

## CAPÍTULO 18

# La Diversidad e Historia Evolutiva de las Perezas, Cachicamos y sus Parientes

**Fiona Straehl, Maïlys Chassagne y Alfredo A. Carlini**

Los mamíferos xenartros se originaron durante el Paleógeno más temprano o Cretácico más tardío, alrededor de hace 65 millones de años. Fueron y son principalmente de distribución sudamericana, aunque a partir fines del Mioceno medio se dispersaron a América Central, las Antillas y América del Norte, en más de una oportunidad y en distintos momentos geológicos. Se los denominó también edentados porque la mayoría de sus representantes tiene la dentición simplificada, aunque sólo los osos hormigueros y sus parientes (por ejemplo el osos meleros o tamandúas) carecen totalmente de dientes. Si bien la gran mayoría de los xenartros fueron primariamente herbívoros, los hubo y hay, insectívoros, como los osos hormigueros y el tatú carreta, u omnívoros como los cachicamos, entre otras formas.

Los xenartros poseen una serie de características morfológicas que son únicas, con un mosaico de caracteres interpretados como primitivos y derivados, poco frecuentes entre los mamíferos. Su nombre, *Xenarthra*, hace alusión a la presencia de articulaciones intervertebrales adicionales y únicas en las últimas vértebras torácicas y lumbares. Este grupo de placentarios cuenta más de 450 especies extintas descritas, e incluye a los tatúes, piches, cachicamos (o mulitas), quirquinchos, perezas y osos hormigueros vivientes.

Los xenartros se dividen en tres grupos principales, los acozados (*Cingulata*), las perezas (*Tardigrada*) y los osos hormigueros (*Vermilingua*).

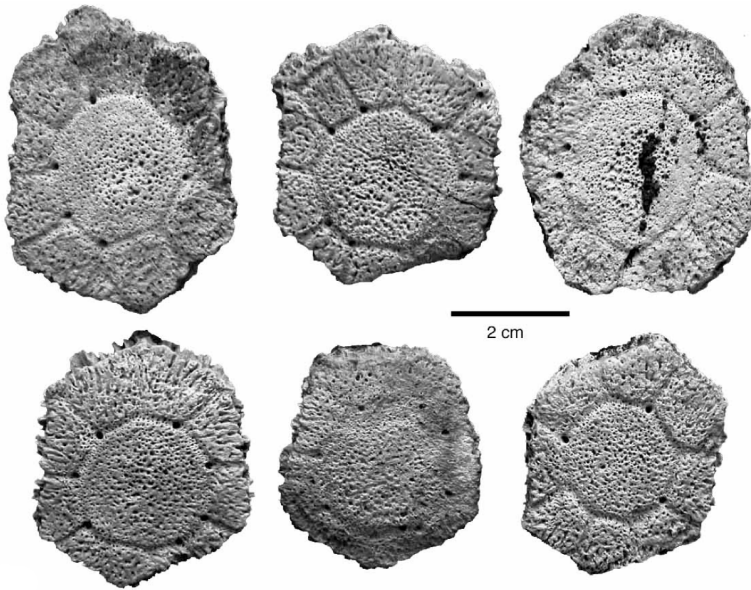
## Cingulata

### *Cachicamos y sus parientes extintos*

Los cingulados poseen una estructura muy particular: el cuerpo está protegido por una armadura ósea o caparazón formada por numerosos osteodermos individuales, frecuentemente ornamentados en su cara externa. El caparazón se desarrolla por la formación de hueso en las capas de la piel, en un proceso llamado osificación dermal. Este caparazón puede estar dividido hasta en tres regiones principales, que cubren la parte dorsal o posterior del cuerpo. Adicionalmente, existe un caparazón pequeño o 'casco' que protege parte de la cabeza, y otro que envuelve la cola. Los cingulados se dividen en cuatro grupos principales distintos: los gliptodontes, los pampaterios, los armadillos y los peltefílidos. En Venezuela gliptodontes, armadillos y pampaterios han sido encontrados como fósiles, y los armadillos son además parte de la fauna actual.

