



Hornero 29(2):51–60, 2014

NEO Y PALEOORNITOLOGÍA VIRTUAL

CLAUDIA P. TAMBUSI^{1,3}, FEDERICO J. DEGRANGE¹ Y GERMÁN TIRAO²

¹ Centro de Investigaciones en Ciencias de la Tierra (CICTERRA), CONICET–Universidad Nacional de Córdoba. Haya de la Torre s/n, piso 1, oficina 2, Ciudad Universitaria, X5016GCA Córdoba, Córdoba, Argentina.

² Facultad de Matemática, Astronomía y Física e Instituto de Física Enrique Gaviola, CONICET–Universidad Nacional de Córdoba. Medina Allende y Haya de la Torre, Ciudad Universitaria, X5016GCA Córdoba, Córdoba, Argentina.

³ tambussi.claudia@conicet.gov.ar

RESUMEN.— La visualización y análisis de los fósiles asistido por computadoras ha revolucionado el estudio de los organismos extintos. Técnicas novedosas permiten caracterizar los restos en tres dimensiones y acceder a detalles sin precedentes. Esto ha permitido a los paleontólogos ganar importantes conocimientos sobre la anatomía, el desarrollo, la función y hasta la conservación. Las reconstrucciones digitales se pueden utilizar en análisis funcionales y en la puesta a prueba rigurosa de hipótesis sobre la paleobiología de los organismos extintos. Estos enfoques están transformando nuestra comprensión de la vida en el pasado y también de los organismos vivientes en general. El empleo de técnicas no invasivas permite la captura de grandes cantidades de datos útiles sin dañar los especímenes que se están estudiando. Debido a que los datos digitales se pueden compartir de forma instantánea y global, equipos de científicos pueden trabajar en paralelo, acelerando el ritmo de las investigaciones. En este trabajo se ejemplifican casos en los cuales a partir de modelos virtuales se pueden abordar problemas morfológicos en aves.

PALABRAS CLAVE: *análisis de elementos finitos, modelos virtuales tridimensionales, morfología geométrica, paleoneurología.*

ABSTRACT. NEO AND PALEO VIRTUAL ORNITHOLOGY.— Visualization and analysis of fossils assisted by computers have revolutionized the study of extinct organisms. Innovative techniques allow to characterize the remains in three dimensions with unprecedented detail, allowing paleontologists to gain important knowledge about anatomy, development, function and even conservation. Digital reconstructions can be used in functional analysis and rigorous testing of hypotheses on the paleobiology of extinct organisms. These approaches are transforming our understanding about life in the past and also of living organisms in general. The use of non-invasive techniques enables capturing large amounts of data without damaging the specimens under study. As digital data can be shared instantly and globally, teams of scientists can work in parallel, accelerating research time. In this paper, cases in which virtual models were used to assess morphological problems are shown.

KEY WORDS: *finite element analysis, geometric morphometrics, paleoneurology, three-dimensional virtual models.*

LEVÁNTATE Y ANDA:

EL RESURGIMIENTO DE LA MORFOLOGÍA EN LA INVESTIGACIÓN CONTEMPORÁNEA

Hasta no hace mucho, los caracteres morfológicos (fenotípicos) fueron la principal fuente de evidencia para la clasificación de organismos y la única fuente de caracteres en paleon-

tología. Además de su utilización en el campo de la clasificación, se emplearon como base para análisis biogeográficos, morfométricos, ontogenéticos, para establecer patrones de especiación e interacciones ecológicas, entre otras muchas aplicaciones. Los nuevos datos moleculares desbarrancaron de su posición de elite a los caracteres morfológicos, en tanto

proporcionaron otra fuente de información para determinar la ascendencia común. En la puja entre morfólogos y moleculares se gestaron dos tipos de árboles expresando las relaciones de parentesco entre organismos: los árboles de ancestralidad morfológica y los de ancestralidad molecular. Los primeros se centran en características anatómicas (de tal manera que a mayor similitud, mayor cercanía), mientras que los segundos lo hacen en la similitud de las secuencias de ADN y las proteínas que se sintetizan. En tanto proteínas y características anatómicas están asociadas, no fue sorprendente que árboles morfológicos y moleculares muchas veces permitieran hipotetizar las mismas relaciones. Pero en muchas otras ocasiones se sembraron controversias. El conjunto enorme de datos moleculares y los avances rápidos en el campo de los estudios genéticos inevitablemente estancaron el crecimiento de la morfología. Los morfólogos se quedaron pensando en las explicaciones biológicas para las relaciones que proponían los moleculares, mientras que la secuenciación de ADN avanzaba más y más.

Quizás porque la genética no da todas las respuestas biológicas o también por los asombrosos avances tecnológicos y los enfoques holísticos para el estudio de los sistemas complejos, en la última década resurge la morfología con fuerzas renovadas. Como disciplina científica, la morfología tiene por objetivo estudiar y explicar la forma, estructura y desarrollo de los organismos. Así lo entendió Johann Wolfgang Goethe (1749–1832), el reconocido anatomista alemán del siglo XVIII, quien definió a la morfología como la ciencia de la forma, formación y transformación de los organismos, abarcando como tal a la anatomía (Tambussi et al. 2013). Goethe se alejó de la morfología clásica de Aristóteles (384–322 AC) y sus sucesores, quienes se concentraron en la disposición de las estructuras sin hacer hincapié en la relación ni en la posible variación existente entre las mismas. Sus contribuciones, que incluyen la idea de homología de órganos, desarrollo y la ley de correlación, su énfasis en la “forma” y en el carácter organicista de los seres vivos, su percepción holística del organismo como parte de la naturaleza universal, el carácter idealista tanto de la morfología como de la naturaleza en general, impactaron en las investigaciones de los morfólogos que le sucedieron (Bloch 1952).

