

El tipo *scratch-digger* en dos armadillos (*Dasypodidae*, *Xenarthra*): ontogenia esquelética de las manos y variaciones de dígitos

F. C. Galliari

División Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque s/n, (1900) La Plata. Argentina. fgalliari@hotmail.com. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires, Argentina.

RESUMEN. Los estudios comparativos y ontogenéticos referidos al esqueleto de las manos de los armadillos (*Dasypodidae*, *Xenarthra*), son escasos. En este trabajo se caracterizan los autopodios anteriores adultos en dos especies de armadillos actuales, *Dasypus hybridus* (*Dasypodinae*) y *Chaetophractus villosus* (*Euphractinae*). Se contrasta además su morfología con estadios previos al comienzo de la osificación esquelética. Se estudiaron 38 especímenes adultos, correspondientes a *Chaetophractus villosus* (n=34) y *Dasypus hybridus* (n=4). Se utilizaron además los autopodios anteriores de 2 fetos pertenecientes a las mismas especies que se seccionaron histológicamente con el fin de reconstruir la estructura cartilaginosa de la mano en desarrollo. Se realizó una descripción exhaustiva de la región carpal, metacarpal y falangeal del esqueleto adulto de ambas especies que luego se contrastó con el esqueleto preosteogénico de los fetos. En *C. villosus* hay una clara pentadactilia y el dedo III es el más robusto. En el carpo, los elementos tienden a una condición de diplartría, a relacionarse en mayor medida entre ellos y con el metacarpo. Así, esta especie es la que más se ajusta al tipo *scratch-digger*. Por su parte, en *D. hybridus* hay una tendencia a la reducción del dedo V, angostando la mano, y una relación de tamaño similar entre el dedo II y el III. A esta condición la acompañan modificaciones en el carpo que incluyen la reducción de los contactos entre carpales y entre ellos y los metacarpales. La región carpal fetal de *C. villosus* es muy similar a la del adulto y en ella ya están presentes los rasgos más sobresalientes. En el caso de *D. hybridus*, se pueden apreciar algunas diferencias con el esqueleto adulto. En este trabajo se han encontrado relictos del quinto dedo en *D. hybridus*. Así, se debería descartar, como un carácter diagnóstico de *D. (H.) kappleri*, la presencia de un quinto dedo, y a la vez realizar una revisión exhaustiva y extensiva al resto de las especies de *Dasypus*.

Palabras Clave: *Esqueleto apendicular, Autopodio preosteogénico, Chaetophractus, Dasypus.*

ABSTRACT. The scratch-digger type in two armadillos (Dasypodidae, Xenarthra): ontogeny of the hand skeleton and digit variability. Ontogenetic and comparative studies on the hand skeleton of armadillos (Dasypodidae, Xenarthra) are scarce. In this paper adult autopodial skeleton of two species of extant armadillos, *Dasypus hybridus* (Dasypodinae) and *Chaetophractus villosus* (Euphractinae), are characterized. In addition, fetal morphology of the cartilaginous hands is compared to that of the bony adult hands. Adult specimens included 38 skeletons of *C. villosus* (n=34), and *D. hybridus* (n=4). Fetal cartilaginous hands were studied from serial histological sectioning of two specimens, belonging to *D. hybridus* and *C. villosus*. A comprehensive description of the adult hand skeleton, and a qualitative comparison with the fetal hand of both species is provided. The hand of *C. villosus* is clearly pentadactylous, being the third finger the larger one. In the carpus, elements are largely interlocked between them, and with the metacarpals. Therefore, this species fits well into the scratch-digger category. In contrast, *D. hybridus* shows a reduced five digit, narrowing the entire hand, and there is a similar size of digits II and III. This condition is tie to a series of modifications in the carpus, including a less contact among carpals and metacarpals. Fetal carpus of *C. villosus* is similar to adult skeleton, while in *D. hybridus* some differences are recorded. Considering that a relict of the fifth finger is present in *D. hybridus*, the presence of this finger as a diagnostic character of *D. (Hyperoambon) kappleri* should be discarded. In addition, a comprehensive revision of this character should be extensive to the rest of the species of *Dasypus*.

Key words: *Appendicular skeleton, preosteogenic autopodium, Chaetophractus, Dasypus.*

Introducción

Los armadillos (Dasypodidae, Xenarthra) son un grupo de mamíferos autóctonos del continente sudamericano que abarcan un rango de hábitos asociado principalmente a actividades cavícolas, desde fosoriales subterráneos (e.g. *Chlamyphorus*) hasta caminadores que sólo cavan en busca de alimento (e.g. *Tolypeutes*). Sin embargo, los estudios comparativos referidos al esqueleto apendicular, en particular los autopodios, son escasos. Si bien Yalden (1966) en su tesis de doctorado realiza un breve análisis comparativo a nivel morfológico-funcional de los carpos en relación con los hábitos de vida de diferentes especies de xenartros (7 especies), sólo una es un dasipódido, *Priodontes maximus*. Schulthess (1919) analiza los autopodios de varias especies de armadillos, abarcando todos los géneros actuales, aunque no todas las especies, y algunos fósiles, sin embargo sus descripciones no se enmarcan en un contexto funcional, filogenético u ontogenético. Trabajos más recientes se focalizan en la interpretación funcional de un hueso particular, generalmente de los segmentos proximales y medios de los miembros (e.g. Vizcaíno *et al.*, 1999; Vizcaíno & Milne, 2002; Milne *et al.*, 2009, 2011), excluyendo los autopodios por completo. En todos los casos los especímenes utilizados correspondieron a estadios adultos o subadultos, ignorando las etapas más tempranas del desarrollo. Considerando que el análisis de la ontogenia provee información necesaria para proponer homologías (Shubin, 1994), el estudio de etapas del desarrollo previas a la adultez es importante. Además, la interpretación correcta de caracteres potencialmente diagnósticos también necesita de la información que proviene de su ontogenia. Así, por ejemplo, la presencia de un quinto dedo manual únicamente en *Dasypus (Hyperoambon) kappleri* (Wetzel & Mondolfi, 1979), un carácter diagnóstico del subgénero, ha sido recientemente puesta en duda a partir del estudio de ejemplares juveniles de otras especies del género (Costa & Vizcaíno, 2010). Cuando nos referimos en particular a etapas prenatales, previas a la osificación del esqueleto, el panorama se torna cada vez más pobre, ya que más allá de las

contribuciones que se realizaron referidas a *Dasyopus*, como las de Fernández (1915), y Newman & Patterson (1906) a principios del siglo XX, no existen trabajos comparativos sobre esta temática. Las etapas analizadas por Fernández (1915) en *Dasyopus hybridus* son previas a la conformación del esqueleto cartilaginoso del autopodio, y solo menciona la aparición progresiva de los cartílagos correspondientes al húmero, radio y ulna.

En este trabajo se caracterizan los autopodios anteriores adultos en dos especies de armadillos actuales, *Dasyopus hybridus* (Dasypodinae) y *Chaetophractus villosus* (Euphractinae). Se contrasta además su morfología con estadios previos al comienzo de la osificación esquelética, en una aproximación no realizada previamente.

Materiales y métodos

Esqueletos adultos

Se estudiaron los elementos esqueléticos de la mano de 38 especímenes adultos, correspondientes a *Chaetophractus villosus* (n=34) y *Dasyopus hybridus* (n=4) (Tabla I). Para la descripción de los elementos óseos del carpo se adoptó una terminología en base a las propuestas de Flower (1885) y Scott (1903-1905).