Los Dasypodidae están representados por unos 9 géneros y 21 especies que habitan desde el extremo sur de la Patagonia hasta el Sur de los Estados Unidos. De ellos, seis especies se encuentran en Venezuela: el gran armadillo de rostro largo (*Dasypus kappleri*), el armadillo de nueve bandas (*Dasypus novemcinctus*), el armadillo de los llanos (*Dasypus sabanicola*), el armadillo de cola desnuda del norte (*Cabassous centralis*), el armadillo de cola desnuda del sur (*Cabassous unicinctus*) y el cuspón o cuspa o armadillo gigante (*Priodontes maximus*).

Sin embargo, en el pasado geológico los cingulados de Venezuela fueron mucho más diversos. Los registros fósiles más ricos provienen de la secuencia de Urumaco en el Estado Falcón y del Mene de Inciarte en el Estado Zulia.



*Figura 18.1. Boreostemma pliocena* Carlini et al. 2008, placas correspondientes a la región dorsal o postero-dorsal del carapacho, en vista exterior. Reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

<b>Grupo</b>	<b>Géneros y especies</b>
Gliptodontes	<i>Boreostemma pliocena</i>
	<i>Boreostemma venezolensis</i>
	<i>Glyptodon clavipes</i>
	<i>Glyptodon</i> sp.
	<i>Glyptotherium</i> sp.
Pampaterios	<i>Holmesina</i> sp.
	<i>Pampatherium humboldtii</i>
	<i>Pampatherium</i> sp.
Armadillos	<i>Dasypus sabanicola</i>
	<i>Propraopus sulcatus</i>
	<i>Propraopus</i> sp.

*Tabla 18.1. Cingulados fósiles conocidos para Venezuela, de sedimentos del Mioceno al Pleistoceno.*

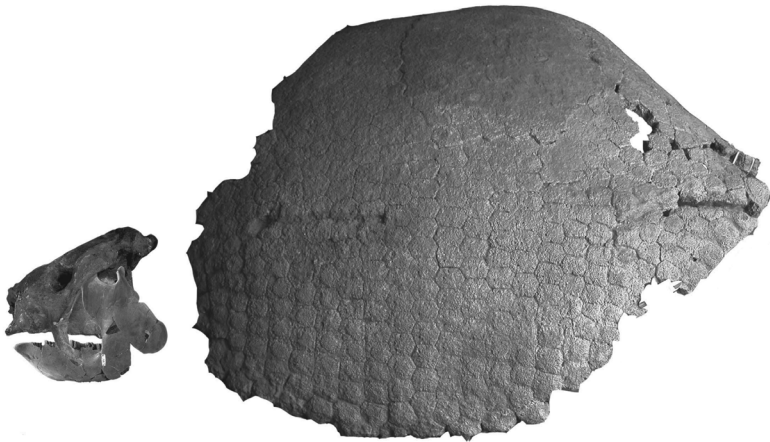
## *Los gliptodontes*

Hay tres características diagnósticas de los gliptodontes que sirven para diferenciarlos de los pampaterios, peltefílidos y armadillos. El caparazón que cubre el dorso del cuerpo forma una estructura ósea única, es decir no está dividido en partes articuladas como los armadillos o los pampaterios. En los gliptodontes el caparazón está construido por osteodermos mucho más firmemente unidos entre sí y es globular, similar superficialmente al de las grandes tortugas. Otra característica que los diferencia está en los dientes, los cuales poseen una forma trilobada única, y las coronas están entre las más altas de los mamíferos, llegando en algunos casos a medir más de 25 cm. Esta forma de los dientes, y el hecho de que en las especies del Pleistoceno la superficie oclusal muestra distintos dibujos, son motivos que le dan el nombre al grupo, ya que gliptodonte significa en griego "diente con dibujos". La tercera característica propia de los gliptodontes, muy diferente al resto de los Cingulata, es que su cráneo es muy corto y alto.

