

CAPÍTULO 17

Los Ungulados Autóctonos de América del Sur

Inés Horovitz

Uno de los componentes más diversos de la fauna de América del Sur fue el de los ungulados nativos o autóctonos también llamados “meridiungulados”. En la actualidad existen ungulados en América del Sur pero todos ellos son inmigrantes relativamente recientes, como por ejemplo las llamas, los guanacos, las vacas, los ciervos, los caballos, y los tapires. Los ungulados que llamamos “nativos sudamericanos” llegaron posiblemente hace alrededor de 65 millones de años y evolucionaron y se diversificaron dando origen a muchas especies durante la Era Cenozoica. Algunos alcanzaron un gran tamaño corporal, alrededor del tamaño de rinocerontes, y en el otro extremo hubo algunos del tamaño de ratones. Todos los meridiungulados están extintos.

Los ungulados se caracterizan por poseer pezuñas y por ser ungulígrados o por apoyarse en las puntas de los dedos y sus pezuñas. En ambos sentidos se han especializado a partir de formas plantígradas, que se apoyaban en la planta de los pies, o de formas digitígradas, que se apoyaban en una mayor superficie de los dedos. Las pezuñas evolucionaron a partir de garras en los ancestros de los ungulados. Debido a que los ungulados se apoyan en las puntas de sus dedos y los mismos evolucionaron ensanchándose, las garras se ensancharon también, formando las pezuñas. Al mismo tiempo, muchos ungulados fueron perdiendo dedos en sus extremidades, y los dedos que retuvieron se agrandaron quedando en algunos casos solo un dedo en cada extremidad como en los caballos, o dos, como en los camellos y los guanacos.

Charles Darwin fue uno de los primeros descubridores de la fauna nativa de América del Sur en los años 1830, durante su viaje a bordo del barco británico llamado el "Beagle". De hecho, los fósiles que recolectó Darwin estuvieron entre los primeros publicados para el continente americano. Darwin compró el cráneo de un mamífero muy grande a un campesino en Uruguay en 1833 y lo envió a Londres, donde cuatro años después Richard Owen lo llamó *Toxodon platensis*. En el mismo viaje, el Beagle se ancló en el Puerto San Julián en la Patagonia; Darwin caminó unos pasos y descubrió un esqueleto que años más tarde fue objeto de la nueva especie *Macrauchenia patachonica*. Éstos fueron los dos primeros representantes descubiertos de dos grandes grupos llamados Notoungulata y Litopterna respectivamente.

Los primeros ungulados llegaron probablemente de América del Norte y no se sabe si pertenecían a una o más especies. Posteriormente a este evento migratorio, América del Sur se habría aislado de América del Norte al desaparecer el istmo de Panamá. Los ungulados establecidos en América del Sur evolucionaron aislados de sus parientes de otras masas continentales y se originaron así especies únicas de América del Sur. Estas especies se diversificaron rápidamente y alcanzaron su pico más alto de diversidad en el Eoceno, hace unos 50 millones de años. En esa época estuvieron representados por cinco órdenes y más de 40 géneros. Luego sufrieron una reducción en su diversidad taxonómica pero aparentemente no en número de individuos. Estos cambios han sido atribuidos en parte a un enfriamiento climático que ocurrió durante la transición del Eoceno al Oligoceno. Otro factor importante que contribuyó al cambio climático en América del Sur fue la elevación de la Cordillera de los Andes. Durante el Neógeno temprano, durante la Edad Mamífero Santacrucense (Mioceno Temprano) hace unos 22 millones de años, el número de órdenes de ungulados endémicos se redujo de cinco a tres: Astrapotheria, Litopterna y Notoungulata, y el número de géneros identificados

se redujo casi en un 50%. Los linajes que sobrevivieron se especializaron y divergieron unos de otros adquiriendo características muy distintas.