Tabla 1: Ejemplares adultos utilizados en el estudio de los autopodios de Dasypodidae.

Taxón	Identificación
Euphractinae	AAC-108; AAC-47; AAC-10; AAC-48; AAC-127; AAC-128; AAC-29;
Euphractini	AAC-31; AAC-10; AAC-49; AAC-140; AAC-107; AAC-104; AAC-121;
<i>Chaetophractus villosus</i>	AAC-123; AAC-115; AAC-56; AAC-172; AAC-173; MLP-1988; MLP-1983; MLP-1989; MLP-1992; MLP-831; MLP-785; MLP-819; MLP-911; MLP-1922; MLP-30.XII.02.69; MLP-766; MLP-918; MLP-29.IV.99.4; MLP-795; MLP-860
Dasypodinae	
<i>Dasyopus hybridus</i>	AAC-129; AAC-125; MLP-1.I.03.65; MLP-1.I.03.69

Técnicas histológicas y reconstrucción 3D

Se utilizaron los autopodios anteriores de 2 fetos, pertenecientes a *C. villosus* y *D. hybridus* (Tabla II). En ambos casos los fetos fueron fijados en formol al 5%. Luego se seccionaron los miembros y se incluyeron en parafina. Se realizaron cortes seriados de aproximadamente 6-8 micrómetros de espesor, utilizando un micrótomo con mecanismo de rotación Leica. Los cortes fueron teñidos mediante la técnica Azan-Domagk (Domagk, 1933; Prochel *et al.*, 2004; Prochel, 2006). De esta manera se identificaron claramente los elementos cartilaginosos. Una vez preparada la serie de cortes, se tomaron fotografías digitales bajo lupa de cada uno de ellos y se generaron archivos de imagen que se ingresaron ordenadamente en el programa AMIRA® (Versión 5.4.0, 2011). Se seleccionaron los elementos cartilaginosos y se contornearon en cada imagen, para luego generar imágenes 3D (Sánchez-Villagra *et al.*, 2002; Werneburg, 2011). Debido a la demanda de poder de rendimiento que exige la generación de imágenes 3D sólo se obtuvieron reconstrucciones de las regiones carpal y metacarpal, mientras que las características de importancia referidas a la región falangeal fueron obtenidas directamente de la serie histológica. Además, el miembro contralateral de

cada espécimen seccionado fue aclarado enzimáticamente y teñido con azul alcian y rojo alizarina, para colorear cartílago y hueso, respectivamente (Dingerkus & Uhler, 1977; Wilson *et al.*, 2010).

Tabla 2: Fetos de Dasypodidae utilizados en la reconstrucción 3D.

<i>Taxón</i>	<i>Identificación</i>	<i>Miembros seccionados</i>
<i>Chaetophractus villosus</i>	PIMUZlab#2009.1013	Anterior izquierdo
<i>Dasypus hybridus</i>	PIMUZlab#2008.134	Anterior derecho

Resultados

Los autopodios anteriores adultos

Chaetophractus villosus Desmarest, 1804

Los elementos del carpo comprenden una serie proximal, que articula con el radio y la ulna, y una distal que lo hace con los metacarpales. La primera representada, de medial a lateral, por el escafoides, el lunar, el piramidal y el pisiforme, este último palmar a los demás, articulando tanto con el piramidal como con la ulna. La serie distal con tres elementos que resultan de los cuatro propios de los mamíferos, desde medial a lateral: el trapecio y trapezoide, fusionados (trapecio-trapezoide de aquí en adelante), el magno y el unciforme. Distales a ellos se desarrollan los cinco metacarpales, seguidos por las falanges de los dígitos cuya fórmula es la usual para mamíferos (2-3-3-3-3), aunque pueden observarse fusiones entre elementos. Los dedos terminan en garras, acuminadas y curvadas (Figura 1a).

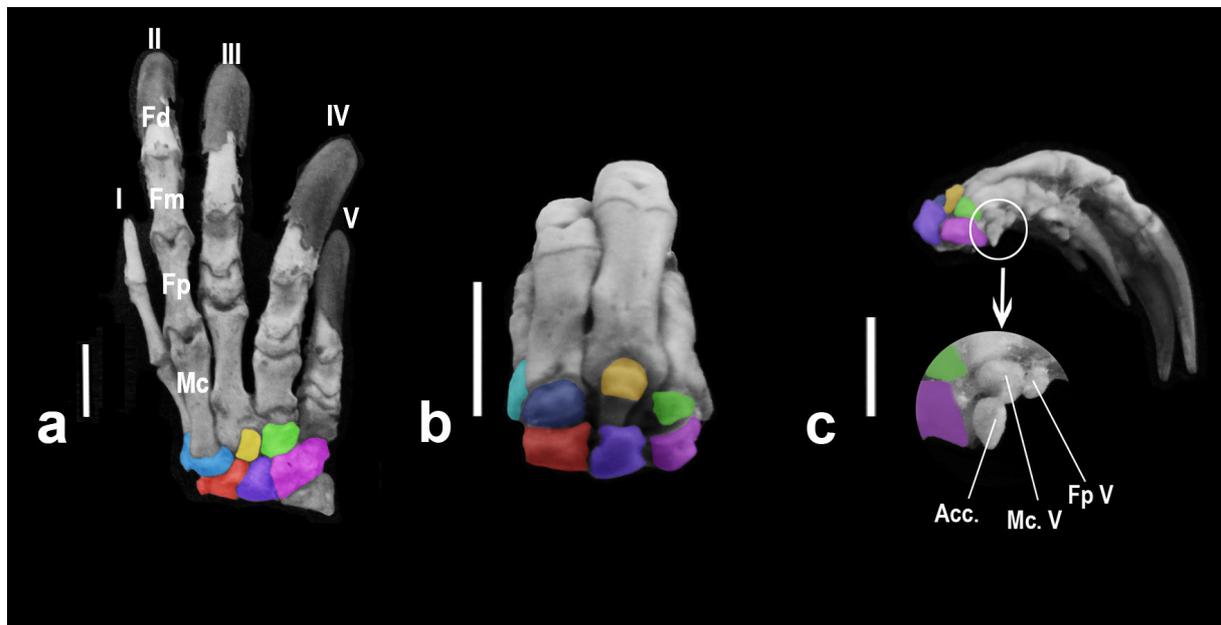


Figura 1. Región del carpo y metacarpo en Dasypodidae. **a)** Vista dorsal de la mano derecha de *Chaetophractus villosus*. **b)** Vista dorsal de la mano derecha de *Dasypus hybridus*. **c)** Vista lateral (externa) de la mano de *D. hybridus*. Escala=10mm. **Referencias: Colores:** Amarillo = Magno; Azul claro = Trapecio-trapezoide; Azul oscuro = Trapezoide; Celeste = Trapecio; Fucsia = Piramidal; Rojo = escafoides; Verde = Unciforme; Violeta = Lunar. **Abreviaturas:** Acc = Hueso accesorio; Fd = Falange distal o ungueal; Fm = Falange media; Fp = Falange proximal; Mc = Metacarpal. Los números romanos indican el rayo digital correspondiente.