Los fósiles más antiguos que incuestionablemente corresponden a gliptodontes fueron encontrados en la Patagonia argentina y datan del Eoceno tardío (35 Ma atrás). Después de que el Istmo panameño se estableció (un puente entre América del Sur y América del Norte, que es parte de América Central) de forma continua y estable (alrededor de los 3 Ma), los gliptodontes se dispersaron en América Central y de allí hacia América del Norte, donde los géneros norteamericanos se diferenciaron y diversificaron. La diversidad total de gliptodontes incluye aproximadamente 65 géneros reconocidos, con especies que llegaron a más de cuatro metros de largo y dos toneladas de peso. Todos los gliptodontes fueron herbívoros, y luego del límite Pleistoceno-Holoceno (aproximadamente 10.000 años atrás) los gliptodontes se extinguieron como parte de la extinción en masa que causó la desaparición de la ma-

yor parte de los grandes mamíferos, todos los megamamíferos y las tortugas gigantes terrestres en América del Sur.

En el registro fósil de Venezuela, son comunes los restos pleistocénicos de gliptodontes, los cuales han sido tradicionalmente asignados al género *Glyptodon*, típico del sur de América del Sur. Sin embargo, recientemente restos hallados en Taima-Taima, Muaco, Cucuruchú y Quebrada Ocando (todos de la municipalidad de Colina, Estado Falcón), han sido reinterpretados como pertenecientes al género *Glyptotherium*. Estos fósiles representan el primer registro del género norteamericano en América del Sur, y están estrechamente emparentados con *Glyptotherium cylindricum*, que fueron descritos para depósitos del Pleistoceno tardío de México central y sur de los Estados Unidos. La presencia de *Glyptotherium* en el extremo norte de América del Sur apoya la hipótesis que la migración faunística durante el Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA) posterior a la construcción del Istmo panameño, sucedió de forma bidireccional. Esto significa que el



**Figura 18.2.** *Glyptotherium cf. cylindricum*. Cráneo en vista lateral (MCN n/n) y osteodermos articulados de una carapacho parcial en vista lateral izquierda (CIAAP n/n). El largo del carapacho supera el metro de longitud. Modificado de Carlini y Zurita (2010).

género sudamericano *Boreostenma* migró a América Central y del Norte, luego se diferenció el nuevo género *Glyptotherium*, y a su vez este reingresó a América del Sur. Otros fósiles asignados al género *Glyptodon* fueron encontrados en diferentes localidades del Estado Carabobo, Lara y Zulia, y todavía no han sido reanalizados a fin de determinar si corresponden o no al género al mencionado taxón.

Los restos de gliptodontes encontrados en los sedimentos de Venezuela, del Mio-Plioceno (23 a 1.8 Ma), cerca de San Francisco (Estado Zulia) y en Urumaco (Estado Falcón), habían sido asignados originalmente al género *Asterostemma*, el que fue caracterizado por su amplia distribución desde Patagonia hasta Colombia y Venezuela. Recientemente también, fue reconocido en género *Boreostenma* para ejemplares que fueron encontrados en el extremo

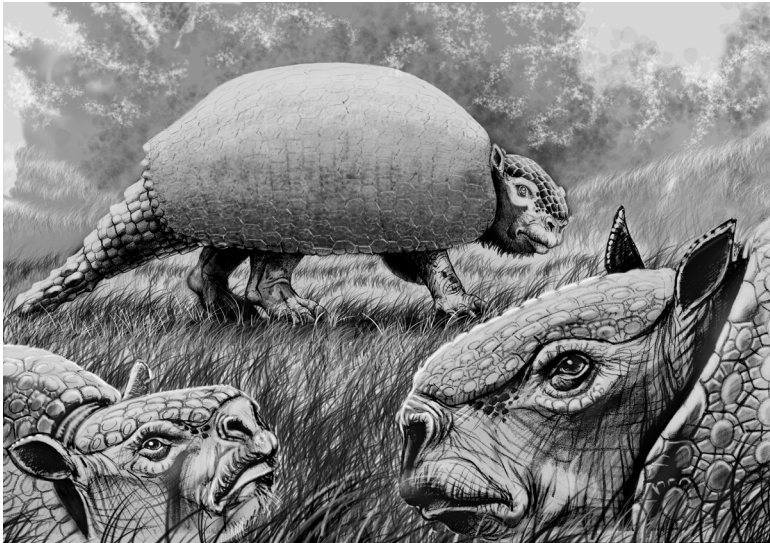


**Figura 18.3.** Reconstrucción de *Glyptotherium cf. cylindricum*. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

norte de América del Sur y el género *Asterostemma* quedó restringido a los restos del Mioceno de la Patagonia argentina.