Esta morfología idealista que engloba la anatomía descriptiva, la embriología y la histología tiene como propósito responder a las problemáticas biológicas implicadas en la generación de la forma y estructura dentro del organismo.

En los escenarios actuales de la ciencia, la morfología se reconoce como una disciplina biológica con un enfoque holístico que tiene por objetivo principal el conocimiento de las propiedades emergentes de los organismos (Kardong 2012). Las propiedades emergentes son aquellas que resultan de la interacción y relaciones entre las partes integrantes de un sistema (e.g., de un organismo) y que no pueden explicarse a partir de las propiedades de los elementos aislados. No son la consecuencia de sumar interacciones sino que más bien se expresan como un cambio cualitativo en las propiedades del sistema. Son más fáciles de estudiar en animales individuales y, contrariamente, más difíciles de abordar en sistemas colectivos altamente complejos. Comprender cómo se construyen y funcionan los componentes estructurales de un organismo es central en cualquier intento de definir los principios generales de su diseño. Medidas del rendimiento o desempeño de un sistema, tales como la distancia de salto, la velocidad en el desplazamiento o la capacidad de emitir y recibir determinada frecuencia del canto, son magnitudes de las propiedades emergentes de un sistema. No son otra cosa que medidas de la capacidad funcional. En otras palabras, la función es la acción de un componente fenotípico. El estudio de la función es el estudio de cómo las estructuras son usadas y los datos funcionales son aquellos en los cuales el uso de las estructuras ha sido efectivamente medido. Para Bock y von Wahlert (1965) función es sinónimo de propiedades emergentes.

En 1970 Seilacher presentó la morfología constructiva (o biomorfodinámica) como un modo de concebir el estudio de la forma teniendo en cuenta tres grandes factores: el histórico o filogenético, el de fabricación y el funcional (Seilacher 1970, Briggs 2005). Esta visión entiende que el estudio de un organismo impone el (estudio) de sus partes integrantes como sistemas y subsistemas coherentes que obedecen estática y dinámicamente (en reposo y en movimiento) a principios y procesos físicos, prestando atención, además, a las potenciales limitaciones que imponen el

crecimiento ontogenético y la historia evolutiva (Briggs 2005). En este marco, los organismos pueden considerarse como resultado de procesos de transformación que pueden ser explicados en términos de ancestralidad, pero modelados por la adaptación a los distintos ambientes y sus respectivos hábitos de vida (Mosto 2014). La biomorfodinámica se ha convertido en el marco conceptual adecuado para estudiar la forma y su evolución en los términos de los factores que la rigen (histórico, de fabricación y funcional) en el marco del ambiente efectivo.

Los morfólogos (interesados en el análisis comparativo de las estructuras, su desarrollo y evolución) y los biólogos experimentales (interesados en la función, la fisiología y uso de las estructuras) pertenecieron a ramas independientes de la ciencia hasta finales del siglo XX, un divorcio que concluye en la última década de la mano de los avances tecnológicos, por un lado, y, fundamentalmente, del surgimiento de nuevas miradas producto del enfoque interdisciplinario. En esta conjunción, materiales, estructuras, diseño y función son los ejes rectores de las investigaciones en la morfología contemporánea, mientras que los modelos virtuales en tres dimensiones son los protagonistas. Este trabajo está enfocado en la utilización de estos modelos para responder a problemáticas morfológicas. A modo de ejemplo se presentan tres estudios de caso en aves, a los cuales se dedica el resto del trabajo.

LA REVOLUCIÓN VIRTUAL

Uno de los desenlaces inesperados del desarrollo de los equipos de rayos X para uso médico fue su empleo en el campo de la paleontología. Tuvo su origen en el siglo XX, un desarrollo continuo desde la década de 1980 y un auge espectacular en la última década gracias a los avances en el equipamiento. El modelo tridimensional construido a partir de la digitalización de una serie de imágenes ("slices") capturadas con tomógrafos (u otros equipos más sofisticados) se convirtió en el protagonista cada vez más sustancial de las investigaciones morfológicas y, en particular, paleontológicas. En muchos casos, es la única vía de estudio en este último campo en tanto permite una vista del interior de los objetos sólidos con asombrosa resolución.

Mucho se ha mejorado, desde los primeros intentos, en el modelado tridimensional de fósiles y sus estructuras internas. Específicamente para las aves se han utilizado últimamente métodos no invasivos para la reconstrucción de partes blandas internas, principalmente cerebro y músculos (Domínguez Alonso et al. 2004, Milner y Walsh 2009, Walsh y Milner 2011, Ksepka et al. 2012, Smith y Clarke 2012, Kawabe et al. 2014, Lautenschlager et al. 2014, Paulina-Carabajal et al. en prensa, Tambussi et al. en prensa). Zollikofer y Ponce de León (2005) y, más recientemente, Sutton et al. (2014) publicaron extensas revisiones generales de las técnicas aplicadas en paleontología virtual, incluyendo métodos destructivos y no destructivos, mientras que Hoffmann et al. (2014) evalúan las ventajas y desventajas de los métodos no invasivos (e.g., escaneo de superficie, tomografía computada, tomografía por resonancia magnética). Quienes estén interesados en conocer las posibilidades que brinda la aplicación de métodos virtuales en investigación científica pueden remitirse a estos tres últimos trabajos.