Carpales. En la serie proximal, el escafoides, el lunar y el piramidal forman un arco cóncavo hacia distal en vista dorsal. Las facetas proximales de los tres elementos forman una superficie convexa donde articulan el radio y la ulna. Distalmente, el **escafoides** articula con el trapecio-

trapezoide por una gran faceta cóncava, mientras que se relaciona con el magno por una proyección látero-distal muy desarrollada, terminada en una faceta plana. En su cara palmar se desarrolla una pequeña faceta articular oval sobre la cual desliza el hueso palmar. El **lunar** también articula distalmente con el magno, y con el unciforme, por dos facetas cóncavas angostas, con el eje mayor en sentido dorso-palmar. En la cara palmar se desarrolla una gran superficie de contorno subtriangular donde articula el hueso palmar. La cara proximal lleva la faceta convexa que articula con el radio y está separada ventralmente de la faceta del hueso palmar por un surco rugoso. El **piramidal** presenta una gran faceta cóncava sobre la que articula el unciforme, y lateral a ella, una cabeza roma que contacta con el metacarpal V. En vista palmar presenta una faceta que articula con el pisiforme. Ventral a la serie proximal se encuentra el **pisiforme**, que articula con el piramidal y la ulna, y presenta una proyección bien desarrollada con una faceta interna lisa donde articula el hueso palmar, y en su cara externa una superficie rugosa, de inserción tendinosa.

La serie distal de carpales (trapezio-trapezoide, magno y unciforme) forma una superficie proximal convexa que acompaña en parte el arco formado por la serie proximal, ya que la continuidad se ve interrumpida por la proyección del escafoide que contacta con el magno. Además, se encuentra desplazada hacia medial respecto de la serie proximal, de manera tal que el metacarpal V articula con el unciforme por una pequeña faceta, mientras que la mayor parte articula con el piramidal. Del lado medial, la porción del trapezio-trapezoide que correspondería al trapezio (se ve individualizado el elemento en el ejemplar AAC-29), se orienta subverticalmente y se adelanta de forma tal que articula lateralmente con el metacarpal II. Proximalmente el **trapezio-trapezoide** articula con el escafoide a través de una faceta convexa, mientras que distalmente articula ampliamente con los metacarpales I y II, y por una faceta bien definida con el metacarpal III. El **magno** es romboidal en vista dorsal, y articula distalmente con el metacarpal III por una faceta cóncava en sentido dorso-palmar. El **unciforme** articula, por una faceta cóncava, principalmente con el metacarpal IV, y en menor medida con los metacarpales III y V.

Metacarpales. Presentan dos extremos con áreas articulares, uno proximal y otro distal. El extremo proximal contacta con elementos del carpo y con otros metacarpales, en general presenta superficies más complejas. El extremo distal articula con la falange proximal del dedo correspondiente, presentando una faceta troclear bien marcada, especialmente en los dedos centrales más desarrollados. En vista palmar, los extremos distales de los metacarpales I, II y III, presentan facetas redondeadas pares donde articulan con los sesamoideos.

El **metacarpal I** es muy grácil, el extremo proximal, que contacta con el trapezio-trapezoide, es suavemente convexo y alargado en sentido dorso-palmar; el extremo distal también es convexo y articula distalmente con la falange proximal y palmarmente con dos sesamoideos pares.

El **metacarpal II** es más largo y robusto que el anterior. Contacta proximalmente con el trapezio-trapezoide y lateralmente con el tercer metacarpal. Hacia distal se ensancha, y termina en una tróclea muy marcada, donde articula la falange proximal.

El **metacarpal III** es el más largo y robusto, y presenta la porción proximal más compleja. La faceta proximal es convexa verticalmente y de contorno subtriangular en vista proximal; en vista dorsal tiene forma de “V”, con el ápice hacia distal, de manera tal que en la concavidad articula el magno y en los dos extremos de la “V” contactan el trapezio-trapezoide y el unciforme, medial y lateralmente respectivamente. En la superficie lateral de la porción proximal articula el metacarpal IV, a través de una concavidad muy marcada que en vista dorsal forma un ángulo recto.

El **metacarpal IV** es corto y robusto; la porción proximal articula con el unciforme por una superficie alargada dorso-palmarmente y levemente convexa y con el metacarpal III por medio de una cuña que forma un ángulo prácticamente recto en vista dorsal. Lateralmente articula con el metacarpal V.

El **metacarpal V** es corto y deprimido, con el lado medial más largo que el lateral. En su extremo proximal presenta una faceta alargada en sentido látero-medial que articula con el piramidal. Medial a esta superficie hay una pequeña faceta redondeada orientada próximo-dorsalmente que articula con el unciforme. En la superficie medial se encuentra la faceta que articula con el metacarpal IV. La faceta que articula con la falange proximal es troclear en su porción dorsal y asimétrica medialmente.

Falanges. Las facetas proximales de las falanges proximales y medias son en general marcadamente cóncavas en sentido dorso-palmar, excepto la del dedo I, que es casi plana. El extremo distal de cada una lleva una tróclea bien desarrollada. En el caso de las falanges ungueales las facetas proximales son marcadamente cóncavas, presentando en el borde dorsal una proyección anterior que se desplaza sobre la depresión troclear de la falange anterior. Algunas falanges intermedias y proximales, como las de los dedos II y III, también presentan una proyección equivalente, que impide la hiperextensión.

El **dedo I** tiene dos falanges gráciles y pequeñas. El **dedo II** presenta las falanges proximal y media de mayor longitud y similares entre si; la falange ungueal es robusta, curvada y comprimida medio-lateralmente, formando una garra. El **dedo III** es más corto que el II, debido al acortamiento de las falanges proximal y media, y las falanges van aumentando de longitud hacia distal; la falange que forma la garra es similar en forma, aunque algo mayor que la del dedo II. El **dedo IV** tiene la falange proximal muy corta, mientras que la falange media es similar a la del dedo III; la fusión entre ambas falanges puede o no estar presente. La falange ungueal está bien desarrollada. El **dedo V** es bastante más corto que el IV y las falanges proximal y media se encuentran frecuentemente fusionadas.

Hueso palmar. Es un elemento muy grande, que ocupa prácticamente toda la región palmar del carpo (Figura 2a). Su forma es subpiramidal, con la base elongada medio-lateralmente, perpendicular al eje de la mano y el vértice hacia distal. La base es excavada para la inserción del tendón flexor común, inserción que se extiende sobre la superficie dorsal. La superficie dorsal presenta una faceta articular continua con forma de medialuna, con sus dos extremos hacia proximal. El brazo más lateral es fuertemente convexo y alargado próximo-distalmente, de forma tal que hay dos caras, una orientada hacia lateral, que articula con el pisiforme, y otra que se orienta hacia medial, que articula con el lunar. El brazo medial es esencialmente plano y articula con el escafoides. Distalmente, el hueso palmar presenta tres protuberancias donde se insertan los tendones que se dirigen a los tres dedos del medio. La superficie ventral es rugosa y esencialmente plana.

