RW** de alrededor de 17 kN aplicados en el punto **RC**, unos 36 centímetros hacia adelante del acetábulo, que actuaba como fulcro (**F**). La fuerza de levantamiento ejercida por el glúteo

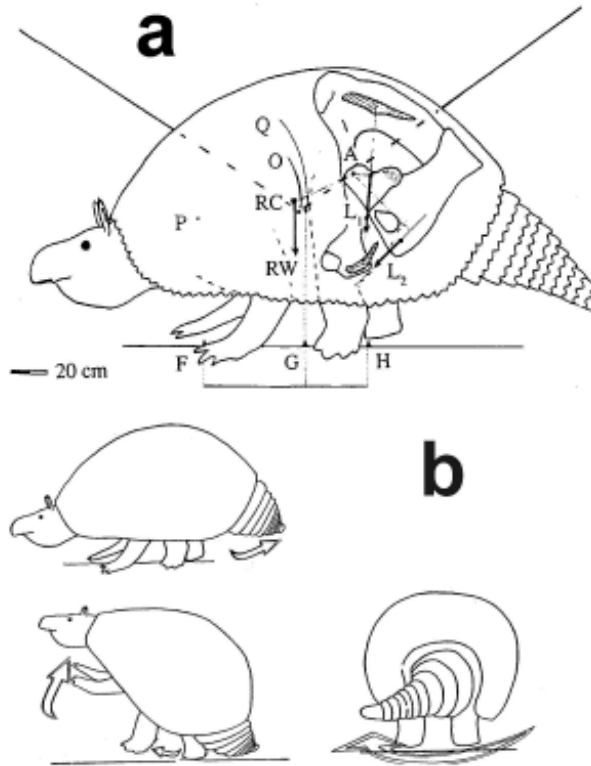


Fig. 1

a) Reconstrucción de un gliptodonte, mostrando cómo se estimó el centro de masa y las fuerzas involucradas en erguir el cuerpo. **O**, centro de masa del modelo, como se lo obtiene por suspensión; **P**, posición donde se estimó que estaba el centro de masa del modelo; **Q**, centro de masa propuesto para el animal; **G**, proyección del centro de masa sobre el piso; **F**, apoyo de las extremidades anteriores; **H**, idem posteriores; **RW**, peso del resto del cuerpo, sin las piernas; **RC**, centro de masa del resto del cuerpo; **A**, acetábulo, que actúa como pivot; **L₁**, fuerza ejercida por el glúteo, distante **I₁** del acetábulo; **L₂**, fuerza ejercida por los músculos posteriores del muslo, distantes **I₂** del acetábulo; b) Secuencia propuesta para el coletazo de un gliptodonte. Modificado de Fariña (1995).

máximo (**L₁**) pasaba 5 cm (**I₁**) hacia atrás del fulcro y la de los demás músculos (biceps femoris, semimembranoso, semitendinoso) (**L₂**) a unos 30 cm (**I₂**). Es necesario suponer que ambos complejos musculares eran de fibras paralelas, que tenían aproximadamente el mismo diámetro, y que desarrollaban la tensión

isométrica típica de los músculos esqueléticos mamalianos de 300 kPa (Weis-Fogh & Alexander, 1977). Entonces, para que el sistema esté en equilibrio:

$$RW l_w = L_1 l_1 + L_2 l_2$$

L_1 y L_2 tienen que haber sido de 17 kN cada una. Esto hace un diámetro de 19 cm si los músculos actuaban simultáneamente en ambos lados (izquierdo y derecho) del cuerpo, o de 27 cm si un solo lado estaba activo. Estos valores no son en absoluto incongruentes con el grosor de los huesos involucrados en el acto de asumir una postura bípeda. Además, la predicción de la ecuación alométrica de Alexander et al. (1981) da una masa de 53 kilogramos para el grupo de semimembranoso, semitendinoso y biceps femoris, sumándole el aductor. Esta cifra es unas seis veces mayor que el valor inferido previamente para estos músculos (diámetro 19 cm, longitud 30 cm, aproximadamente). Una observación del espacio bajo la coraza permite asegurar que éste era suficiente, pero aun en el caso de que así no fuese, la masa de estos músculos podría reducirse si estos hubiesen tenido una arquitectura más compleja, cosa frecuente en los mamíferos.

En efecto, aunque pueda ser demostrado que la posibilidad bípeda estaba al alcance de los gliptodontes, tanto desde el punto de vista de la resistencia de sus huesos como del tamaño de los músculos involucrados y del movimiento permitido por el acetábulo, hace falta encontrar un significado biológico para esta capacidad bípeda. En los armadillos modernos, los parientes vivientes más próximos de los gliptodontes, la rutina bípeda es un componente frecuente en su comportamiento. Esta capacidad está asociada con la liberación de los miembros anteriores como soporte y su aplicación a la función de cavar. Por este medio muchos armadillos de dieta insectívora aseguran su sustento, mientras que en otros permite la construcción de galerías subterráneas (Vizcaíno et al., 1999). Sin embargo, esto parece ser una improbable fuente de hipótesis explicatorias en el caso de los gliptodontes en general y de los grandes géneros *Lujánenses* en particular, cuya dieta inferida es claramente herbívora, y aun cuando no lo fuese, la utilización de un recurso dispuesto en parches geográficos y estacionales como los insectos sociales, estaría fuera de cuestión en el caso de un mamífero del porte de las grandes formas pleistocenas. Asimismo, en caso de que los gliptodontes se hubiesen enterrado—lo que no hubiera dejado de traerles problemas energéticos vinculados a la disipación de calor— parece poco probable que sus hipotéticas enormes galerías no hubiesen sido descubiertas hasta ahora.