LA TOMOGRAFÍA DIGITAL Y LA RECONSTRUCCIÓN TRIDIMENSIONAL

Varias empresas líderes producen equipos de tomografía computarizada médica. Los tiempos de escaneo se extienden desde unos pocos segundos a pocos minutos dependiendo del tamaño del espécimen en estudio. El proceso de construcción de un modelo virtual (post-procesamiento) se inicia con la "segmentación". La segmentación es la acción de seleccionar y resaltar las estructuras individuales (e.g., hueso, cerebro, músculos) en la serie de cortes tomográficos. Es el proceso más laborioso y puede ser completado en pocas horas o en días, dependiendo de la cantidad de cortes y, en el caso de los fósiles, del contraste entre la matriz de relleno y el hueso (Honeycutt et al. 2014). Sobra decir que sin conocimientos anatómicos, una reconstrucción no es viable. En esta etapa de post-procesamiento pueden emplearse programas de código abierto (e.g., ImageJ, 3D-Slicer, InVesalius) o con licencia (e.g., Materialise Mimics, Simpleware ScanIP, Amira, Avizo).

A finales de la década de 1980 comenzó el desarrollo de la tecnología del microtomó-

grafo de rayos X, cuya resolución es significativamente mayor a la de los tomógrafos de uso médico hospitalario (Abel et al. 2012, Hoffmann et al. 2014). A diferencia de los tomógrafos convencionales, los microtomógrafos de rayos X producen cortes de hasta $27 \mu\text{m}$ (los tomógrafos hospitalarios producen cortes promedio de 0.6 mm), permitiendo escanear objetos de menor tamaño y observar incluso su estructura histológica, dependiendo del detector. La utilización de estos tomógrafos de alta resolución permite la visualización de estructuras internas (e.g., los canales nerviosos o lugares de vasos sanguíneos) con una mayor precisión en comparación con los tomógrafos hospitalarios. Los resultados obtenidos son espectaculares (e.g., Balanoff y Rowe 2007; ver ejemplos más abajo). Con estos equipos se pueden desarrollar modelos detallados en tres dimensiones.

En América del Sur están disponibles solamente dos equipos, uno en Brasil y otro en la Argentina. Este último fue desarrollado en su totalidad por los investigadores del Grupo de Espectroscopia Atómica y Nuclear (GEAN) de la Facultad de Matemática, Astronomía y Física (FaMAF) de la Universidad Nacional de Córdoba. Este equipo permite obtener imágenes en dos y tres dimensiones de hasta $20 \times 20 \text{ cm}^2$ con resolución de $194 \mu\text{m}$. Para maximizar la calidad de las imágenes es posible controlar parámetros tales como la conformación del haz de rayos X (distribución espacial y espectral), el número de proyecciones o la posición relativa de la muestra y el detector.

MODELOS TRIDIMENSIONALES Y ANÁLISIS DE ELEMENTOS FINITOS

El análisis de elementos finitos es una herramienta desarrollada originalmente en el campo de la ingeniería para predecir la distribución del estrés (fuerza por unidad de área) y la deformación en estructuras artificiales con geometría relativamente sencilla. Consiste en dividir la geometría de una estructura en pequeños elementos que forman un enmallado. Sobre esta estructura enmallada pueden calcularse ecuaciones diferenciales que tienen en cuenta las relaciones y propiedades de los elementos constituyentes. De la mano de los avances de la tecnología informática, el análisis de elementos finitos se ha convertido en

una poderosa herramienta en la investigación del comportamiento mecánico de estructuras biológicas complejas (e.g., Rayfield et al. 2001, Rayfield 2004, Wroe et al. 2007, Wroe 2008, Degrange et al. 2010) debido a que (1) es una herramienta no invasiva, (2) reconstruye el estrés en múltiples sitios del esqueleto, (3) es aplicable tanto en neobiología como paleobiología y (4) permite resolver problemas en geometrías bajo condiciones de carga complejas (Rayfield 2007).

En la figura 1 se detalla cada uno de los pasos involucrados en un análisis de elementos finitos: la creación de un modelo sólido (representación digital de la estructura en estudio) a partir de tomografías computadas, fotografías digitales o datos de brazo digitalizador tridimensional ("microscribe"); la discretización

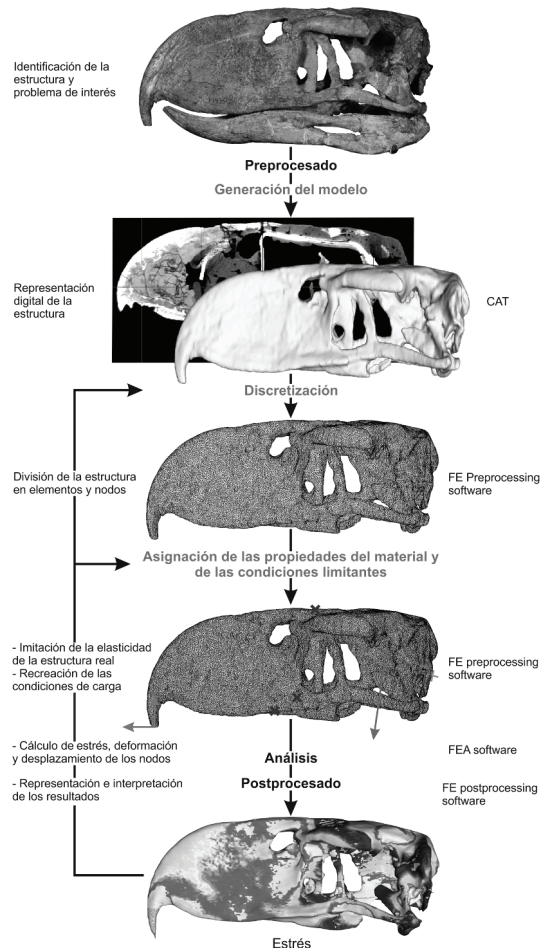


Figura 1. Etapas de un análisis de elementos finitos. Modificado de Degrange (2012).