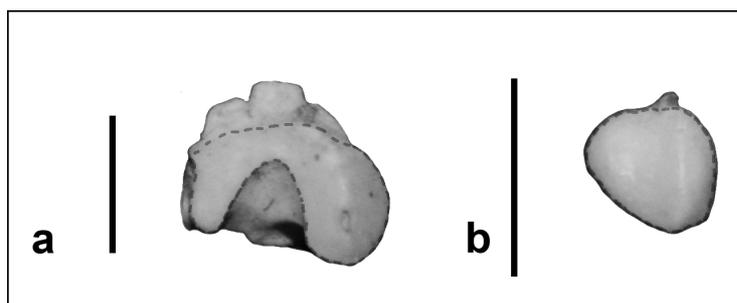


Figura 2. Vista dorsal de los huesos palmares derechos de Dasypodidae. **a)** *C. villosus* (AAC-47). **b)** *D. hybridus* (AAC-125). Las imágenes fueron rotadas especularmente con fines comparativos. Las líneas grises punteadas encierran las facetas sobre las que articula el carpo. Se orientan con la porción distal hacia arriba.

Sesamoideos y accesorios. Palmarmente, en los dedos I, II y III se desarrollan entre los metacarpales y falanges proximales pequeños sesamoideos nodulares y pares de los tendones flexores profundos (Figura 3). En un espécimen se observó un pequeño sesamoideo en el dedo IV, también en una posición equivalente (ejemplar AAC-49). En todos los dedos se observaron sesamoideos entre las falanges ungueales y las inmediatamente anteriores, aunque impares y de contorno cuadrangular. Entre las falanges proximales y las medias se observa un sesamoideo, en algunos casos dos, en el dedo II.

Externamente a la zona de contacto entre el piramidal y el metacarpal V se desarrolla un pequeño **hueso accesorio** nodular.

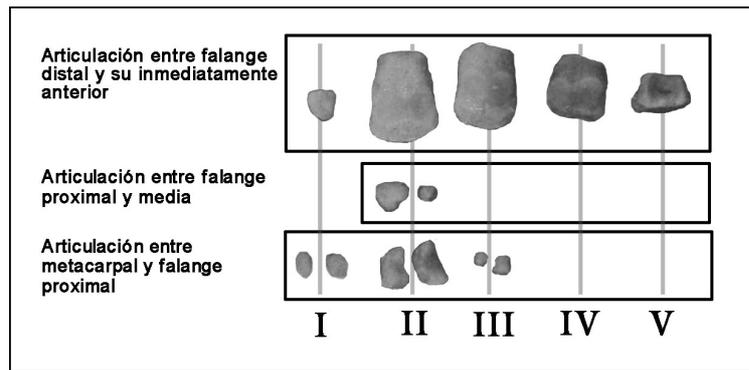


Figura 3. Sesamoideos palmares de *C. villosus* (AAC-128), en vista dorsal. Los números romanos indican a qué dedo pertenece la columna de sesamoideos que se encuentra sobre cada uno.

Dasypus hybridus Desmarest, 1804

La región carpal comprende una serie proximal, que articula proximalmente con el radio y la ulna, y una distal que lleva los metacarpales. La primera está representada, de medial a lateral, por el escafoides, el lunar, el piramidal y el pisiforme. Este último se ubica ventral al resto, articulando con el piramidal y la ulna. La serie distal posee cuatro elementos, desde medial a lateral: el trapecio, trapezoide, magno y unciforme. Distales a ellos se desarrollan completamente cuatro metacarpales (de los dedos I al IV), seguidos por las falanges de los dígitos cuya fórmula es 2-3-3-3. El quinto dedo está reducido a dos elementos nodulares. Los dedos completos terminan en garras, curvadas y comprimidas lateralmente (Figura 1b)

Carpales. Los tres carpales proximales (escafoides, lunar y piramidal) forman un arco mucho menos pronunciado que en *Chaetophractus*, siendo su superficie más plana. Distalmente, el **escafoides** articula con el trapecio a través de una faceta cóncava subcuadrada, y con el trapezoide por medio de una pequeña faceta que se continúa lateralmente a la anterior. Posee además una pequeña proyección delgada que se dirige hacia el magno, pero que no llega a contactarlo. En su superficie ventral se desarrolla una pequeña faceta articular elipsoidal sobre la que desliza el hueso palmar. El **lunar** articula distalmente con el magno y el unciforme, por dos superficies angostas cóncavas, con el eje mayor en sentido dorso-palmar. Palmarmente se desarrolla una gran superficie de contorno subtriangular donde articula el hueso palmar, esta faceta se continúa proximalmente con la faceta para el radio. El **piramidal** presenta proximalmente una gran superficie cóncava sobre la que articula la ulna. Externamente a ella, una faceta contacta con un **hueso accesorio** y el vestigio del metacarpo V. En vista distal hay una faceta cóncava en sentido medio-lateral sobre la cual desliza el unciforme. Palmarmente la faceta para el pisiforme es angosta y alargada en sentido medio-lateral. Ventral a los tres carpales proximales se encuentra el **pisiforme**, relativamente pequeño y con una proyección pobremente desarrollada, que articula con el piramidal y la ulna.

En la serie distal de carpales (trapecio, trapezoide, magno y unciforme) el **trapecio**, se orienta vertical y se adelanta de forma tal que articula lateralmente con el metacarpo II. Proximalmente articula con el escafoides, mientras que distalmente articula ampliamente con el metacarpo I, y contacta en el extremo distal ventral con un pequeño prepollex. El **trapezoide** articula distalmente con el metacarpo II, mientras que lateralmente lo hace con el magno. El **magno** articula proximalmente con el lunar por una faceta alargada en sentido dorso-ventral y cuyo relieve es de contorno sigmoideo; distalmente el magno sólo articula con el metacarpo III. El **unciforme** articula con el metacarpo IV principalmente, y contacta con el metacarpo III.

Metacarpales. El **metacarpo I** es el más corto y angosto, y sus dos extremos de articulación son de contorno suave; el extremo proximal, que contacta con el trapecio, es suavemente cóncavo y alargado en sentido dorso-palmar. El **metacarpo II** es largo; contacta proximalmente con el trapezoide, medialmente con el trapecio y lateralmente con el metacarpo III; hacia distal se ensancha y termina en una tróclea muy marcada, donde articula la falange proximal. El **metacarpo III** es el

más largo y presenta la porción proximal más compleja. La faceta proximal es convexa y de contorno subtriangular, con el ápice hacia palmar; en vista dorsal tiene forma de “V”, con el ápice hacia distal, de manera tal que en la concavidad articula el magno y, a diferencia de lo que sucede en *Chaetophractus*, en los dos extremos de la “V” contactan el metacarpal II y el unciforme, medial y lateralmente respectivamente. Lateralmente, en el extremo proximal, hay una protuberancia que articula en una concavidad del metacarpal IV. El **metacarpal IV** es corto y robusto; la porción proximal articula con el unciforme, por una superficie alargada dorso-palmarmente y levemente convexa, con el metacarpal III por una concavidad, y con el metacarpal V lateralmente. El **metacarpal V** está reducido a una estructura nodular que se apoya en el metacarpal IV y contacta ventralmente con el hueso accesorio. Distal a éste se observa un elemento muy reducido, nodular, que correspondería a la falange proximal del dedo V (Figura 1c).

Falanges. Los dedos uno a cuatro tienen las falanges usuales (2-3-3-3), mientras que el quinto dedo está representado por un pequeño hueso nodular que correspondería sólo a la falange proximal. No se observan fusiones entre elementos.

Hueso palmar. Este elemento es deprimido, subtriangular y de bordes redondeados (Figura 2b). Articula con el escafoides, el lunar y el pisiforme; principalmente con estos dos últimos. La superficie articular presenta dos relieves que corren en sentido próximo-distal, y una depresión central. Sobre la depresión corre la articulación del lunar, mientras que las laderas externas de las elevaciones se relacionan con el lunar y el pisiforme. La inserción del tendón flexor común sólo se observa en la cara proximal.