Otra posibilidad sería la de que la estancia bípeda hubiese estado vinculada con una alimentación basada en el ramoneo. De esa manera, habría una clara ventaja evolutiva para aquellos individuos que hubiesen podido aprovechar mejor las ramas altas de los árboles, como ha sido propuesto para varios dinosaurios (Bakker, 1978; 1986). Las evidencias sobre las que se puede inferir la dieta en los gliptodontes, sin embargo, apuntan hacia el consumo de pasturas, como ya se vio en el capítulo correspondiente.

Finalmente, la rápida huida (bípeda o cuadrúpeda) ante el ataque de un depredador debe ser descartada. En efecto, un mamífero cuyo peso se mide en toneladas no apuesta a la estrategia de la huida, al menos en la edad adulta, especialmente si está acorazado, como es el caso. Lamentablemente, no han sido halladas icnitas de los grandes gliptodontes que pudiesen dar evidencia de este comportamiento bípedo.

Con todo, resulta trivial demostrar que el gliptodonte era capaz de pararse en forma bípeda, pues los requerimientos de la cópula deben de haber obligado al menos a los machos a desarrollar este comportamiento por lo menos una vez por estación reproductora. No obstante, la cópula no es una actividad demasiado exigente desde el punto de vista de las necesidades biomecánicas de resistencia de los huesos largos de las extremidades. Tómese el ejemplo de *Glyptodon clavipes*, con una masa de un par de toneladas. El individuo sostenía, en posición cuadrúpeda, un 60 % de su peso en las extremidades posteriores, como ya se vio. Cuando el gliptodonte, en cuatro patas, levantaba la trasera izquierda para dar un paso, todo el 60 % se apoyaba en la trasera derecha. Parado en dos patas, como en la cópula, cada una de las dos traseras soportaba sólo el 50 % del total. Así, una simple caminata cuadrúpeda era más exigente que la actividad reproductora.

El auxilio para enunciar una hipótesis explicatoria a la posible capacidad bípeda proviene de la paleopatología. En algunas armaduras de gliptodontes se puede observar fracturas con su respectivo callo de curación formado aún en vida del animal (Ferigolo, 1992). Estas fracturas aparecen en varios géneros de gliptodontes, y fueron atribuidas a luchas intraespecíficas, y su diámetro coincide razonablemente bien con el tamaño del estuche caudal del género respectivo: menor en *Glyptodon* (varios ejemplares depositados en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” en la ciudad de Buenos Aires) y mayor en *Doedicurus* (ver lámina XXVII en: Lydekker, 1894; lamentablemente el ejemplar ya no la presenta porque sufrió una gran rotura y al ser armado esta

interesante evidencia se perdió). Esta explicación no estaría completa si acá no se propusiese un escenario verosímil de los movimientos implicados en estas luchas intraespecíficas, cuyo esquema puede apreciarse en la figura 1b.

a) Ambos individuos se enfrentaban, tal vez ya parados en sus patas traseras, en actitud de despliegue intimidatorio, sea por la apariencia del aumento de tamaño, o por la exhibición de una pauta de tonos ventral o aun de la genitalia;

b) uno de ellos daba un paso hacia adelante con la pata trasera derecha;

c) giraba sobre la pata trasera derecha (la articulación acetábulo-femoral permitía un giro de unos 40° , pero probablemente unos 20° eran permitidos por las articulaciones de la rodilla y el tobillo), mientras contraía los poderosos músculos de la parte izquierda de la cola, tratando de alcanzar a su oponente con la porción terminal, que podría haber descrito un amplio arco de circunferencia.

Por ejemplo, los individuos del género *Doedicurus* presentan el tubo caudal de gran tamaño, chato y con cicatrices, en las que quizás se hayan fijado almohadillas o espinas córneas. Su tubo caudal es aún más impresionante que los de otros gliptodontes, pues alcanzaba un metro de largo y un ensanchamiento en su extremo, con grandes concavidades para la inserción de estructuras córneas, que le daba el aspecto de una hercúlea maza.

La energía que entregaría un gliptodonte con un golpe con el tubo caudal, tal como se hizo en Alexander et al. (1999) depende del volumen de músculo disponible. En *Doedicurus*, y otros gliptodontes, la flexible parte proximal es un cono truncado que tenía unos $0,07 \text{ m}^3$ de músculo, cuya densidad es de alrededor de 1.060 kg m^3 (Méndez & Keys, 1960), y, por lo tanto, la masa muscular debió ser de unos 74 kg. A esto hay que agregarle la masa de los músculos epaxiales, que deben de haber representado otros 34 kg, y entonces, la masa muscular total debe de haber sido de unos 108 kg, 54 kg en cada lado de la cola.

Según Alexander (1992), el trabajo que puede hacer un músculo estriado de vertebrado en una única contracción lenta es de 70 J kg^{-1} , como en el salto, pero si el músculo se contrae a la tasa que aumenta la potencia al máximo, entonces el trabajo hecho en cada contracción es de solamente unos 20 J kg^{-1} , como en el caso de la natación o el ciclismo a velocidad. Para infligir el máximo daño, un gliptodonte debe contraer sus músculos caudales de manera que hagan el máximo trabajo, pero deben de haberse contraído más rápido en las etapas finales, así que quizá no hayan alcanzado el máximo trabajo. Teniendo esto en cuenta, se puede suponer de manera confiable que ese trabajo debe de haber estado en el

entorno de los 50 J kg^{-1} . Con 54 kg en cada lado de la cola, la energía del golpe debe de haber sido de al menos 2700 J, pero esa cifra puede haber sido mayor si, tal como se ha propuesto, el animal usaba sus piernas para mover el cuerpo, o si un golpe hacia la izquierda era precedido por un movimiento hacia la derecha, permitiendo un almacenamiento de energía elástica en los tendones de la mitad derecha, como sucede en los atletas se preparan para un salto alto. Esta energía puede estimarse muy conservadoramente en 300 J, y, por lo tanto, la totalidad de la energía cinética podría haber ascendido a unos 3000 J.