o subdivisión del modelo en subregiones o elementos discretos conectados entre sí por nodos (enmallado); y el posicionamiento del modelo enmallado en el espacio definiendo los grados de libertad del modelo, las propiedades del material y las magnitudes y direcciones de las fuerzas que se aplicarán a los nodos. Durante el análisis se calcula el desplazamiento de los nodos y estos valores se utilizan para calcular la deformación y el estrés. Como resultado puede inferirse el comportamiento mecánico de la estructura en estudio. Gráficamente, este comportamiento se representa mediante gradientes de color (Fig. 1). La creación de ambos modelos es un proceso complejo y largo, pero el producto generado tiene un alto uso potencial, tanto en biomecánica como en anatomía.

La mayoría de los trabajos en los que se aplica el análisis de elementos finitos tiene como premisa que la forma y la función están fuertemente relacionadas, de manera tal que forma y estructura condicionan el análisis *a priori*. Se ha aplicado, por ejemplo, para analizar taxa individuales (e.g., Rayfield et al. 2001, Rayfield 2004, 2005, Wroe et al. 2007, Moazen et al. 2009) o para comparar comportamientos (e.g., Rayfield et al. 2001, Rayfield 2005, Wroe et al. 2007, Wroe 2008, Degrange et al. 2010).

El análisis de elementos finitos se puede utilizar para el estudio de las aves fósiles. *Andalgalornis steulleti* (Mioceno superior-Plioceno inferior, Formación Andalgalá, Catamarca, Argentina) es un representante de la radiación sudamericana de los Phorusrhacidae, aves terrestres de mediano a gran tamaño, presumiblemente carnívoras. Este fororaco Patagornithinae tiene una masa estimada en 40 kg, presenta un cráneo con el pico tres veces más alto que ancho, hueco, terminado en un gancho macizo y con narinas pequeñas ubicadas dorsocaudalmente. Este diseño es exclusivo de este grupo de aves extinguidas, motivo por el cual los aspectos funcionales son difíciles de dilucidar. Se analizó el comportamiento del cráneo de *Andalgalornis steulleti* ante la acción de fuerzas extrínsecas (Degrange et al. 2010) suponiendo ausencia de quinesis craneana (en tanto la charnela cráneo-facial se encuentra ausente) y propiedades óseas homogéneas en todo el cráneo. Se simuló cuatro comportamientos de fuerzas de desgarrar de una presa: anteroposterior, dorsoventral, lateral y torsión mediante la

aplicación de una carga en el extremo distal del premaxilar, mientras el cóndilo occipital se mantenía fijo en el espacio. Los resultados obtenidos indicaron que el cráneo presenta mayor esfuerzo ante las cargas laterales y de torsión que las dorsoventrales y anteroposteriores, sugiriendo que al cazar o procesar su presa *Andalgalornis steulleti* debería haber actuado con gran precisión para evitar fuerzas laterales y de torsión potencialmente perjudiciales. En otras palabras, el análisis indica que el ave atacaría moviendo la cabeza hacia la presa en sentido vertical (como un hacha) y que el forcejeo lateral habría sido inconveniente. Conocer el comportamiento biomecánico del cráneo, incluyendo la resistencia según su diseño en comparación al de otras aves, contribuye a dilucidar los hábitos tróficos de los fororacos.

La utilización del análisis de elementos finitos en aves, en referencia al estudio del cráneo, presenta varias dificultades: (1) las habilidades quinéticas de la mayoría de las Neognathae, así como el cráneo sumamente neumático (dos cualidades estructurales), dificultan la construcción del modelo; (2) la información referida a los huesos de las aves (las cualidades de los materiales, tales como módulo de Young, radio de Poisson, densidad) es escasa o inexistente; y (3) se carece de datos acerca de la magnitud de las fuerzas condicionantes tanto extrínsecas (e.g., fuerza de mordida) como intrínsecas (e.g., fuerza muscular) actuantes y cruciales en el análisis. De esta forma, resulta imperante generar información de base que brinde mayor fortaleza a los resultados obtenidos. Aun así, este análisis ha demostrado ser una poderosa estrategia de estudio que permite no solo conocer el comportamiento biomecánico sino, también, en un marco comparativo adecuado, inferir posibles hábitos tróficos en aves extinguidas.

MODELOS TRIDIMENSIONALES Y MORFOLOGÍA GEOMÉTRICA

La morfometría geométrica es una herramienta de análisis morfológico que permite describir la forma según la relación espacial entre sus partes. En términos comparativos, permite evaluar la transformación o variación de formas y la interacción de éstas con el medio físico (covariación). Para ello se utilizan programas biométricos para capturar y anali-

zar datos conservados en matrices de morfo-coordenadas que representan la geometría de los especímenes (Toro Ibacache et al. 2010). Básicamente consiste en la obtención de datos primarios, los de las variables de la forma y, finalmente, en el análisis estadístico de esos datos. Desde un punto de vista práctico, la morfometría geométrica permite, por ejemplo,

visualizar los cambios de forma durante el desarrollo o el crecimiento de un individuo, ubicar dónde se localizan e identificarlos. En este sentido, es cualitativamente distinta a la morfometría clásica. La técnica se gestó y creció a partir del análisis de la forma en dos dimensiones hasta incorporar, más recientemente, los estudios en tres dimensiones.