Sesamoideos y accesorios. Hay sesamoideos palmares pares asociados a la articulación metacarpo-falangeal de los dedos II y III, mientras que los cuatro dedos desarrollados tienen un sesamoideo impar asociado a la articulación de la falange ungueal con su inmediatamente anterior. Sus morfologías son similares a los de *Chaetophractus*. Además, hay un pequeño prepollex contactando el trapecio, y un hueso accesorio entre el metacarpal V reducido y el piramidal.

Conformación de los autopodios anteriores en el período preosteogénico

Para la reconstrucción tridimensional de la región carpal-metacarpal de los autopodios preosteogénicos se utilizaron especímenes prenatales con el fin de visualizar la forma, tamaño relativo y relación de los elementos antes del comienzo de la osteogénesis. Así, los cambios ligados a los procesos de osificación podrán ser reconocidos con mayor facilidad y diferenciados de aquellos que hubieran ocurrido en una etapa previa (e.g. la fusión de dos elementos puede ocurrir mediante la fusión temprana de sus cartílagos o a partir de sus partes óseas). Casi todos los elementos registrados eran cartilagosos, excepto las diáfisis de los metapodios centrales de *D. hybridus*, donde se visualizaron condrocitos hipertrofiados y el comienzo de la formación del manguito perióstico. Igualmente, en ambos especímenes las falanges distales ya se encontraban osificadas.

Autopodio preosteogénico de *Chaetophractus villosus*

La región carpal fetal de *Chaetophractus villosus* (Figura 4) es muy similar a la del adulto y en ella ya están presentes los rasgos más sobresalientes. El trapecio-trapezoide del adulto, ya es aquí un elemento cartilagosos único. El escafoides se encuentra intercalado por delante del lunar, contactando con el magno, y la región trapezoidal del trapecio-trapezoide articula también con el metacarpal III. El tamaño relativo de los metacarpales es similar al del adulto, siendo el tercero el más robusto. El metacarpal V se relaciona principalmente con el piramidal mediante una cabeza definida (Figura 4b). No se registró el cartílago correspondiente al hueso accesorio. Las falanges también tienen tamaños proporcionalmente similares al adulto, sin embargo, se encuentran como elementos separados y no hay fusiones entre ellas (Figura 5).

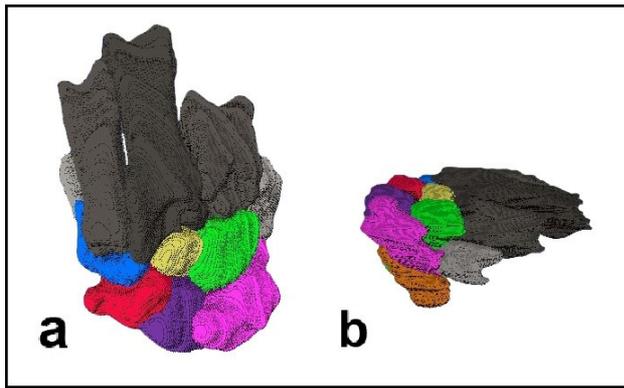


Figura 4. Reconstrucción 3D del carpo y metacarpo fetales de la mano derecha de *C. villosus*. El autopodio se esquematizó especularmente con propósitos comparativos. En vista dorsal, a la izquierda y en vista lateral a la derecha. Referencias: **Colores:** Amarillo = Magno; Anaranjado = Pisiforme; Azul claro = Trapecio-trapezoide; Grises = metacarpales; Rojo = Escafoides; Rosado = Piramidal; Verde = Unciforme; Violeta = Lunar.

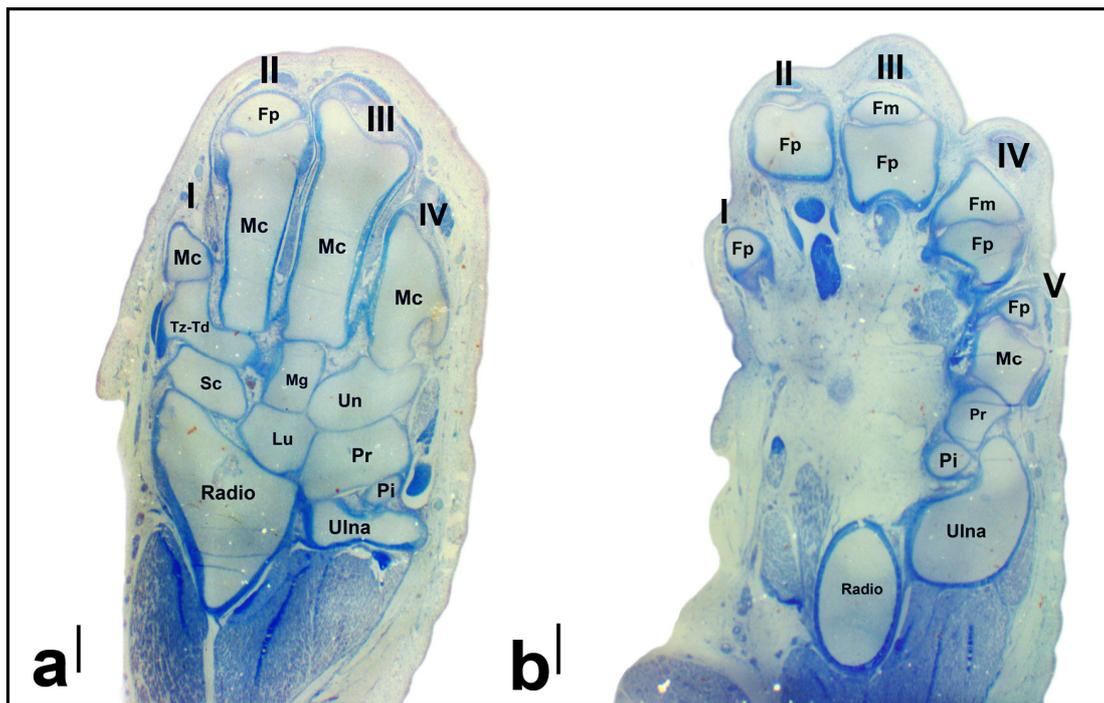


Figura 5. Cortes histológicos a diferentes alturas de la mano fetal de *C. villosus*. a) Detalle del elemento cartilaginoso que conforma el trapecio-trapezoide (Tz-Td). b) Detalle de los contactos entre falanges proximales (Fp) y medias (Fm), en todos los casos separadas. Tinción Azán-Domagk. Lu = Lunar; Mc = Metacarpales; Mg = Magno; Pi = Pisiforme; Pr = Piramidal; Sc = Escafoides; Un = Unciforme. Escala = 600 μ m.

Autopodio preosteogénico de *Dasyus hybridus*

En la región del carpo se observan los elementos proximales del carpo, escafoides, lunar, piramidal y pisiforme y, los distales, trapecio, trapezoide, magno y unciforme (Figura 6).