Esto implica un muy rápido movimiento de la cola, cuyo estuche caudal tiene un volumen de $0,028 \text{ m}^3$, que a una densidad de 1400 kg m^{-3} , intermedia entre la del hueso compacto y la de los tejidos blandos, debió tener una masa de unos 40 kg. Si fuese una masa puntual, esta energía le imprimiría un movimiento de 12 m s^{-1} , que está en el mismo orden de la velocidad a la que se mueven los brazos de los atletas al tirar la bala. Un clásico argumento de Hill (1950) dice que animales de diferentes tamaños deben mover sus extremidades a igual velocidad lineal.

Por otra parte, debe estimarse la energía necesaria para quebrar una coraza, principalmente aquel componente importante para los materiales flexibles, esto es la energía de deformación que será acumulada hasta que alguna parte de la estructura alcance su tensión de fractura, lo cual es, al mismo material, proporcional al volumen de esa estructura. La coraza de los gliptodontes, con muchas placas unidas presumiblemente por colágeno, era probablemente una estructura flexible con forma de bóveda, comparable a un cráneo humano. Según Yoganandan et al. (1995), la energía media necesaria para fracturar un cráneo humano en ensayos dinámicos es de 28 J. Como la coraza de *Doedicurus* es aproximadamente 4 veces más gruesa que un cráneo humano, unas 9 veces más larga y algo menos de 6 veces más ancha, tiene un volumen unas 210 veces mayor. Por lo tanto, se puede suponer que la energía necesaria para fracturarla debe de haber sido del orden de $28 \times 210 \approx 6000 \text{ J}$.

Otro resultado proviene de aplicar las conclusiones del ensayo de Jaslow (1990) sobre barras de hueso de cabra atravesadas por una sutura. La energía por unidad de área necesarias para quebrarlos fue de 20.000 J m^{-2} . La fractura curada en la coraza de *Doedicurus* (Lydekker, 1894) tenía unos 35 cm de diámetro, por lo tanto su área era de unos $0,10 \text{ m}^2$. El largo total de las suturas en esa área es aproximadamente de 3,5 m y su área de $0,07 \text{ m}^2$. Por lo tanto, la energía necesaria para quebrarla debe de haber sido $20.000 \times 0,07 = 1.400 \text{ J}$,

lo cual puede ser una sobreestimación, porque es improbable que todas las suturas se quiebren, o una subestimación porque las áreas vecinas en la coraza pueden haberse deformado temporalmente, absorbiendo así energía. De todas maneras, esos valores entre 1.400 J y 6.000 J están en el mismo orden de magnitud de la energía disponible para el coletazo, y por eso es razonable suponer que son evidencias de una carrera armamentística dentro de las especies.

Escalamiento del Indicador de Capacidad Atlética

En Fariña et al. (1997) se exploró la cuestión de cómo variaba el ICA con la masa. Este indicador es un parámetro masa-específico, pero esto no aporta información acerca de cómo varía. Como se dijo antes, este enfoque ha sido aplicado a varios tetrápodos, tanto fósiles como extinguidos (ver Tabla 2). Todos los valores disponibles para el fémur fueron considerados. Los valores para el húmero se descartaron por dos razones; en primer lugar, para poder considerar a los bípedos y en segundo lugar, porque algunos de los mamíferos para los que se tiene información son excavadores, y esta otra función podría oscurecer la de la locomoción.

Las ecuaciones alométricas fueron obtenidas por regresión lineal de los datos en escala logarítmica (ver Sokal & Rohlf, 1981). Se dan los resultados tanto de la pendiente de la recta obtenida por mínimos cuadrados, así como por eje mayor reducido, siguiendo la propuesta de Swartz & Biewener (1992), y también el coeficiente de correlación r , los grados de libertad y el valor de P . La ecuación alométrica o de escalamiento entre una variable morfológica, Y , en términos de otra variable que exprese el tamaño, X (generalmente masa corporal), suele escribirse

$$Y = aX^b \quad (1)$$

donde a es el coeficiente de escalamiento y b el exponente de escalamiento. Normalmente, esta expresión se hace lineal mediante la transformación en logaritmos.

Se obtuvo una ecuación general y otras para los siguientes subgrupos: ave-dinosaurios, mamíferos, pequeños tetrápodos (menores de 1100 kg, que resultó la mediana) y grandes (mayores de 1100 kg) tetrápodos, como se muestra en la Tabla 2. Para toda la muestra, el exponente de escalamiento, por mínimos cuadrados es $-0,25$, con un desvío estándar de $0,05$. Esta regresión es altamente

Tabla 2

Valores de la ordenada al origen (a) y del la pendiente (b), con sus desvíos estándar, obtenidos según diferentes regresiones.