### *Los pampaterios*

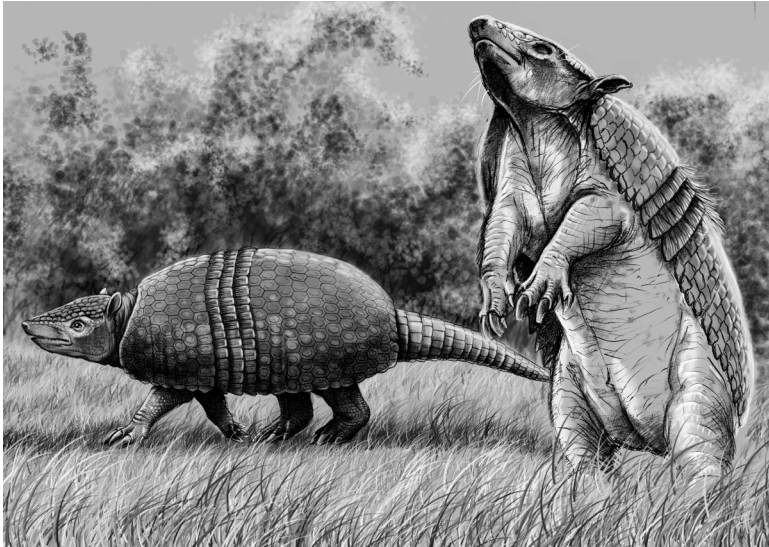
La morfología de los pampaterios, un segundo grupo de cingulados extinguidos, se asemeja de varias maneras a los armadillos, y es por ello que fueron incluidos originalmente dentro de los dasipódidos (armadillos). Actualmente, sin embargo, se asume que los pampaterios representan un linaje diferente. Ellos tienen una variedad de caracteres morfológicos particulares, tales como el tamaño corporal, que fue mayor que los armadillos más grandes conocidos (llegando hasta los 200 kg), la forma de los dientes y la estructura de su caparazón. Los pampaterios solo tienen tres ban-



**Figura 18.4.** Reconstrucción de *Boreostemma pliocena*. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

das transversales móviles en su caparazón, en tanto los armadillos extinguidos y actuales tienen entre tres y diez bandas transversales. Por otro lado, la dentición de los pampaterios es más parecida a la de los gliptodontes que a la de los armadillos, en tanto es fuertemente lobulada. Esta curiosa situación de poseer características de ambos de los grandes grupos de cingulados mantiene activa la discusión acerca de si los pampaterios son más próximos a uno u otro grupo.

El más antiguo e indudable pampaterio conocido proviene de sedimentos del Mioceno medio (16 a 11.6 Ma) de La Venta, en Colombia. Estos restos fueron descritos bajo el nombre del nuevo género *Scirrotherium*, interpretado como un pampaterio herbívoro basal. Los pampaterios fueron registrados hasta el Pleistoceno tardío, pero nunca fueron tan diversos como los otros dos grandes



*Figura 18.5. Reconstrucción de un pampaterido del Plioceno de Venezuela. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).*

grupos de Cingulata y siempre fueron muy conservadores en su plan estructural. Sin embargo, ellos también alcanzaron América Central y se dispersaron luego hacia América del Norte.