La región del metacarpo está integrada por los metacarpales I, II, III y IV, bien desarrollados, y el metacarpo V que presenta cierta reducción (Figura 6b). Sin embargo, el tamaño de este último respecto al resto de los elementos, es proporcionalmente mayor que en el adulto. Como puede verse en la Figura 6a, todos los elementos del carpo presentan forma y proporciones generales similares a las encontradas en el adulto; sin embargo, aunque la fila proximal se encuentra encolumnada respecto de la distal y el piramidal articula principalmente con el unciforme, a diferencia de lo observado en el adulto, hay una pequeña zona que contacta con el metacarpo V (Figura 6b). El escafoides, si bien no llega a contactar con el magno, posee una prolongación notable que se dirige hacia distolateral. A su vez, el trapezoide contacta con el tercer metacarpo. En vista lateral (Figura 6b) puede observarse la presencia de un elemento cartilaginoso extra, que corresponde al hueso accesorio descrito en el adulto. El cartilago del accesorio se encuentra contactando lateralmente con el piramidal, y este a su vez contacta con el metacarpo V, a diferencia de lo que se aprecia en el adulto, donde el mismo está

interpuesto entre el piramidal y el metacarpo V. Finalmente, en la serie histológica no se observó ningún elemento cartilaginoso por delante del metacarpo V. Sin embargo en el miembro contralateral, tratado por aclaramiento enzimático y doble tinción, muestra un pequeño cartílago distal al metacarpo V, correspondiente a la falange proximal del quinto dedo (Figura 7).

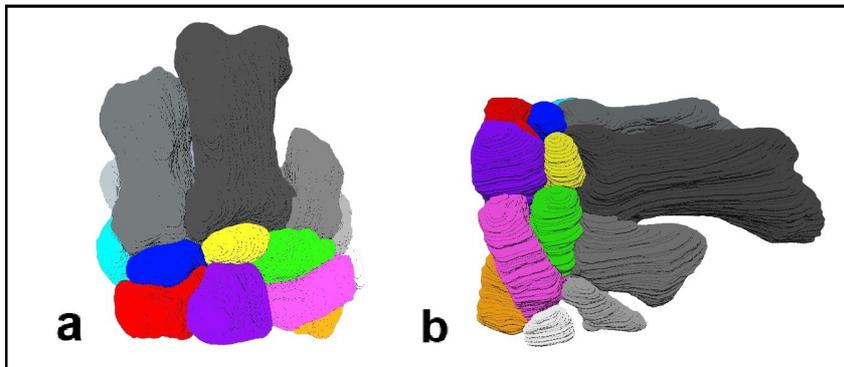


Figura 6. Reconstrucción 3D del carpo y metacarpo del autopodio derecho de un feto de *D. hybridus*. Vista dorsal a la izquierda y vista látero-dorsal a la derecha.
Referencias: Colores: Azul = Trapezoide; Blanco = Accesorio; Celeste = Trapecio; el resto ver Figura 4.

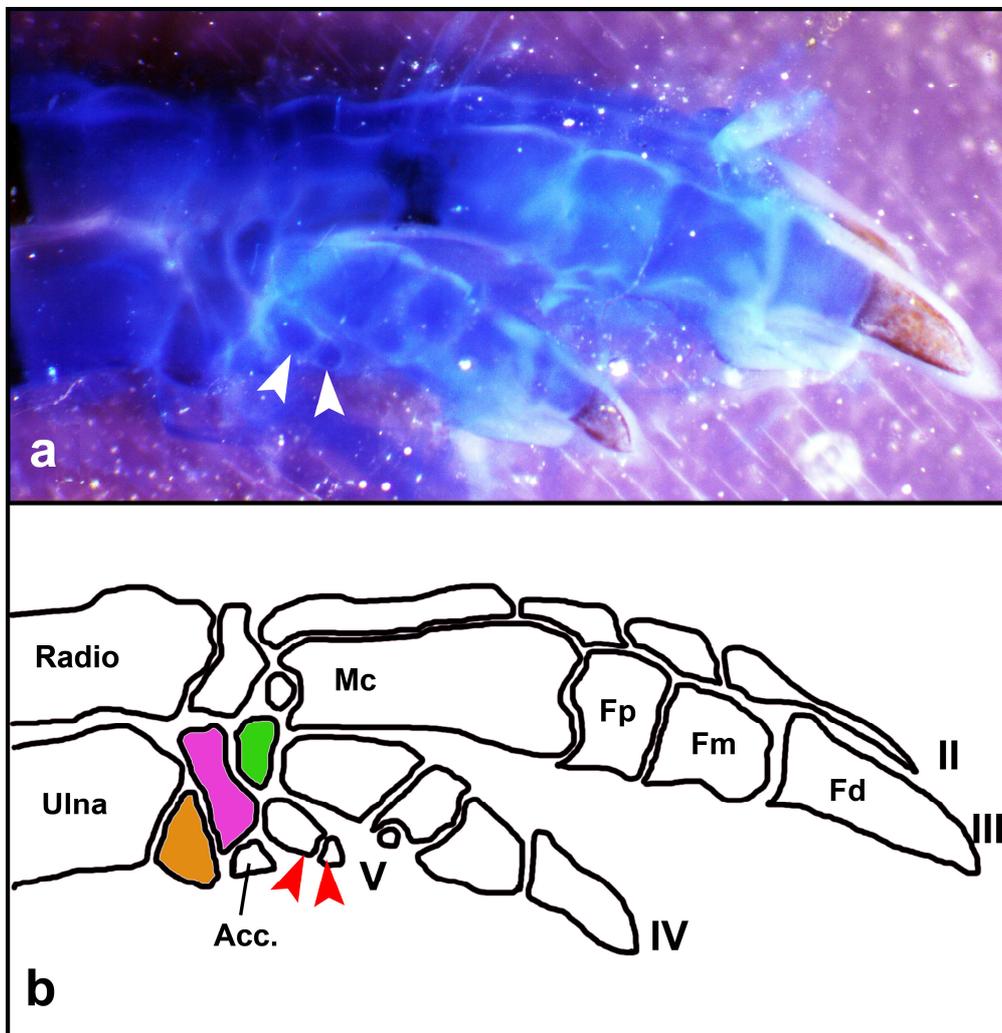


Figura 7. Clareado y doble tinción de la mano de *D. hybridus* correspondiente al mismo espécimen cuya mano contralateral fue procesada por cortes histológicos seriados (PIMUZlab#2008.134). a) Foto donde se muestra el detalle de los cartílagos correspondientes al metacarpo V y la falange proximal del quinto dedo (flechas), resaltándose además su relación con la región carpal. Se observan algunos puntos de osificación como los extremos de las falanges ungueales y la diáfisis del metacarpo III (en rojo). b) Esquema de la foto donde se muestran los límites contorneados de los elementos del autopodio.
Referencias: Colores: Anaranjado = Pisiforme; Rosado = Piramidal; Verde = Unciforme. **Abreviaturas:** Acc = Hueso accesorio; Fd = Falange distal o ungueal; Fm = Falange media; Fp = Falange proximal; Mc = Metacarpo. Los números romanos indican el rayo digital correspondiente.