	Mínimos cuadrados	Eje mayor reducido	Coefficiente de correlación	Grados de libertad	Valor P
Tetrápodos	$a = 2,06 \pm 0,20$ $b = -0,25 \pm 0,04$	$b = -0,31 \pm 0,04$	$r = 0,81$	16	$< 0,003$
Aves y dinosaurios	$a = 2,00 \pm 0,20$ $b = -0,25 \pm 0,09$	$b = -0,31 \pm 0,09$	$r = 0,82$	4	$< 0,03$
Mamíferos	$a = 1,98 \pm 0,20$ $b = -0,21 \pm 0,07$	$b = -0,29 \pm 0,07$	$r = 0,71$	10	$< 0,01$
Pequeños tetrápodos	$a = 1,9 \pm 0,15$ $b = -0,16 \pm 0,06$	$b = -0,23 \pm 0,06$	$r = 0,7$	7	$< 0,05$
Grandes tetrápodos	—	—	$r = 0,47$	7	$> 0,2$

significativa ($P < 0,003$). Puesto que el coeficiente de correlación no es muy alto ($r = 0,81$), el exponente calculado por eje mayor reducido tiene un valor algo diferente ($-0,31$). La misma pauta se repite si la muestra es dividida en dos grupos: ave-dinosaurios y mamíferos. Aunque los análisis son menos robustos, los cambios en las cifras son poco importantes. Los desvíos muestran más dispersión de los datos y el coeficiente de correlación para los mamíferos es menor, pero los valores de los coeficientes de escalamiento son muy similares y ambas regresiones son significativas.

Cuando la muestra se divide en pequeños y grandes tetrápodos, los resultados correspondientes cambian. Los pequeños, aquellos menores que la mediana (1.100 kg), escalan este indicador con exponentes $-0,16$ o $-0,23$, obtenidos por mínimos cuadrados o eje mayor reducido, respectivamente. El coeficiente de correlación es bajo ($r = 0,7$), pero la regresión es significativa ($P < 0,05$), lo que no fue el caso para los grandes tetrápodos ($P > 0,2$).

Predicciones teóricas

El fenómeno del escalamiento como función de las dimensiones de los huesos y del tamaño en tetrápodos puede ser analizado con el enfoque propuesto por Feldman (1995). Según esto, la locomoción terrestre de los cuadrúpedos puede ser descrita por $n_1 = 4$ variables fundamentales: masa corporal (m), ICA ($Z/amgx$), aceleración gravitacional g , y densidad corporal media ρ . Deben considerarse, asimismo, dos invariantes secundarios linealmente independientes, como se requiere en el teorema de Feldman, esto es g y ρ , una elección que puede considerarse realista para la mayoría de los organismos. Siguiendo este análisis, las variables fundamentales incluyen m y q , una variable fisiológica de interés que se considera que varía con la masa, en este caso el ICA ($Z/amgx$). Supóngase que existen $n_1 - 1$ invariantes secundarias $S_1, \dots, S_{n_1 - 1}$ (n_1 es el número de variables fundamentales) que son linealmente independientes. Si es así, q sigue la ley de potencia $q \propto m^b$, y el exponente de la masa está dado por la ecuación $b = \Phi_2(E) / \Phi_1(E)$, explicada más abajo. De acuerdo al teorema de Buckingham, hay tres grupos adimensionales, y dos de ellos son invariantes. Por lo tanto, el último grupo adimensional es invariante como lo predice el teorema y el otro invariante k proviene del análisis dimensional:

$$k = m^{1/2} (Z/amgx)^{3/2} \cdot g^{1/2} \cdot l$$

El invariante secundario produce la matriz E:

$$E = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 1/2 \\ 0 & 0 & 3/2 \\ 1 & 0 & 1/2 \\ 0 & 1 & 1 \end{bmatrix},$$

donde las columnas son el exponente de las variables fundamentales que generan los invariantes.

Como se dijo antes, el exponente de la masa es $b = \Phi_2(E) / \Phi_1(E)$, donde Φ_i es el i -ésimo cofactor de la fila de E, es decir el número obtenido al borrar la fila i de E, tomando el determinante de la matriz cuadrada resultante y multiplicando por $(-1)^i$.

$$\Phi_2(E) = \begin{vmatrix} 0 & 0 & 1/2 \\ 1 & 0 & 1/2 \\ 0 & 1 & 1 \end{vmatrix} \cdot (-1)^2 = -1 \begin{vmatrix} 0 & 1/2 \\ 1 & 1 \end{vmatrix} = 1/2,$$

$$\Phi_1(E) = \begin{vmatrix} 0 & 0 & 3/2 \\ 1 & 0 & 1/2 \\ 0 & 1 & 1 \end{vmatrix} \cdot (-1)^1 = -1 \begin{vmatrix} 0 & 3/2 \\ 1 & 1 \end{vmatrix} = -3/2,$$

y, por lo tanto,

$$b = 1/2 + -3/2 = -1/3.$$

Entonces, se concluye que, cuando la gravedad g y la densidad corporal ρ son invariantes, y cuando la masa corporal m , el ICA $Z/amgx$, g , y ρ son las variables relevantes,

$$Z/amgx \propto M^{-1/3} \quad (2),$$

como se espera por similitud geométrica (ver más abajo) y cercano al resultado experimental.

Hay al menos otros cuatro criterios para predecir el exponente, como se ve en las ecuaciones (3) a (5).