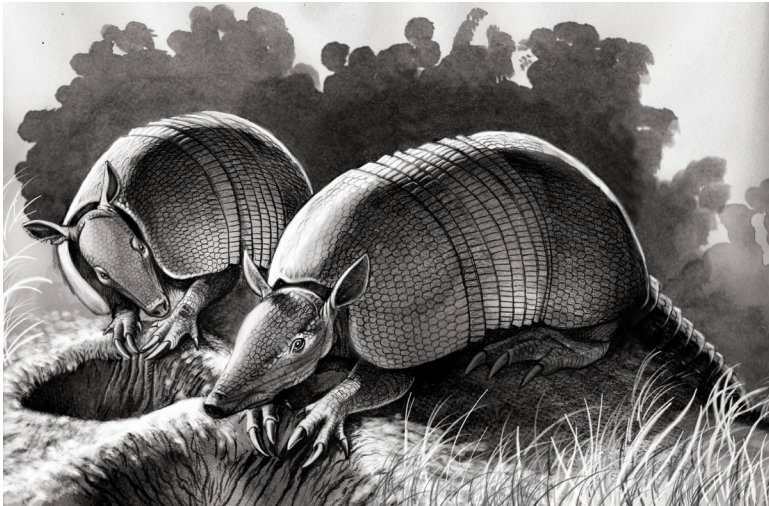
Restos de pampaterios hemos conseguido en la secuencia de Urumaco, en las Formaciones Codore y San Gregorio. Sitios del Cuaternario del NE del Estado de Falcón, en los pozos de breca de Mene de Incierte, en la Sierra de Perijá (Estado Zulia) y Lago Valencia (Estado Carabobo), han provisto algunos especímenes Pleistocenos de *Pampatherium* y *Holmesina*. Estos dos géneros se supone que estuvieron cercanamente relacionados a dos géneros de pampaterios del Mio-Plioceno (23 a 1.8 Ma) de América del Sur. *Pampatherium* parece haber sido más próximo a *Vasallia*, en tanto que *Holmesina* lo fue a *Kraglievichia*. Estas relaciones de parentesco llevan a un escenario paleobiogeográfico muy semejante al propuesto para los gliptodóntidos *Boreostemma*, *Glyptodon* y *Glyptotherium*. Como *Boreostemma*, *Kraglievichia* habría migrado hacia América del Norte luego de que el Istmo de Panamá fuera completado, y allí se diferenció el género *Holmesina*. Hacia finales de Pleistoceno, este género ingresó a América del Sur y se diversificó en varias especies. Por otro lado, *Pampatherium* se supuso que había estado estrictamente distribuido en América del Sur; sin embargo, recientes descubrimientos en el Pleistoceno de México, que pueden asignarse a este género, indicarían que los pampaterios habrían tenido dos procesos de emigración hacia América del Norte. La segunda emigración es la que corresponde a *Pampatherium*, aunque no tuvo gran distribución en América del Norte.

### *Los armadillos*

Los armadillos (o dasipódidos) son los únicos Cingulata vivientes, y tienen el registro temporal más largo. Los fósiles más antiguos asignados a esta familia de xenartros han sido encontrados en depósitos del Paleoceno medio-tradío (58 Ma) de Brasil. Después de

la conexión terrestre entre las américas, los dasipódidos se dispersaron desde América del Sur hacia América Central y América del Norte, donde aún persisten. Los armadillos vivientes cubren un amplio rango de tamaños, desde el gigante *Priodontes maximus* (que mide cerca de 90 cm de largo y llega a pesar 50 kg) hasta el pequeño *Chlamyphorus truncatus* (que no excede los 14 cm y los 250 g de peso).

Los dasipódidos actuales y extintos muestran una gran variedad de hábitos alimentarios; a pesar de que ellos son primariamente oportunistas y omnívoros, pueden llegar a mostrar ciertas especializaciones hacia la insectivoría, o a una dieta mayormente basada en vegetales. El hecho de que sean omnívoros generalistas significa que pueden comer tanto productos vegetales como animales, o inclusive pueden adaptar sus hábitos al ofrecimiento del medio ambiente, llegando ocasionalmente a ser necrófagos. La



**Figura 18.6.** Reconstrucción de *cf. Propraopus* del Plioceno de Venezuela. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

gran diversidad dietaria está asociada directamente con la gran diversidad que los dasipódidos alcanzaron, que es la mayor entre los xenartos.