Discusión

Los armadillos son generalmente considerados cavadores con cierto grado de especialización. Hildebrand (1985), considera su mecánica excavadora de tipo *scratch-digging*, un tipo generalizado de excavación que incluye una serie de adaptaciones del esqueleto postcraneal. El húmero es corto, robusto y con tubérculos grandes para la inserción muscular; radio y ulna fuertemente asociadas, con el proceso olecraneano largo y robusto (Vizcaíno *et al.*, 1999), y sus superficies distales fuertemente cóncavas y amplias que permiten un contacto masivo con el carpo; la mano es ancha y con poca flexibilidad, los elementos del carpo se interrelacionan trabándose entre ellos, los metacarpales y falanges son muy cortos y las garras son robustas (Polly, 2007; Yalden, 1966). Sin embargo, estas adaptaciones que acompañan los hábitos fosoriales de los *scratch-diggers* se distribuyen solo en parte entre los Dasypodidae. De hecho, entre los dos géneros analizados el que mejor se ajusta a esta regla general es *Chaetophractus*. En *C. villosus* hay una clara pentadactilia y el dedo III es el más robusto. En el carpo, los elementos tienden a una condición de diplatría, a relacionarse en mayor medida entre ellos y con el metacarpo. Así, en general el escafoide se prolonga y forma una faceta que lo relaciona al magno, el trapecio-trapezoide también lo hace relacionándose al metacarpal III, el piramidal se prolonga lateralmente hasta alcanzar el metacarpal V y articular con él por medio de una cabeza bien desarrollada. El aumento de contactos entre los carpales y metacarpales probablemente esté relacionado con proporcionar un aumento en la cohesión articular de sus elementos brindando una mayor estabilidad al carpo durante la actividad excavatoria. Por su parte, en *Dasypus* hay una tendencia a la reducción del dedo V, angostando la mano, y una relación de tamaño similar entre el dedo II y el III. A esta condición la acompañan modificaciones en el carpo que incluyen la reducción del contacto entre escafoides y magno, entre el trapecoide y el metacarpal III, y el piramidal y el metacarpal V. De hecho, si se compara la mano fetal con la del adulto de *D. hybridus*, puede verse claramente que el metacarpal V todavía contacta con el piramidal, quedando el accesorio por afuera. En el adulto, sin embargo, el piramidal pierde contacto con el metacarpal V, que ahora se apoya en el metacarpal IV, y el accesorio se interpone entre ambos.

El quinto dedo de *Dasypus*

Recientemente, Costa & Vizcaíno (2010) han señalado algunas controversias respecto a la presencia de un quinto dedo (normal o residual) en la mano de *Dasypus novemcinctus*, focalizándose en dos aspectos: en primer lugar la importancia de su presencia a la hora de diagnosticar los tres subgéneros de *Dasypus*. El subgénero *Dasypus* (*Dasypus*) incluye a *D. novemcinctus*, *D. septemcinctus*, *D. hybridus*, *D. sabanicola* y *D. yepesi*; *Dasypus* (*Hyperoambon*) está representado por una sola especie, *D. kappleri*; el subgénero *D. (Cryptophractus)*, también monoespecífico, incluye a *D. pilosus*. La presencia de un quinto dedo en la mano había sido reportada supuestamente hasta ese momento para *D. (H.) kappleri* (Wetzel & Mondolfi, 1979), mientras que se consideraba que *D. (Dasypus)* y *D. (Cryptophractus)* solo presentaban cuatro dedos en la mano (Hamlett, 1939; Wetzel & Mondolfi, 1979). Sin embargo, Schulthess (1919) a partir de la publicación de una serie de descripciones breves de las manos y pies de armadillos tanto fósiles como actuales, ya había reportado en ese entonces la presencia de un quinto dedo reducido en *D. novemcinctus*. En el presente trabajo se han encontrado también relictos del quinto dedo en los ejemplares estudiados de *D. hybridus*. De esta manera, no se debería considerar a este carácter como diagnóstico de *D. (H.) kappleri*, y a la vez debería realizarse una revisión exhaustiva y extensiva del resto de las especies de *Dasypus*, a fin de apreciar cuál es la distribución del carácter en ellas.

Otro aspecto que resaltan Costa & Vizcaíno (2010) es la reducción del quinto dedo y su posible asociación con la frecuencia excavatoria. Según ellos, *D. novemcinctus*, y por extensión otros

armadillos, tendría un quinto dedo desarrollado al nacer y durante la infancia, que se pierde con el comienzo de la actividad excavatoria más comprometida. Sin embargo, los datos que aquí se presentan, indicarían que esta reducción no es extensiva al resto de los armadillos. Además, aunque *D. hybridus* tiene un quinto metacarpal proporcionalmente grande en sus estadios preosteogénicos (Figura 6), ya en este momento sólo existe la falange proximal formada por un pequeño cartilago nodular.

Según trabajos recientes, existen diversos mecanismos ontogenéticos que llevan a la pérdida o reducción de dedos. Según Galis *et al.* (2001, 2002), la reducción es producto de la interrupción en el desarrollo, seguida generalmente de una regresión de los elementos que conforman el dedo. Esta hipótesis estaría relacionada a la conservación del estadio filotípico que produciría una restricción en el desarrollo de manera tal que el camino hacia la reducción se produce por construcción de los elementos, interrupción en su desarrollo y ulterior degeneración. Como exponen Galis *et al.* (2002): “*The laborious process of limb reduction by initial development, developmental arrest, and degeneration allows limb reduction despite the constraining interactiveness of the phylotypic stage*”. Si bien este mecanismo pareciera coincidir con el tipo de reducción planteada por Costa & Vizcaíno (2010) en juveniles postnatales de *D. novemcinctus*, es importante destacar que los ejemplos utilizados por Galis *et al.* (2001, 2002) se dan únicamente en estadios previos a la osificación, nunca en postnatales. Alternativamente, evidencias provenientes de trabajos experimentales realizados en diversos mamíferos que presentan reducción de dígitos (e.g. el jerbo de tres dedos, el caballo, el camellos y la vaca- *sic* Cooper *et al.*, 2014-), indicarían que existe un mayor espectro de mecanismos evolutivos de reducción (Hamrick, 2002; Cooper *et al.*, 2014). Ellos incluyen mecanismos que suceden durante el establecimiento del patrón de rayos digitales, cuando se producirían cambios en la expresión de los genes implicados en la formación del miembro (e.g. *Shh*, *Pitch1*, *Gli1* y *HoxD13*); y, mecanismos posteriores al establecimiento del patrón de rayos digitales, que incluyen remodelaciones por procesos celulares apoptóticos (Cooper *et al.*, 2014; Lopez-Rios *et al.*, 2014). En este último caso estaría incluida la propuesta de Galis *et al.* (2001, 2002). Así, una condensación mesenquimática, o cartilaginosa, puede no formarse nunca, puede formarse y luego sufrir regresión, puede formarse y luego fusionarse a la de otros elementos, o puede formarse y luego crecer a una tasa relativa lenta respecto de la de otros elementos (Hamrick, 2002). Estas hipótesis son consistentes con una menor restricción respecto a la conservación del estadio filotípico, propuesta por Richardson (1995, 1999) y Richardson *et al.* (1997). En *D. hybridus* no se observan, al menos en la etapa previa a la osificación, elementos cartilagosos de las falanges más distales del dedo V, por lo que puede ser que nunca se hayan formado o que hubieran degenerado por apoptosis durante la formación de las condensaciones cartilagosas. Además, en este mismo estadio, el metacarpal V tiene un tamaño relativo mayor que en el adulto por lo que es probable que crezca a una tasa menor que el resto de los metacarpales. Actualmente, se ha comenzado con el estudio de estadios más tempranos para corroborar si existen o no mecanismos de formación, interrupción y regresión para los elementos más distales del quinto dedo.