Si la similitud elástica fuese el fenómeno predominante (McMahon, 1973), Z tendría que variar a la $9/8 (M^{9/8})$ y x como $M^{1/4}$, que resultaría en un escalamiento del indicador como

$$M^{9/8 - 0 - 1 - 0 - 1/4} = M^{-1/8} \quad (3)$$

Por otra parte, podría haber una presión selectiva a favor de que el animal fuese tan atlético como le sea posible, independientemente de su masa:

$$M^0 \quad (4)$$

Finalmente, es concebible que un animal no pueda ser más atlético que el límite impuesto por su potencia metabólica, y entonces el indicador variaría según

$$M^{-1/4} \quad (5)$$

Los resultados experimentales refutan las ecuaciones (3) y (4), pero en el caso de la (5) se encuentran dentro del error esperado por azar.

Los exponentes de los varios agrupamientos no difirieron significativamente de la similitud geométrica, pero tienden a ser menores, aproximándose a la

predicción (5) que relaciona el atleticismo a la potencia metabólica masa-específica.

***Megatherium*, el apuñalador**

En la morfología de sus miembros anteriores, *Megatherium* presenta caracteres muy peculiares que podrían estar asociados con la inclusión de alimento de origen animal en su dieta, como fue propuesto en Fariña (1996) sobre la base del desbalance ecológico de una fauna que muestra muchos herbívoros, poco pasto y pocos carnívoros. Es sabido que de acuerdo al principio de ventaja mecánica, un proceso olécranon largo aumenta la palanca del músculo tríceps, responsable de la extensión del antebrazo en relación al brazo, y vuelve óptimo este último movimiento cuando se debe generar más bien fuerza que velocidad. Por el contrario, un olécranon corto maximiza la velocidad en la extensión del antebrazo, aunque esta afirmación está limitada de forma que se verá más adelante.

Como se describe en De Iuliis & Cartelle (1993), *Megatherium* muestra grandes falanges ungueales en sus dedos II, III y IV. En los dos primeros casos, esas falanges son lateralmente comprimidas, mientras que la del dedo IV es comprimida dorsoventralmente (fig. 2). Si *Megatherium americanum* hubiese

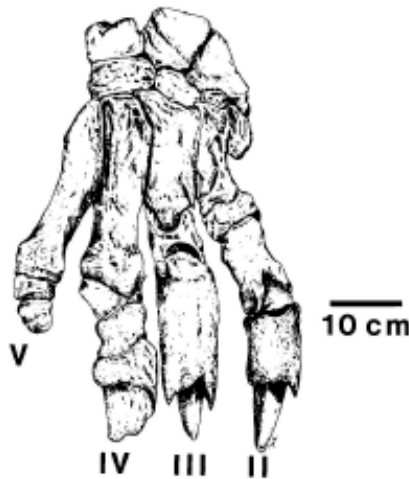


Fig. 2

Mano de *Megatherium americanum* (modificado de De Iuliis & Cartelle, 1993).

sido un carnívoro, sus falanges lateralmente comprimidas podrían haber sido usadas como armas para apuñalar a sus presas. Además, se debería esperar que la estructura de su extremidad superior mostrase un diseño óptimo para velocidad en vez de para fuerza. Con el objetivo de evaluar esta posibilidad, se usó al ecuación de Hill (1938) para calcular la velocidad angular máxima y promedio del antebrazo con respecto al brazo. Esta ecuación, como se estudió en Fariña & Blanco (1996), tiene la forma

$$-\frac{dl}{dt} = \frac{(F_0 - F) \cdot b}{F + a}, \quad (6)$$

donde $-dl/dt$ es la velocidad a la cual el músculo se acorta, F_0 es la máxima tensión isométrica, F es la fuerza que el músculo ejerce, y a y b son constantes con dimensiones de fuerza y velocidad, respectivamente. F_0 fue estimada a partir de la máxima tensión isométrica del músculo estriado y de una estimación de la sección muscular activa. Esta sección fue calculada a partir del volumen dividido por la longitud de la fibra. Ambos valores fueron obtenidos de ecuaciones alométricas para mamíferos (Alexander et al., 1981). Dos datos pueden ser usados para evaluar la validez de esta estimación: primero, el área de inserción observada ($0,02 \text{ m}^2$) es alrededor de 6 veces menor que el valor obtenido para la sección activa del músculo, y segundo, que un ejemplar de *Loxodonta africana*, el elefante africano, de 2.500 kg tenía un tríceps de 30,4 kg con una sección activa de $0,176 \text{ m}^2$ (Alexander et al., 1979). Un valor intermedio de a ($0,28 F_0$) fue tomado de entre aquellos citados en la literatura (Alexander, 1983a). El valor de b fue obtenido como sigue. La máxima velocidad de contracción de acuerdo a la ecuación de Hill, cuando $F = 0$, es $v_{max} = b F_0 / a$ (Alexander, 1983a). También, esta velocidad máxima es $v_{max} \leq 3,3 f l_0$ (Weis-Fogh & Alexander, 1977), donde f es la frecuencia de repetición del músculo estriado rápido, y l_0 es el largo inicial de la fibra, estimada antes como 0,29 m. La frecuencia f fue calculada a partir de observaciones de huellas cuadrúpedas asignadas a *Megatherium americanum* (Aramayo & de Bianco, 1996). Entonces,

$$f = \frac{1}{t_\lambda}, \quad (7)$$

donde t_λ es el tiempo en el cual el largo de la zancada λ es completado. Por lo tanto, suponiendo que el animal se está moviendo a velocidad constante u ,