De Venezuela solamente hay unos pocos restos de dasipódidos extintos conocidos y fueron encontrados en los sedimentos de la Formación San Gregorio, Urumaco (Estado Falcón) de antigüedad Pliocena (5.3 a 2.6 Ma), en sedimentos de Lago Valencia (Estado Carabobo) y en pozos de brea del Mene de Inciarte en la Sierra de Perijá (Estado Zulia), ambos del Pleistoceno tardío. El género *Propraopus*, que se conoce de la Formación San Gregorio y de Lago Valencia podría estar relacionado con el género *Dasypus*, cuyos restos han sido encontrados en los pozos de brea y que es uno de los géneros actuales de dasipódidos que más especies posee.

## **Tardigrada**

### *La historia evolutiva de las perezas en Venezuela*

Las perezas son parientes de los cachicamos (Cingulata) e incluyen cinco familias: los bradipódidos (perezas de tres dedos), los megaloníquidos (perezas de dos dedos), y las familias extinguidas Megatheriidae, Mylodontidae y Nothrotheridae. Según la evidencia disponible, las perezas se originaron en el continente sudamericano y sus primeros registros son del Eoceno tardío de Patagonia y Antártida. Desde el Oligoceno hasta el Pleistoceno su registro se extiende desde el extremo austral de América del Sur hasta Alaska, pasando por América Central y las Antillas. Las perezas constituyen uno de los más característicos y grandes grupos de la fauna Cenozoica del continente americano, especialmente diversos en América del Sur, con más de cincuenta géneros nominales.

El registro paleontológico de Venezuela muestra una gran diversidad de perezas. Ellos han sido descubiertos en Cerro La Cruz y Urumaco para el Mio-Plioceno y en muchas localidades

del Pleistoceno en los estados de Falcón, Lara, Aragua, Guárico, Sucre y en el Distrito Federal. Urumaco es el sitio más importante de Venezuela para el entendimiento de la historia de las perezas. La diversidad de perezas halladas en la secuencia de Urumaco es extraordinariamente rica y una de las más altas en América del Sur. Hasta ahora 15 especies han sido reconocidas, 8 atribuidas a Megatherioidea (incluyendo 6 no descriptas) y 7 a Mylodontidae (incluyendo al menos una no publicada); varios nuevos especímenes han sido colectados recientemente y están actualmente en estudio, lo que promete una diversidad aún mayor. Los descubrimientos en Urumaco, y en general en Venezuela, proveen información relevante para la comprensión de la paleobiogeografía de las perezas, especialmente en lo relacionado a los intercambios faunísticos entre el norte de América del Sur y el sur de América del Norte.



*Figura 18.7. Reconstrucción de la perezza Bolivartherium urumaquensis del Mioceno superior de Venezuela. Dibujo Jorge González.*

## Los megaterios y el Gran Intercambio Biótico Americano

Estudios de megaterinos revelan una rica historia paleobiogeográfica de las perezas fósiles. Los investigadores han sido capaces de mostrar que la historia de esta subfamilia comienza en Patagonia,

<b>Megatherioidea</b>	<b>Mylodontoidea</b>
<i>Eremotherium laurillardii</i> *	<i>Mirandabradys socorrensis</i>
<i>Plesiomegatherium</i> sp.	<i>Mirandabradys urumaquensis</i>
<i>Proeremotherium eljebe</i>	<i>Mirandabradys zabasi</i>
<i>Urumaquia robusta</i>	<i>Bolivartherium codorensis</i>
<i>Pronothrotherium</i> sp.	<i>Bolivartherium urumaquensis</i>
	<i>Glossotherium tropicorum</i> *
	<i>Urumacotherium garciai</i>