La morfometría geométrica aplicada a modelos tridimensionales ha sido utilizada en estudios de aves. Con el objetivo de analizar la forma del encéfalo en loros neotropicales (Psittaciformes) se realizó un estudio de morfometría geométrica en modelos virtuales construidos a partir de tomografías computadas de 14 especies de Arini (Carril et al., datos no publicados). Se digitalizaron 25 "landmarks" homólogos (Fig. 2). Los "landmarks" son puntos en el espacio que, como tales, poseen sus coordenadas correspondientes (x, y, z) (Bookstein 1991). El conjunto de coordenadas de estos 25 "landmarks" constituyen los datos primarios. No es objetivo de este trabajo describir en profundidad esta técnica tan afianzada en el campo de la morfología; para ello se remite al lector a los clásicos trabajos de Rohlf (1990, 1999), Bookstein (1991), Rohlf y Marcus (1993) y Zelditch et al. (2004). Pero es importante recordar que los datos se analizan despojados del efecto de tamaño y de su posible movilidad en el espacio (rotación y translación) para obtener finalmente las distancias que separan las formas bajo estudio. En base a los análisis realizados, los loros neotropicales estudiados muestran dos morfologías cerebrales conspicuamente distintas (cuadrangulares y redondeadas), diferenciadas principalmente en el ancho máximo de los hemisferios cerebrales y en el desarrollo de un surco interhemisférico llamativo. La morfometría geométrica brinda la posibilidad de visualizar las diferencias. A modo de ejemplo, en la figura 2 se muestran, en vista lateral, un encéfalo real, el modelo del encéfalo con los correspondientes "landmarks" y el modelo poligonal. Este último se genera al separar el objeto en estudio en un determinado número de polígonos; los polígonos homólogos se comparan entre sí en toda la serie bajo análisis.

La morfometría geométrica ha demostrado ser un eficaz instrumento para la evaluación lo más objetiva posible de la variación y su aplicación en el campo de las ciencias morfológicas sigue siendo muy prometedor.

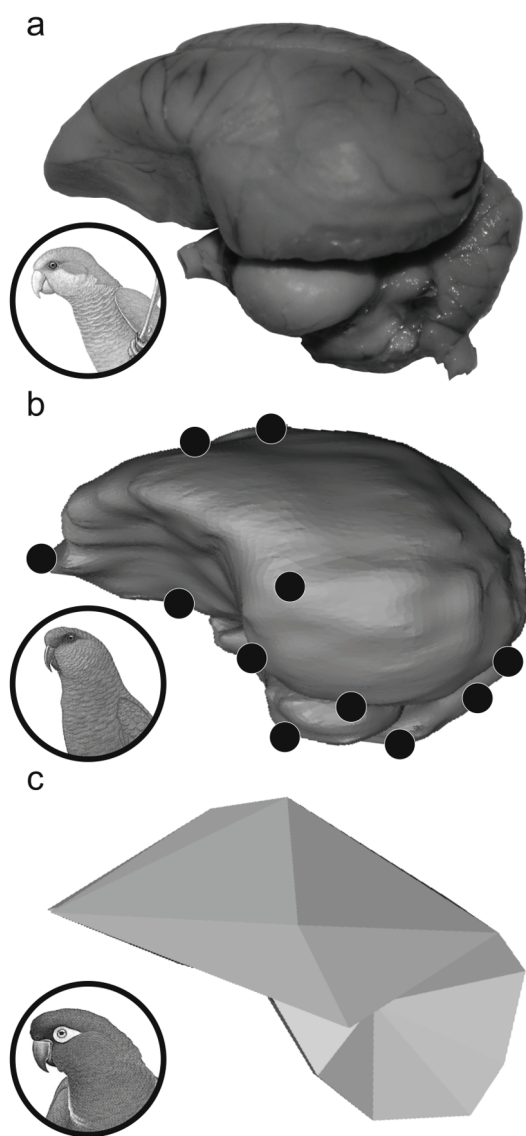


Figura 2. Análisis del encéfalo de loros neotropicales realizado con morfometría geométrica. (a) Vista lateral del encéfalo de *Myiopsitta monachus*. (b) Modelo del encéfalo de *Enicognathus ferrugineus* con los correspondientes "landmarks". (c) Modelo poligonal del encéfalo de *Cyanoliseus patagonus*.

MODELOS TRIDIMENSIONALES Y PALEONEUROLOGÍA

El cerebro de las aves puede exhibir distintos grados de encefalización, una expansión variable del telencéfalo, un mayor o menor desarrollo de las eminencias sagitales o un diferente volumen. Como cada región está asociada principalmente a una actividad particular (e.g., las eminencias sagitales a la estereopsis o visión tridimensional), su variación en conjunto provee información relacionada con las capacidades somato-sensoriales y motoras. Se supone, además, que el incremento de una región determinada estaría correlacionado con un incremento en la complejidad de sus funciones. De allí se desprende claramente la enorme potencialidad del estudio del cerebro (y más precisamente del encéfalo) para inferir capacidad cognitiva, conductual, sensorial y motora en las aves.