$$t_{\lambda} = \frac{u}{\lambda} \quad (8)$$

La velocidad u puede ser calculada por la ecuación

$$\frac{\lambda}{h} = 2,3 \left(\frac{u^2}{g h} \right)^{0,3} \quad (9)$$

donde h es la altura de la articulación de la cadera desde el piso, y g la aceleración de la caída libre (Alexander, 1976). En el caso de esas pisadas asignadas a *Megatherium*, el largo de la zancada λ fue entre 1,5 y 1,8 m y la altura de la articulación de la cadera h estimada es de alrededor de 1,25 m. Uniendo las ecuaciones (7), (8) y (9) y colocando esos valores, la frecuencia fue de entre 1 y 1,3 Hz. Sin embargo, es improbable que el animal se estuviese moviendo a velocidad de crucero (y mucho menos a la máxima), pues el sustrato era de barro flojo (Aramayo & de Bianco, 1987). Por lo tanto, elegimos un valor de 1,5 Hz como una estimativa más apropiada de la frecuencia máxima, y consecuentemente la tasa máxima de acortamiento es de 5 longitudes musculares por segundo. Esto es mayor, aunque del mismo orden de magnitud, que el valor de 2,73 longitudes musculares por segundo, obtenido al extrapolar una ecuación alométrica para un músculo de tipo IIB (Rome et al., 1990), y también coherente con otros resultados para músculos similares (Calow & Alexander, 1973; Winters & Starck, 1985). Así, el valor de v_{max} obtenido fue de 1,4 m s⁻¹. Por lo tanto, el valor apropiado de b es 0,4 m s⁻¹.

La fuerza F fue calculada tomando momentos en la articulación del codo y el efecto de la aceleración de la gravedad fue considerado despreciable:

$$F \cdot s_1 \sin \theta = I \cdot \frac{d\omega}{dt} \quad (10)$$

donde s_1 es el largo del olécranon, θ es el ángulo formado por el brazo y el antebrazo, I es el momento de inercia del antebrazo, y $d\omega/dt$ es la aceleración angular del antebrazo.

De la ecuación general del movimiento circular

$$\omega \sin \theta \cdot s_1 = \frac{dl}{dt} \quad (11)$$

Las ecuaciones fueron combinadas y F , como en la ecuación 10, y dl/dt , como en la ecuación 11, fueron reemplazados en la ecuación 6. Así, se obtuvo la siguiente ecuación diferencial de movimiento:

$$\ddot{\theta} = \frac{(F_0 b - a s_1 \dot{\theta} \sin \theta) s_1 \sin \theta}{(b + s_1 \dot{\theta} \sin \theta) I}, \quad (12)$$

donde la velocidad angular se representa $\dot{\theta}$, y la aceleración angular $\ddot{\theta}$. Los demás símbolos son los mismos que antes. Esta ecuación fue resuelta numéricamente usando fórmulas Runge-Kutta-Fehlberg de segundo y tercer orden de precisión 10^{-3} (Dahlquist & Björck, 1969; PC-MATLAB, 1990) para las siguientes condiciones iniciales: un ángulo inicial de $\theta = 30^\circ$ y una velocidad inicial de 0 rad s^{-1} .

Un conjunto de valores de longitud del olécranon (s_1), dentro de los cuales era probable encontrar las velocidades máxima y media del antebrazo, se ve en la figura 3. Nótese que las velocidades máximas aumentan abruptamente hasta que alcanzan un óptimo, y después tienden a decrecer con una pendiente menor. En la amplitud de valores seleccionada, la velocidad media es más uniforme, mientras que la velocidad máxima muestra una mayor variación. La velocidad máxima al cuadrado del antebrazo es directamente proporcional a su energía cinética y, por lo tanto, a su capacidad de penetrar a su presa con las garras. A su vez, el incremento de la velocidad media del antebrazo aumenta las posibilidades de alcanzar a la presa con un golpe antes de que se escape o se defienda.

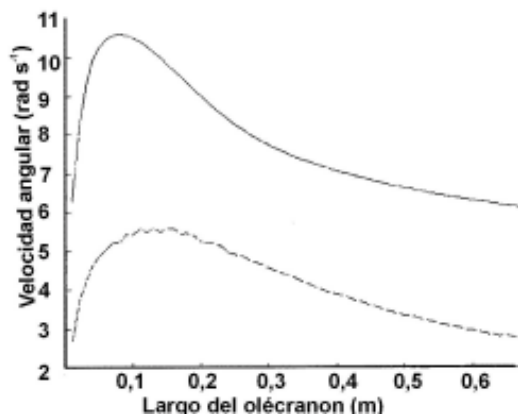


Fig. 3

Gráfica que muestra la manera en la cual varían las velocidades máxima (en rad s^{-1} , arriba) y media (en rad s^{-1} , abajo), de acuerdo con posibles largos del olécranon (en metros) en *Megatherium americanum*. Modificado de Fariña & Blanco (1996).

En el caso estudiado aquí, ambas funciones tienen máximos. La longitud del olécranon óptima estimada para aumentar la velocidad máxima es 7,8 cm, y la real es 12 cm, todavía en la zona del óptimo. En el caso de la velocidad media, la longitud del olécranon óptima estimada es 12,9 cm. Esta cifra es también cercana a la longitud observada, y también está en la región de alta velocidad angular. Estos resultados no son muy sensibles a variaciones en los parámetros usados, excepto para la constante b en la ecuación de Hill, estimada por las huellas atribuidas a *Megatherium americanum*. Es interesante que la máxima velocidad angular ($10,8 \text{ rad s}^{-1}$) del antebrazo se alcanzó con un ángulo θ de 180° , esto es, con el antebrazo completamente extendido. El tiempo necesario para la completa extensión del antebrazo es de 0,57 s.