**Tabla 18.2.** Tardigrada de Venezuela del Mioceno medio al Pleistoceno. \* = especies del Pleistoceno.

con dos primitivos megaterinos, *Megathericulus* y *Eomegatherium*, los que luego divergen en Venezuela en el género *Urumaquia*. Este último género está relacionado al clado *Pyramiodontherium* - *Megatheriops*, y a la historia de los megaterinos que finalmente resulta en el grupo *Proeremotherium* - *Eremotherium*. La especie venezolana *Proeremotherium eljebe* es interpretada como un taxón basal de *Eremotherium*, el megaterino más ampliamente distribuido en el Pleistoceno de América del Norte, América Central y las tierras bajas del norte y este de América del Sur. Dado el ejemplo de la historia geográfica de algunos Cingulata, se ha interpretado que primeramente *Proeremotherium* migró hacia América del Norte, luego de que el Istmo panameño estuvo definitivamente establecido a fines del Plioceno (aproximadamente 2,7 Ma atrás), en América del Norte se habría diferenciado el género *Eremotherium*, que



*Figura 18.8. Reconstrucción de la pereza Proremotherium eljebe del Plioceno de Venezuela. Dibujo Jorge González.*



*Figura 18.9. Reconstrucción de Urumacotherium garciai del Mioceno tardío de Venezuela. Tomado de Carlini y colaboradores (2012). Dibujo Jorge González.*

posteriormente ingresó a América del Sur en el Pleistoceno tardío. Por lo tanto, los procesos migratorios que involucran a estos dos megaterinos podrían ser otro caso de diferenciaciones en América del Norte luego del Plioceno tardío que lleva a nuevos grupos a re-colonizar América del Sur como supuestamente ocurrió con los pampaterios y los gliptodontes.

Ciertos fósiles actualmente en estudio del Mio-Plioceno de la secuencia de Urumaco presentan similitudes con algunas especies del Cuaternario de las Antillas. Estas observaciones llevan a preguntar acerca de cuáles fueron las condiciones del medio ambiente en ese momento. Es por lo tanto evidente que más investigaciones de la relación Venezuela - Antillas son necesarias para comprender las conexiones terrestres y el medio ambiente que permitieron tales dispersiones en ese tiempo.

### *Perezas vivientes*

Las perezas vivientes tienen un rango geográfico restringido a los bosques de América Central y Sudamérica tropical y están representados por dos géneros, *Bradypus* y *Choloepus*, que pertenecen respectivamente a la familia Bradypodidae y Megalonychidae. Estos dos géneros están diversificados en un total de seis especies encontradas entre América Central y América del Sur. En Venezuela hay dos especies de Bradypodidae: *Bradypus tridactylus* y *Bradypus variegatus*, y dos especies actuales de Megalonychidae, *Choloepus didactylus* y *Choloepus hoffmani*.

Todas las especies vivientes de perezas son estrictamente arbóreas (a diferencia de la inmensa mayoría de las perezas fósiles que fueron primariamente terrestres) y se mueven de forma sorprendentemente lenta, colgando de sus dedos, cabeza abajo y son excelentes nadadores. Su cuerpo está cubierto con un largo pelaje marrón grisáceo y sus manos y pies terminan en garras gruesas, largas y curvadas (las que usan para colgarse). Tienen una den-

tición muy sencilla de no más de diez dientes, que es otro de los característicos rasgos de estos extraños mamíferos.

Siendo herbívoros, las perezas actuales se alimentan primariamente de hojas; ellos tienen un sistema digestivo altamente especializado, formado por estómagos complejos de muchos compartimientos, donde se alojan bacterias que son capaces de digerir la celulosa. El proceso digestivo completo, desde la ingestión, puede llegar a tomar hasta un mes. Su metabolismo es muy bajo con una tasa que alcanza solo el 40% de aquella esperada para su masa corporal (de 4 a 8 kg), en comparación con lo que sucede en otros mamíferos placentarios. Ellos probablemente sean uno de los mamíferos más marcadamente heterotérmicos, con temperaturas corporales que varían desde los 25° a los 34° C, que les permite conservar energía mientras están inactivos o cuando la temperatura del medio ambiente es baja.