El registro fósil de mamíferos de América del Sur es bastante desperejo en cobertura, tanto geográfica como temporal. Gran parte de los fósiles provienen de la Patagonia, zona ubicada en la región austral del continente. Los fósiles de esta zona han sido hallados en sedimentos del Oligoceno y Mioceno temprano (aproximadamente 35 – 20 millones de años). También se han encontrado fósiles en el centro y norte de Argentina pero de una edad distinta: Mioceno tardío al Pleistoceno. Los otros depósitos de gran importancia están en la región septentrional del subcontinente, en La Venta del Mioceno de Colombia, en localidades del desierto de la Tatacoa, a unos 300 Km al sur de Bogotá. La fauna fósil de Colombia tiene poco en común con la fauna austral del subcontinente. La historia evolutiva de los mamíferos de América del Sur, tal como la conocemos, está inevitablemente sesgada por la distribución despereja de los sitios fosilíferos que han sido descubiertos o mejor explorados hasta ahora.

En Venezuela se han encontrado restos fósiles de tres grandes grupos de meridiungulados: Astrapotheria, Litopterna y Notoungulata. Aunque los restos son fragmentarios y escasos, son suficientes para documentar la evolución de estos diversos mamíferos extinguidos de características morfológicas singulares.

Astrapotheria

Los astrapoterios fueron animales de gran tamaño con especializaciones peculiares que les deben haber dado un aspecto estrambótico y que son difíciles de interpretar desde el punto de vista de sus funciones. Los restos más antiguos de este grupo de América del Sur datan del Paleoceno y desaparecen después del Mioceno Medio. En las especies especializadas la mandíbula sobresalía

hacia adelante, los colmillos eran grandes y afilados, no tenían incisivos superiores, y la cabeza tenía un aspecto abovedado debido a los senos frontales que estaban agrandados. Es posible que algunas especies tuvieran una trompa ya que las aperturas nasales tenían una posición más bien posterior. Se ha sugerido que algunos astrapoterios podrían haber sido semiacuáticos, como los hipopótamos vivientes.

Se conocen posiblemente tres especies de astrapoterios de Venezuela; dos de ellas provienen del noroeste de Venezuela de la Formación Castillo, localidad de Cerro La Cruz, del Mioceno temprano. Una de ellas es *Xenastrapotherium christi*, perteneciente a un género de amplia distribución en América del Sur. Otra especie está representada por restos esqueléticos no creanceanos, también llamados restos "postcranceanos", y no ha sido identificada al nivel de especie pero se sabe que pertenece a otra subfamilia llamada Astrapotheriinae. La tercera especie proviene de la Formación Urumaco, del Mioceno tardío; sus restos son postcranceanos y se la considera tentativamente como un astrapoterio.

En general la forma de los huesos de un mamífero refleja cómo se movía el animal, cuáles eran sus actividades principales y qué habilidades poseía. Por ejemplo, un animal que corre velozmente en general tiene huesos delgados y alargados en sus miembros, con inserciones musculares poco prominentes, ubicadas cerca de los extremos de los huesos, lo cual facilita los movimientos rápidos. En contraste, una especie subterránea que se dedica a cavar madrigueras la mayor parte del día, tendrá huesos que reflejen fuerza en los miembros que usa para cavar, robustos y con crestas e inserciones musculares prominentes.

Los huesos también nos dan pistas acerca del estilo de vida de sus poseedores en otras formas: se ha descubierto que la estructura interna del hueso varía entre especies terrestres y acuáticas. Las especies terrestres, por lo general, tienen una cavidad medular en el centro y una zona cortical densa que la rodea. En las especies

acuáticas, en cambio, la cavidad medular está reducida o ha desaparecido por completo y el hueso es o más denso o más liviano que en las especies terrestres emparentadas. Un estudio del tejido óseo de los restos de la tercera especie mencionada anteriormente que podrían haber pertenecido a un astrapoterio, sirve para caracterizar el estilo de vida de esa especie y muy probablemente de otros astrapoterios: ellos pasaban tiempo en agua al menos de manera facultativa, y en caso de haber estado sumergidos muy seguramente eran nadadores menos diestros que los chigüires entre la fauna actual de mamíferos (en este caso un roedor) de Venezuela.