La energía cinética del antebrazo se define por la ecuación $E_k = \frac{1}{2} I \omega^2$ (ver símbolos más arriba), y de acuerdo a nuestros cálculos, es de unos 2,7 kJ, a razón de 44 J kg^{-1} . Es necesario preguntarse si esos 2.700 J serían suficientes para penetrar tejido blando. En un experimento con un humano, una persona adulta y saludable, pero sin entrenamiento especial en ninguna disciplina deportiva, lanzó un objeto de 1 kg a una altura de alrededor de 2 m por la acción de su tríceps derecho, lo que representa una energía cinética de unos 20 J. La misma persona atravesó con un cuchillo de cocina 10 cm de músculo de ganado vacuno doméstico cubierto con un trozo de cuero. Parece razonable suponer que la diferencia del factor 130 a favor de *Megatherium americanum* compensa la energía consumida en deformar las garras, compuestas de un material más flexible que el acero del cuchillo. Por lo tanto, esto demuestra que *Megatherium americanum* era potencialmente capaz de atravesar tejidos blandos con las garras.

La conclusión de que *Megatherium americanum* puede haber sido un eficiente apuñalador no hace la búsqueda del apuñalado más fácil. Los significados biológicos de la condición observada pueden ser varios. En primer lugar, la defensa no parece ser suficiente para explicarla, porque el depredador más peligroso en ese ecosistema era un gran tigre dientes de sable, *Smilodon*, de unos 400 kg. Como se ve, hay un orden de magnitud de diferencia a favor del perezoso, la misma que entre un humano y un ocelote. Tampoco parece apropiado pensar en un arma tan devastadora como necesaria para el combate intraespecífico, porque habitualmente este tipo de luchas en los mamíferos suelen estar ritualizadas. Finalmente, esta condición es coherente con la posibilidad de que *Megatherium americanum* haya sido, quizá solamente de manera oportunista, un carnívoro activo o quizá un cleptoparásito. Si bien no se conoce otro mamí-

fero carnívoro terrestre de este tamaño, pero la peculiar megafauna Lujanense, con su gran número de formas de gran porte puede haber sido el contexto ecológico apropiado para que surgiese.

De acuerdo a las evidencias presentadas aquí y a la precedente discusión, se avanza la fuertemente contraintuitiva propuesta de que un gran perezoso extinguido incluyó, al menos de manera oportunista, alimento de origen animal en su dieta. No obstante, todavía hay mucho trabajo paleobiológico por delante sobre esta fauna, y las expuestas aquí deben tomarse como las primeras aproximaciones a un tan complejo como interesante problema. En esta propuesta, *Megatherium* es el mayor mamífero terrestre comedor de carne de todos los tiempos, y, para esta dieta, solamente *Tyrannosaurus* y otros pocos grandes dinosaurios carnívoros, es mayor dentro de todos los vertebrados terrestres.

Agradecimientos

Dedico este trabajo, tal como dediqué el premio Caldeyro Barcia interdisciplinario, a todos los que me apoyaron y también a todos los que pusieron piedras en mi camino, porque las barreras, aun aquellas definidas por las disciplinas científicas bien establecidas, son para hacer con ellas lo que preconizaba el filósofo norteamericano Jim Morrison: hay que romperlas para pasar al otro lado.

Referencias

- Alexander, R.McN. (1976)** Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature* 261, 129-130.
- Alexander, R.McN. (1981)** Factors of safety in the structure of animals. *Sci Progr.* 67: 109-130.
- Alexander, R.McN. (1983a)** *Animal Mechanics*. London: Blackwell.
- Alexander, R.McN. (1983b)** Allometry of the leg bones of moas (Dinornithes) and other birds. *J Zool (Lond.)* 200: 215-231.
- Alexander, R.McN. (1985)** Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs. *Zool J Linn Soc.* 83: 1-25.
- Alexander, R.McN. (1989)** *Dynamics of Dinosaurs and other extinct giants*. New York: Columbia University Press.
- Alexander, R.McN. (1992)** The work that muscles can do. *Nature* 357: 360-361.
- Alexander, R.McN., Jayes, A.S., Maloiy, G.M.O., Wathuta, E.M. (1979)** Allometry of the limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*). *J Zool (Lond.)* 189, 305-314.
- Alexander, R.McN., Jayes, A.S., Maloiy, G.M.O., Wathuta, E.M. (1981)** Allometry of the leg muscles of mammals. *J Zool (Lond.)* 194: 539-552.
- Alexander, R.McN. & Pond, C. (1992)** Locomotion and bone strength of the white rhinoceros, *Ceratotherium simum*. *J Zool (Lond.)* 227: 63-69.
- Alexander, R.McN., Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F. (1999)** Tail blow energy and carapace fractures in a large glyptodont (Mammalia, Edentata). *Zool J Linn Soc.* 126: 41-49.
- Anderson, J.F., Hall-Martin, A., Russell, D.A. (1985)** Long bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs. *J Zool (Lond.)* 207: 53-61.
- Aramayo, S., de Bianco, T.M. (1987)** Hallazgo de una icnofauna continental (Pleistoceno tardío) en la localidad de Pehuén-Có (Partido de Coronel Rosales), Provincia de Buenos Aires. Parte I: Edentata, Litopterna, Proboscidea. *Anales IV Congreso Latinoamer. Paleont. Bolivia* 1: 516-531.
- Aramayo, S., de Bianco, T.M. (1996)** Edad y nuevos hallazgos de icnitas de mamíferos y aves en el yacimiento de Pehuén-Có (Pleistoceno tardío), Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Publ Esp Asoc Paleont Arg.* 4: 47-55.
- Bakker, R.L. (1978)** Dinosaur feeding behaviour and the origin of flowering plants. *Nature* 274: 661-663.
- Bakker, R.T. (1986)** *The dinosaur heresies*. Morrow, New York.
- Burne, R.H. (1901)** A contribution to the myology and visceral anatomy of *Chlamydophorus truncatus*. *Proc Zool Soc Lond.* 1901: 104-121.
- Calow, L.J., Alexander, R.McN. (1973)** A mechanical analysis of a hind leg of a frog (*Rana temporaria*). *J Zool (Lond.)* 171: 293-321.
- Dahlquist, G., Björck, Å. (1969)** *Numerical Methods*. Prentice Hall, New Jersey.