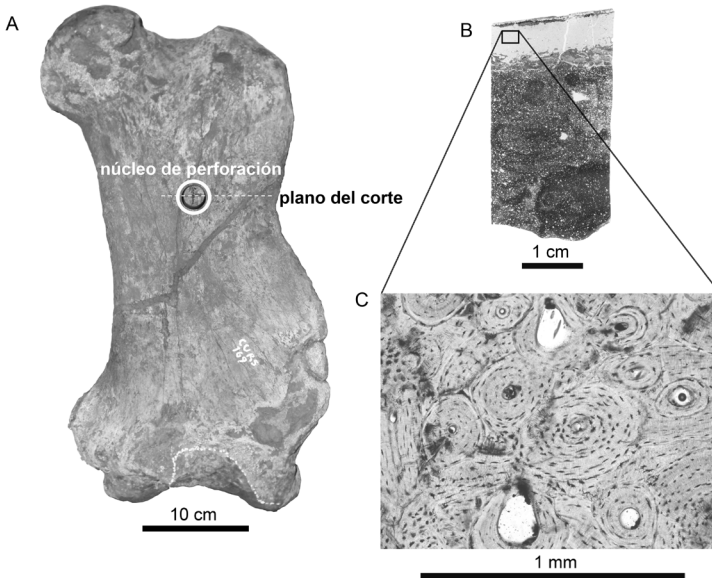
### *Paleobiología de perezas fósiles*

Dados los tamaños corporales generalmente grandes, o muy grandes, de las perezas extinguidos (especialmente los del Mioceno medio al Pleistoceno) y por comparación con la fisiología de sus representantes actuales, tradicionalmente se interpretó que las perezas extinguidos tuvieron una locomoción terrestre lenta y cuadrúpeda. Sin embargo, investigaciones recientes propusieron una diversidad de tipos de vida incluyendo especies arbóreas, fosoriales y aún acuáticas en su forma de vida. En este último ejemplo, Christian de Muizon y sus colegas, del Museo de Historia Natural de París, han descrito al género *Thalassocnus* del Mio-Plioceno de Perú y Chile (7 a 2 Ma), cuya anatomía demostraría hábitos acuáticos.

Actualmente, se está investigando en estos animales extintos secciones finas de huesos, las cuales al examinarse bajo el microscopio revelan detalles sobre la construcción de los huesos y sus

cambios durante la vida del animal. El estudio de los tejidos fósiles se denomina 'paleohistología' y puede aplicarse también a otros grupo de organismos extintos.

La diversidad de formas fósiles encontradas en la secuencia de Urumaco son, sin excepciones, de gran tamaño. Esa diversidad es única y solo comparable con unas pocas faunas en otros lugares de América del Sur; sin embargo, cualquiera de esos conjuntos tiene un amplio rango de tamaños representados. La explicación del porqué estos fósiles encontrados en la secuencia de Urumaco muestran un restringido rango de tamaños puede tener una expli-



**Figura 18.10.** Investigación de los tejidos óseos en un fémur izquierdo de la pereza fósil *Urumaquia robusta* (AMU-CURS 169). Una muestra circular fue extraída (A) usando un taladro especial con mecha de diamante. Esa muestra fue luego cortada por la mitad en el plano vertical. Una de las porciones fue pegada a una lámina de vidrio y reducida con delicado lijado a una fina sección (B). La sección resultante fue luego examinada en el microscopio, revelando estructuras (C). Estas incluyen un tipo de tejido óseo llamado Haversiano, el cual implica un remodelaje con nuevas células del tejido original.

cación tafonómica. Estas circunstancias podrían ser causadas por un proceso selectivo de preservación; en tanto los restos encontrados en Urumaco se sabe que han sido transportados por agua y depositados en sedimentos con altos contenidos de evaporitas; así, sólo los más grandes y robustos huesos podrían haber sido capaces de resistir los procesos de transporte, en tanto los pequeños no y por lo tanto no se hallan representados en el registro fósil. De esta forma, es posible imaginar que la diversidad de los tardígrados fue aún mayor que la conocida, en tanto toda la fracción pequeña de la diversidad se habría perdido.