Un aspecto particular de las aves, compartido solo con los mamíferos, es que el encéfalo ocupa prácticamente por completo la cavidad encefálica o endocráneo. Las dos meninges son muy delgadas, permitiendo que la superficie encefálica (incluida la vascularización) quede impresa en la pared endocraneal. Entonces, el estudio del endocráneo por sí mismo ofrece información indirecta del encéfalo. Este concepto es utilizado profusamente por los paleontólogos, quienes reconstruyen a partir de huesos fósiles la anatomía de las partes blandas. Los modelos endocraneos pueden ser físicos (resultado del relleno natural o artificial de la cavidad encefálica) o virtuales (obtenidos por procesamiento de imágenes tomográficas de cráneos). La construcción del modelo es muy trabajoso, pero este método tiene dos ventajas fundamentales: no es destructivo y puede ser empleado en aves fósiles.

Los estudios de la anatomía del endocráneo en aves suelen estar limitados a una sola o unas pocas especies (Smith y Clarke 2012), que incluyen tanto taxa actuales como extintos (e.g., Domínguez Alonso et al. 2004, Iwaniuk y Hurd 2005, Milner y Walsh 2009, Picasso et al. 2010). Sin embargo, las contribuciones dedicadas a la variación dentro del mismo grupo taxonómico son escasas (Ashwell y Scofield 2007, Ksepka et al. 2012, Smith y Clarke 2012, Tambussi et al. en prensa). El empleo de microtomógrafos amplió el universo comparable, en tanto fue posible estudiar aves de

pequeño tamaño. Para demostrar las diferencias entre ambos equipos y sus potencialidades, se reconstruyó la cavidad endocraneana de *Guira guira* (longitud del cráneo: 60 mm) a partir de cortes obtenidos en un tomógrafo hospitalario y en el microtomógrafo de la Universidad Nacional de Córdoba (Tambussi et al., datos no publicados). Los modelos tridimensionales virtuales se construyeron con el mismo programa (Materialise Mimics) e idéntico protocolo. El modelo obtenido con el microtomógrafo (unos 238 "slices") permitió la visualización de las partes dorsales del cerebro (eminencias sagitales y aurículas cerebelares, asociadas con la capacidad propioceptiva), el sistema vascular (carótidas y seno occipital), los nervios cefálicos, la hipófisis y el oído interno. Desde este último es posible calcular las capacidades de audición. Excepto las eminencias sagitales, que son parcialmente identificables, estas estructuras no son discernibles en el modelo construido a partir del tomógrafo convencional (unos 89 "slices"). Las imágenes de la figura 3 son elocuentes.

De esta manera, conocer la morfología y el desarrollo relativo de las distintas regiones encefálicas brinda valiosas herramientas para las discusiones acerca de comportamiento y cognición. Los resultados son de profundo interés para el campo de la biología evolutiva, son potencialmente aplicables a los estudios de la transición terópodos-aves y, sin dudas, son útiles para la reconstrucción e interpretación paleobiológicas.

CONCLUSIONES

El uso de tomografías computadas ha ganado en importancia como una herramienta de exploración en el campo de la biología. El estudio de los modelos tridimensionales abre un abanico de posibilidades nunca antes abordadas en este campo. Esta técnica presenta ventajas evidentes porque los materiales por lo general no requieren tratamiento antes de entrar en el equipo, no produce deterioro durante el análisis y los resultados permiten la reconstrucción de modelos tridimensionales de alta calidad, incluyendo el modelado de tejidos duros y blandos, que se pueden utilizar para diferentes propósitos tales como estudios anatómicos y biomecánicos. Esta aplicación no se limita al ámbito de la paleontología, sino que alcanza también al de la

neontología. Una clara ventaja para el trabajo futuro es la posibilidad de almacenar y compartir los datos, poniéndolos a disposición para estudios posteriores de otros investigadores. Los fósiles raros o los holotipos pueden

ser duplicados mediante impresiones en tres dimensiones. Las bases de datos de imágenes tomográficas crece paulatinamente y muchas de ellas son de libre acceso. La morfología ha despertado de su letargo y vuelve a andar.