Agradecimientos

Quiero expresar mi agradecimiento a los curadores de la colección de Mastozoología del Museo de La Plata, Diego Verzi e Itatí Olivares; a Christian Mitgutsch, Claudio Barbeito y Rubén Mario por su colaboración durante el procesado del material histológico; a Ingmar Werneburg por su ayuda en el manejo del software de reconstrucción; a Analía Francia por las sugerencias que ayudaron a mejorar la redacción del manuscrito; a Martín Ciancio por su colaboración en el armado de las figuras. A ambos revisores por los cambios sugeridos. Este trabajo fue financiado por el CONICET y la UNLP (N593).

Bibliografía

- Amira. 2011. Versión 5.4.0, *Visage Imaging Richmond*, Australia.
- Cooper, K., Sears, K.E., Uygur, A., Maier, J., Stephan-Backowski, K., Brosnahan, M., Antczak, D., Skidmore, J. & Tabin, C. 2014. Patterning and post-patterning modes of evolutionary digit loss in mammals. *Nature* 511: 41-45.
- Costa, F.R. & Vizcaíno, S.F. 2010. A diagnostic character revisited: is there a fifth toe in the forefoot of *Dasyopus novemcinctus* (Xenarthra: Dasypodidae)? *Zootaxa*, 2671:61-64.
- Dingerkus, G. & Uhler, L.D. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology*, 52(4): 229-232.
- Domagk, G. 1933. Neuerungen auf dem Gebiet der histologischen Technik. *Medizin und Technik*, 1:126-136.
- Fernández, M. 1915. Die Entwicklung der Mulita. La embriología de la mulita (*Tatusia hybrida* Desm.). *Revista del Museo de La Plata*, Tomo XXI, Segunda serie, Tomo VIII. 170 figs., 520pp.
- Flower, W.H. 1885. *An introduction to the osteology of the Mammalia*. Macmillan and Co., London.
- Galis, F., van Alphen, J. J. M. & Metz, J. A. J. 2001. Why five fingers? Evolutionary constraints on digit numbers. *Trends Ecol. Evol.*, 16: 637-646.
- Galis, F., van Alphen, J. J. M. & Metz, J. A. J. 2002. Digit reduction: via repatterning or developmental arrest? *Evolution and Development*, 4(4): 249-251.
- Hamlett, G.W.D. 1939. Identity of *Dasyopus septemcinctus* Linnaeus with notes on some related species. *Journal of Mammalogy*, 20:328-336.
- Hamrick, M.W. 2002. Developmental mechanisms of digit reduction. *Evolution & Development*, 4(4): 247-248.
- Hildebrand, M. 1985. Digging of quadrupeds. En: Hildebrand, M., Bramble, D.M., Liem, K.F., Wake, D.B. (eds.), *Functional vertebrate morphology*, Cambridge, Belknap Press, 89-109.
- Lopez-Rios, J., Duchesne, A., Speziale, D., Andrey, G., Peterson, K. A., Germann, P., Ünal, E., Liu, J., Floriot, S., Barbey, S., Gallard, Y., Müller-Gerbl, M., Courtney, A. D., Klopp, C., Rodriguez, S., Ivanek, R., Beisel, C., Wicking, C., Iber, D., Robert, B., McMahon, A. P., Duboule, D. & Zeller, R. 2014. Attenuated sensing of SHH by *Ptch1* underlies evolution of bovine limbs. *Nature*, 511:46-51.
- Milne, N., Toledo, N. & Vizcaíno, F. 2011. Allometric and group differences in the xenarthran femur. *Journal of Mammalian Evolution*. Publicado online: <http://dx.doi.org/10.1007/s10914-011-9171-0>
- Milne, N., Vizcaíno, S. F. & Fernicola, J. C. 2009. A 3D geometric morphometric analysis of digging ability in the extant and fossil cingulate humerus. *Journal of Zoology*, 278(1):48-56.
- Newman, H. H. & Patterson, T. J. 1906. The development of the nine-banded armadillo from the primitive streak stage to birth; with especial reference to the question of specific polyembryony. *Journal of Morphology* 21(3): 64pp. y 9 lám.
- Polly, D. P. 2007. Chapter 15: Limbs in mammalian evolution. En: Hall, B. K. (ed.), *Fins into limbs: evolution, development, and transformation*. Chicago, The University of Chicago Press, pp.245-268.
- Prochel, J. 2006. Early skeletal development in *Talpa europaea*, the common european mole. *Zoological Science*, 23 :427-434.
- Prochel, J., Vogel, P. & Sánchez-Villagra, M.R. 2004. Hand development and sequence of ossification in the forelimb of the European shrew *Crocidura russula* (Soricidae) and comparisons across therian mammals. *Journal of Anatomy*, 205:99-111.

- Richardson, M. K. 1995. Heterochrony and the phylotypic period. *Dev. Biol.* 172: 412–421.
- Richardson, M. K. 1999. Vertebrate evolution: the developmental origins of adult variation. *Bioessays* 21: 604–613.
- Richardson, M. K., Hanken, J., Gooneratne, M. L., Pieau, C., Raynaud, A., Selwood, L. & Wright, G. M. 1997. There is no highly conserved embryonic stage in vertebrates: implications for current theories of evolution and development. *Anat. Embryol.* 196: 91–106.
- Sánchez-Villagra, M.R. 2002. Comparative patterns of postcranial ontogeny in therian mammals: an analysis of relative timing of ossification events. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)*, 294:264-273.
- Schulthess, B. 1919. Beiträge zur Kenntnis der Xenarthra auf Grund der "Santiago Roth'schen Sammlung" des Zoologischen Museums der Universität Zürich. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*. Vol. XLIV.
- Scott, W. 1903-1905. Volume V: Mammalia of the Santa Cruz Beds: I. Edentata. En: Hatcher, J.B. (ed.), *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899*. The University of Princeton, N.J., 63 figs., 364 pp.
- Shubin, N.H. 1994. History, ontogeny, and evolution of the archetype. En: Hall, B.K. (Ed.), *Homology: the hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, San Diego, 250-267 pp.
- Vizcaíno, S.F., Fariña, R.A. & Mazzetta, G.V. 1999. Ulnar dimensions and fossoriality in armadillos. *Acta Theriologica*, 44(3):309-320.
- Vizcaíno, S.F. & Milne, N. 2002. Structure and function in armadillo limbs (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). *Journal of Zoology*, 257:117-127.
- Werneburg, I. 2011. The cranial musculature of turtles. *Palaeontologia Electronica*, 14(2):15A:99 pp.
- Wetzel, R.M. 1985. The identification and distribution of recent Xenarthra (=Edentata). En: Montgomery, G.G. (Ed.), *The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas*. Smithsonian Institution Press, Washington and London, pp. 5-21.
- Wetzel, R.M. & Mondolfi, E. 1979. The subgenera and species of long-nosed armadillos, genus *Dasypus* L. En: Eisenberg, J.F. (Ed.), *Vertebrate ecology in the northern neotropics*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 43-64.
- Wilson, L.A.B., Schradin, C., Mitgutsch, C., Galliari, F.C., Mess, A. & Sánchez-Villagra, M.R. 2010. Skeletogenesis and sequence heterochrony in rodent evolution, with particular emphasis on the African striped mouse, *Rhabdomys pumilio* (Mammalia). *Organisms Diversity & Evolution* 10: 243-258.
- Yalden, D.W. 1966. The functional morphology of the mammalian carpus. PhD Thesis, University of London.

Recibido: septiembre 2014
Aceptado: noviembre 2014