- De Iuliis, G., Cartelle, C. (1993)** The medial carpal and metacarpal elements of *Eremotherium* and *Megatherium* (Xenarthra: Mammalia). *J Vertebrate Paleont.* 13: 525-533.
- Fariña, R.A. (1995)** Limb bone strength and habits in large glyptodonts. *Lethaia* 28: 189-196.
- Fariña, R.A. (1996)** Trophic relationships among Lujanian mammals. *Evol Theory* 11: 125-134.
- Fariña, R.A., Blanco, R.E. (1996)** *Megatherium*, the stabber. *Proc Roy Soc. B* 263: 1725-1729.
- Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F. (1999)** A century after Ameghino: the palaeobiology of the large Quaternary mammals of South America revisited. *Quat S Amer Ant Pen.* 12: 255-277.
- Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S. (1998)** Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene-early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mast Neotr.* 5: 87-108.
- Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F., Blanco, R.E. (1997)** Scaling of the indicator of athletic capability in fossil and extant land tetrapods. *J theor Biol.* 185: 441-446.
- Feldman, H.A. (1995)** On the allometric mass exponent, when it exists. *J theor Biol.* 172, 187-197.
- Ferigolo, J. (1992)** Nonhuman Vertebrate Paleopathology of some Brazilian Pleistocene Mammals. En: *Paleoepidemiologia e Paleopatologia.* Fiocruz, Rio de Janeiro. pp. 213-234.
- Gehr, P., Mwangi, D.K., Ammann, A., Maloiy, G.M.O., Taylor, C.R., Weibel, E.R. (1981)** Design of the mammalian respiratory system. V. Scaling morphometric pulmonary diffusing capacity to body mass: wild and domestic mammals. *Resp Physiol.* 44: 61-86.
- Hill, A.V. (1938)** The heat of shortening and the dynamic constants of muscles. *Proc Roy Soc. B* 126: 136-195.
- Jaslow, C.R. (1990)** Mechanical properties of cranial sutures. *J Biomech.* 23: 313-321.
- Lessa, E.P., Fariña, R.A. (1996)** Reassessment of extinction patterns among the late Pleistocene mammals of South America. *Palaeont.* 39: 651-662.
- Lydekker, R. (1894)** Contributions to a knowledge of the fossil vertebrates of Argentina, Part II: The extinct edentates of Argentina. *An Mus La Plata (Paleont Arg.)* 3: 1-118.
- Macalister, A. (1873)** A monograph on the anatomy of *Chlamyphorus Truncatus* (Harlan), with notes on the structure of other species of Edentata. *Trans Roy Irish Acad.* 25: 219-278.
- McMahon, T.A. (1973)** Size and shape in biology. *Science* 179: 1201-1204.
- Méndez, J., Keys, A. (1960)** Density and composition of mammalian muscle. *Metab.* 9: 184-188.
- Owen-Smith, N. (1987)** Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores. *Paleobiol.* 13: 351-362.
- PC-MATLAB™ for MS-DOS Personal Computers (1990)** The MathWorks, Inc., Natick, Massachusetts.
- Peters, R.H. (1983)** The ecological implications of body size. Cambridge University Press.
- Rome, L.C., Sosnicki, A., Goble, D. (1990)** Maximum velocity of shortening of three fibre types from horse soleus muscle: implications for scaling. *J Physiol.* 431: 173-185.
- Rubin, C.T., Lanyon, L.E. (1982)** Limb mechanics as a function of speed and gait: a study of functional strains in the radius and tibia of horse and dog. *J exp Biol.* 101: 187-211.

- Sokal, R.R., Rohlf, F. J. (1981)** Biometry. Freeman, San Francisco.
- Spector, W.S. (1956)** Handbook of Biological Data. W.B. Sanders, Philadelphia.
- Swartz, S.M., Biewener, A.A. (1992)** Shape and scaling. En: Biomechanics (structures and systems): a practical approach. Biewener, A.A (Ed.). Oxford University Press, Oxford. pp. 21-43.
- Vizcaíno, S.F., Fariña, R.A., Mazzetta, G. (1999)** Ulnar dimensions among armadillos. *Acta Theriol Pol.* 44: 309-320.
- Weis-Fogh, T., Alexander, R.McN. (1977)** The sustainable power output obtainable from striated muscle. En: Scale Effects in Animal Locomotion. Pedley, T.J. (Ed.). Academic Press, London. pp. 511-525.
- Winters, J.M. & Stark, L. (1985)** Analysis of fundamental human movements patterns through the use of in-depth antagonistic muscle models. *IEEE Trans Biom Eng.* 32: 826-839.
- Yoganandan, N., Pintar, F.A., Sances, A., Walsh, P.R., Ewing, C.I. (1995)** Biomechanics of skull fracture. *J Neurotr.* 12: 659-668.