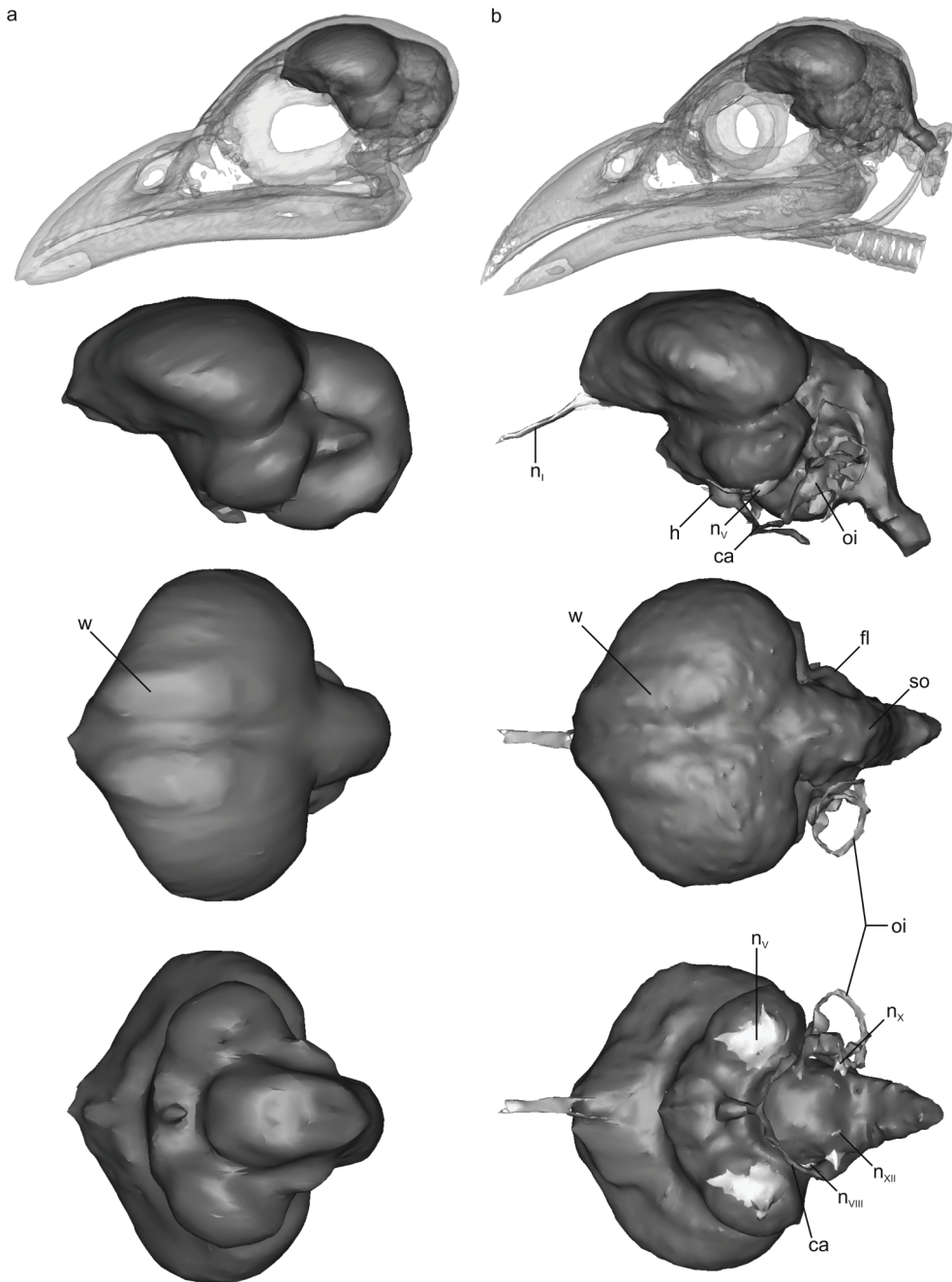


Figura 3. Molde endocraneano virtual de *Guira guira* reconstruido en base a un tomógrafo hospitalario (a) y a un microtomógrafo (b). ca: carótidas, fl: flocculi (aurículas cerebelares), h: hipófisis, nI-XII: nervios craneanos, oi: oído interno, so: seno occipital, w: wulst (eminencias sagitales).

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer especialmente al editor de la revista, Javier Lopez de Casenave, por su atenta invitación a participar en este número. Un reconocimiento especial a las autoridades del Servicio de Diagnóstico por Imágenes del Hospital San Juan de Dios de La Plata. Por la asistencia en la captura tomográfica, a los Dres. Graciela Alcuaz y Juan Cuesta. A los curadores de los siguientes repositorios: Museo de la Plata, Museo Argentino de Ciencias Naturales (Buenos Aires) y Museo Lorenzo Scaglia (Mar del Plata). Estos estudios fueron parcialmente subsidiados por UNLP (N671), Agencia Nacional de Investigaciones (FONCyT) y CONICET (PIP 0437).