Litopterna

Los litopternos fueron un grupo que tuvo una diversificación relativamente moderada en comparación con otros grupos. Los fósiles más antiguos de América del Sur que se conocen para este orden datan del Paleoceno tardío. Hubo tres familias: Adianthidae, Protherotheriidae y Macrauchenidae. Los adiantidos consistieron de especies pequeñas y delicadas y vivieron sólo en el Cenozoico medio.

El grupo de litopternos que se conoce mejor es de los Protherotheriidae y como en la mayoría de los meridiungulados, se conoce sobre todo por esqueletos encontrados en Argentina. Esta familia incluía especies de aspecto generalizado y extremidades equinas aunque su dentadura era muy distinta de las de los caballos ya que la misma no estaba tan especializada en los proterotéridos como en los caballos. No había un espacio sin dientes muy grande entre los dientes anteriores y los dientes molariformes como vemos en los equinos, pero sí eran peculiares para mamíferos herbívoros en que poseían incisivos superiores muy afilados que tal vez usarían para defenderse.

Los macrauchenídeos alcanzaron gran tamaño y algunas de las especies llegaron a tener el tamaño de los camellos modernos.

Incluyen los únicos meridiungulados que poseyeron un cuello largo. Sus huesos nasales se fueron reduciendo durante la evolución del grupo y hay indicios muy convincentes de que poseyeron una trompa corta. Tanto los proterotéridos como los macrauquénidos se adaptaron bien al ecosistema de las pampas.

Se ha encontrado por lo menos una especie de Protherotheeriidae, subfamilia Megadolodinae, llamada *Bounodus enigmaticus* que habría vivido en el Mioceno tardío de Urumaco. Varios restos adicionales de la misma localidad han sido asignados en forma preliminar a la familia mencionada y a Macraucheniiidae.

Bounodus enigmaticus fue dado a conocer en 2006 y se lo conoce sólo a partir de una maxila fragmentaria con dientes. Es una especie autóctona de Venezuela, pero se parece en la forma de los dientes a otra especie colombiana del Mioceno medio de la localidad de La Venta, llamada *Megadolodus molariformis*. A juzgar por la estructura de sus dientes, su dieta era probablemente omnívora



Figure 17.1. Reconstrucción de *Bounodus enigmaticus* por Jorge González. Esta reconstrucción es muy especulativa pues sólo se conoce un fragmento del cráneo de esta especie. No obstante, otros parientes cercanos de ella se conocen mejor y proveen una idea de las probables proporciones y forma de este litopterno del Mioceno tardío de la Formación Urumaco en el Estado Falcón. Reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra et al. 2010).

o frugívora. *Bounodus* en particular tenía dientes bunodontes, es decir con cúspides bajas y redondeadas y la capa de esmalte que los cubría era gruesa, características que son típicas de mamíferos vivientes de dieta omnívora. Dado que los depósitos sedimentarios de Urumaco indican un ambiente costero para esta zona en la época en que vivieron estos animales, es posible que *Bounodus* se valiera de sus dientes bunodontes para abrir frutas con cáscara resistente o los caparazones de crustáceos y/o moluscos. No se han encontrado restos postcraneanos de *Bounodus* pero su pariente cercano *Megadolodus molariformis*, tenía los dedos II y IV muy reducidos y había perdido los dedos I y V. Tanto en los miembros anteriores como en los posteriores, el dedo III era el principal y tenía un casco o pezuña fuerte. Es razonable conjeturar que *Bounodus* también se debía parecer en este aspecto a *Megadolodus*.

Bounodus y *Megadolodus* se debían parecer en sus hábitos ecológicos a los suoideos modernos, o sea al grupo que incluye cerdos y pecaríes. En el Mioceno no había suoideos en América del Sur y los miembros de ambos grupos (los suoideos y ambas especies de proterotéridos) habrían evolucionado en paralelo para ocupar nichos ecológicos parecidos en regiones diferentes del mundo.