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ABEL RL, RETTONDINI LAURINI C Y RICHTER M (2012) A palaeobiologist's guide to 'virtual' micro-CT preparation. *Palaeontologia Electronica* 15:art15.2.6T
- ASHWELL KW Y SCOFIELD RP (2007) Big brains and their palaeoneurology of the New Zealand Moa. *Brain, Behaviour and Evolution* 71:151–166
- BALANOFF AM Y ROWE TB (2007) Osteological description of an embryonic skeleton of the extinct Elephant bird, *Aepyornis* (Palaeognathae, Ratitae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 27 (Suppl. 9):1–53
- BLOCH R (1952) Goethe, idealistic morphology and science. *American Scientist* 40:313–322
- BOCK WJ Y VON WAHLERT G (1965) Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19:269–299
- BOOKSTEIN FL (1991) *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge
- BRIGGS DEG (2005) Seilacher on the science of form and function. Pp. 3–24 en: BRIGGS DEG (ed) *Evolving form and function: fossils and development. Proceedings of a symposium honoring Adolf Seilacher for his contributions to paleontology, in celebration of his 80th birthday*. Yale University Press, New Haven
- DEGRANGE FJ (2012) *Morfología del cráneo y complejo apendicular en aves fororracoideas: implicancias en la dieta y modo de vida*. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata
- DEGRANGE FJ, TAMBUSI CP, MORENO K, WITMER LM Y WROE S (2010) Mechanical analysis of feeding behavior in the extinct "terror bird" *Andalgalornis steulleti* (Gruiformes: Phorusrhacidae). *PLoS One* 5:e11856
- DOMÍNGUEZ ALONSO P, MILNER AC, KETCHAM RA, COOKSON MJ Y ROWE TB (2004) The avian nature of the brain and inner ear of *Archaeopteryx*. *Nature* 430:666–669
- HOFFMANN R, SCHULTZ JA, SCHELLHORN R, RYBACKI E, KEUPP H, GERDEN SR, LEMANIS R Y ZACHOW S (2014) Non-invasive imaging methods applied to neo- and paleo-ontological cephalopod research. *Biogeosciences* 11:2721–2739
- HONEYCUTT CME, PLOTNICK RE Y KENIG F (2014) Breaking free from the matrix: segmentation of fossil images. *Palaeontologia Electronica* 17:art17.3.1T
- IWANIUK AN Y HURD PL (2005) The evolution of cerebro types in birds. *Brain, Behaviour and Evolution* 65:215–230
- KARDONG KV (2012) *Vertebrates. Comparative anatomy, function, evolution*. Sexta edición. McGraw-Hill Education, Nueva York
- KAWABE S, ANDO T Y ENDO H (2014) Enigmatic affinity in the brain morphology between pterosaurs and penguins, with a comprehensive comparison among water birds. *Zoological Journal of the Linnean Society* 170:467–493
- KSEPKA DT, BALANOFF AM, WALSH S, REVAN A Y HO A (2012) Evolution of the brain and sensory organs in Sphenisciformes: new data from the stem penguin *Paraptendytes antarcticus*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 166:202–219
- LAUTENSCHLAGER S, BRIGHT JA Y RAYFIELD EJ (2014) Digital dissection using contrast-enhanced computed tomography scanning to elucidate hard- and soft-tissue anatomy in the Common Buzzard *Buteo buteo*. *Journal of Anatomy* 224:412–431
- MILNER A Y WALSH S (2009) Avian brain evolution: new data from Palaeogene birds (Lower Eocene) from England. *Zoological Journal of the Linnean Society* 155:198–219
- MOAZEN M, CURTIS N, O'HIGGINS P, EVANS SE Y FAGAN MJ (2009) Biomechanical assessment of evolutionary changes in the lepidosaurian skull. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:8273–8277
- MOSTO MC (2014) *Estructura y función del complejo apendicular posterior en rapaces diurnas (Falconidae y Accipitridae)*. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata
- PAULINA-CARABAJAL A, ACOSTA-HOSPITALECHE C Y YURY-YÁÑEZ R (en prensa) Endocranial morphology of *Pygoscelis calderensis* (Aves, Spheniscidae) from the Neogene of Chile and remarks on brain morphology in modern *Pygoscelis*. *Historical Biology*
- PICASSO M, TAMBUSI CP Y DEGRANGE FJ (2010) Virtual reconstructions of the endocranial cavity of *Rhea americana* (Aves, Palaeognathae): postnatal anatomical changes. *Brain, Behaviour and Evolution* 76:176–184
- RAYFIELD EJ (2004) Cranial mechanics and feeding in *Tyrannosaurus rex*. *Proceeding of the Royal Society B* 271:1451–1459
- RAYFIELD EJ (2005) Using finite-element analysis to investigate suture morphology: a case study using large carnivorous dinosaurs. *Anatomical Record A* 283:349–365
- RAYFIELD EJ (2007) Finite element analysis and understanding the biomechanics and evolution of living and fossil organisms. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 35:541–576

- RAYFIELD EJ, NORMAN DB, HORNER CC, HORNER JR Y SMITH PM (2001) Cranial design and function in a large theropod dinosaur. *Nature* 409:1033–1037
- ROHLF FJ (1990) Fitting curves to outlines. Pp. 167–177 en: ROHLF FJ Y BOOKSTEIN FL (eds) *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. The University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor
- ROHLF FJ (1999) Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of Classification* 16:197–223
- ROHLF FJ Y MARCUS LF (1993) A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution* 8:129–132
- SEILACHER A (1970) Arbeitskonzept zur Konstruktion-Morphologie. *Lethaia* 3:393–396
- SMITH A Y CLARKE J (2012) Endocranial anatomy of the Charadriiformes: sensory system variation and the evolution of wing-propelled diving. *PLoS One* 7:e49584
- SUTTON MD, RAHMAN I Y GARWOOD R (2014) *Techniques for virtual palaeontology*. Wiley-Blackwell, Chichester
- TAMBUSSI CP, DEGRANGE FJ Y KSEPKA D (en prensa) Endocranial anatomy of Antarctic Eocene stem penguins: implications for sensory system evolution in Sphenisciformes (Aves). *Journal of Vertebrate Paleontology*
- TAMBUSSI CP, PICASSO M, DEGRANGE FJ, MOSTO MC Y TONNI EP (2013) La anatomía y la osteología: desde Aristóteles a la actualidad. *Revista del Museo de la Plata, Paleontología* 13:1–7
- TORO IBACACHE MV, MANRÍQUEZ SOTO G Y SUAZO GALDAMES I (2010) Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal of Morphology* 28:977–990
- WALSH S Y MILNER A (2011) *Halcyornis toliapicus* (Aves: Lower Eocene, England) indicates advanced neuromorphology in Mesozoic Neornithes. *Journal of Systematic Palaeontology* 9:173–181
- WROE S (2008) Cranial mechanics compared in extinct marsupial and extant African lions using a finite-element approach. *Journal of Zoology* 274:332–339
- WROE S, MORENO K, CLAUSEN P, MCHENRY C Y CURNOE D (2007) High-resolution three-dimensional computer simulation of hominid cranial mechanics. *Anatomical Record* 290:1248–1255
- ZELDITCH ML, SWIDERSKI D, SHEETS HD Y FINK WL (2004) *Geometric morphometrics for biologists. A primer*. Elsevier Academic Press, San Diego
- ZOLLIKOFER CPE Y PONCE DE LEÓN MS (2005) *Virtual reconstruction. A primer in computer-assisted paleontology and biomedicine*. Wiley, Hoboken