Notoungulata

Notoungulata fue el grupo más diverso de meridiungulados, representado por 13 familias. Ocho de ellas ya habían aparecido entre el Paleoceno y el Eoceno temprano. Existe una amplia variabilidad dentro de cada especie, tanto que al principio se creyó que cientos de dientes pertenecían a 16 especies de tres órdenes distintos de mamíferos, pero eran en realidad todos de la misma especie. Las 13 familias están agrupadas en cuatro subórdenes, de los cuales Notioprogonia incluye las especies consideradas más primitivas. Otro suborden, Toxodontia, era el más diverso e incluye las especies más grandes, del tamaño de hipopótamos y

rinocerontes vivientes. Los Typotheria y Hegetotheria incluyeron algunas especies parecidas a conejos y otras a roedores grandes.

De los cuatro grandes grupos de notoungulados, en Venezuela se han identificado tentativamente candidatos para Typotheria, Toxodontia y Hegetotheria. El tipoterio es *Protypotherium* de la familia Interatheriidae del Mioceno tardío de Urumaco, aunque los restos son fragmentarios e incompletos y la identificación es tentativa. Este género fue erigido a partir de restos hallados en Argentina.

Toxodontia habría estado representado por los toxodóntidos *Mixotoxodon*, *Gyrinodon*, *Ocneritherium* y *Alitoxodon*, también de Urumaco. *Mixotoxodon laeensis* se conoce a partir de una mandíbula con dentición inferior y varios otros restos asociados encontrados cerca de San Miguel, al sudoeste de Barquisimeto, Lara, y datan del Cuaternario. El espécimen se encuentra en las colecciones del American Museum of Natural History de Nueva York, EE.UU. Se cree que varios restos adicionales pertenecen a la misma especie, incluyendo algunos de Honduras, El Salvador y Colombia. Su tamaño era cercano al de un rinoceronte. Los dientes eran de crecimiento continuo, a diferencia de los nuestros que salen ya formados. Esto significa que en *Mixotoxodon* y en muchos otros mamíferos, tanto fósiles como vivientes incluyendo la mayoría de los toxodontes, los dientes seguían creciendo a medida que se desgastaban.

Gyrinodon quassus fue el primer toxodonte descubierto en la zona norte de América del Sur y fue descrito en 1928. Se lo conoce a partir de una mandíbula con dentición y se cree que otros restos pertenecen al mismo individuo, incluyendo dientes superiores, parte del techo del cráneo y varios elementos del postcráneo. Estos restos provienen de la Formación La Puerta del oeste de Buchivacoa, Falcón y están depositados en el Museo de Historia Natural de Londres. Además de los restos de Venezuela, se cree que varios fósiles de la Provincia de Acre, Brasil, pertenecen al mismo géne-

ro. Éste era un toxodóntido de tamaño mediano. Su mandíbula era muy alta para acomodar a los molares que, como en el caso de *Mixotoxodon*, eran de crecimiento continuo. Una característica peculiar del cráneo de *Gyrinodon* es la presencia de una depresión en la zona frontal del cráneo de función desconocida.

Ocnerotherium y *Alitoxodon* son géneros que se conocían solamente de Argentina, hasta que ciertos restos encontrados en Urumaco fueron tentativamente asignados a estos dos géneros en 2004. Existen restos de otro toxodóntido que no habría pertenecido a ninguno de los géneros mencionados, así que posiblemente haya existido en Urumaco al menos una especie más de toxodóntidos.



Figure 17.2. Reconstrucción de un toxodonte por Jorge González. Los toxodontes son parte de una radiación extinta de mamíferos de América del Sur que se conoce de varias localidades de fósiles de Venezuela, entre ellas Urumaco. Reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra et al. 2010).

Finalmente, el hegetotérico *Hemihegetotherium* sería el único representante de su familia con una distribución en una zona tropical septentrional, si su identificación preliminar se confirmara.