



Ricardo Montero
Analía Autino

Sistemática y Filogenia de los Vertebrados

con énfasis en la fauna argentina

Tercera edición

2018

Sistemática y filogenia de los vertebrados

Con énfasis en la fauna argentina

Tercera edición

Ricardo Montero
Analía G. Autino

Tucumán – Argentina

– 2018 –

Origen y evolución de Synapsida y origen de Mammalia

Fernando Abdala

Unidad Ejecutora Lillo, CONICET-Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina, y Evolutionary Studies Institute, University of the Witwatersrand, Johannesburgo, Sudáfrica.

Synapsida es uno de los grandes grupos que se reconocen entre los amniotas, y se encuentran ya definidos en el mismo momento que se reconocen los primeros amniotas, es decir en el Carbonífero (hace aproximadamente unos 300 millones de años). En el Triásico Superior, aproximadamente hace unos 210 millones de años, aparecen los que muchos autores, principalmente paleontólogos, definen como mamíferos basales (mamaliaformes de Rowe, 1988) con una morfología craneal y del esqueleto muy próxima a la de algunos representantes de los mamíferos más modernos. En la actualidad, los sinápsidos se encuentran representados exclusivamente por los mamíferos. Esto implica que no existieron formas intermedias entre lo que conocemos como reptiles y los mamíferos, dado que el camino evolutivo de los sinápsidos (que finalmente incluyen a los mamíferos) se produjo de manera totalmente independiente del de los restantes amniotas (donde están incluidos los reptiles).

Todos los grupos incluidos dentro de los sinápsidos se caracterizan por presentar en el cráneo una abertura temporal inferior, ubicada por detrás de la órbita. Ésta se reconoce al quedar limitada ventralmente por el escamosal y el yugal y dorsalmente por el postorbital y el escamosal. Esta abertura se expande notablemente y migra dorsalmente en los representantes más tardíos del grupo (gorgonospios, terocéfalos, cinodontes y mamíferos).

Dos grandes grupos son generalmente reconocidos entre los sinápsidos: pelicosaurios y terápsidos. Los primeros registros de pelicosaurios son del Carbonífero Superior y sus representantes no pasan el fin del Paleozoico. El grupo se encuentra mayormente representado en Laurasia (hemisferio norte), pero algunos representantes son también conocidos en Sudáfrica (Botha-Brink y Modesto, 2007). También se describieron vértebras aisladas atribuidas a pelicosaurios en el Pérmico Superior/Triásico Inferior de Uruguay (Pinheiro et al., 2003), pero su asignación a dicho grupo ha sido discutida (Dias-da Silva et al., 2006). Pelicosauria es un grupo parafilético dado que algunos de sus representantes (específicamente los esfenacodóntidos, Figura 301) son reconocidos como grupo hermano de los terápsidos (Rubidge y Sidor, 2001; Benson, 2012). Los pelicosaurios incluyen los primeros carnívoros terrestres de gran tamaño, de los cuales *Dimetrodon* del Carbonífero-Pérmico de Estados Unidos es la forma más popular. En este taxón ya existen las primeras evidencias de heterodoncia ya que presentan una zona del maxilar y de la mandíbula que suele denominarse como área de caninización, en la cual los dientes son notablemente mayores. También presentan espinas neurales vertebrales de gran altura en las vértebras dorsales que forman una estructura conocida como vela. Estas prolongaciones son interpretadas como el sostén de una piel delgada muy vascularizada, que les permitiría calentar o enfriar el cuerpo rápidamente (dirigiendo la vela perpendicular o paralelamente a los rayos del sol). Pelicosaurios herbívoros de gran tamaño, los edafosaurios, también desarrollaron

estructuras derivadas de las espinas vertebrales para el sostén de la vela convergentemente a aquellas de *Dimetrodon*.

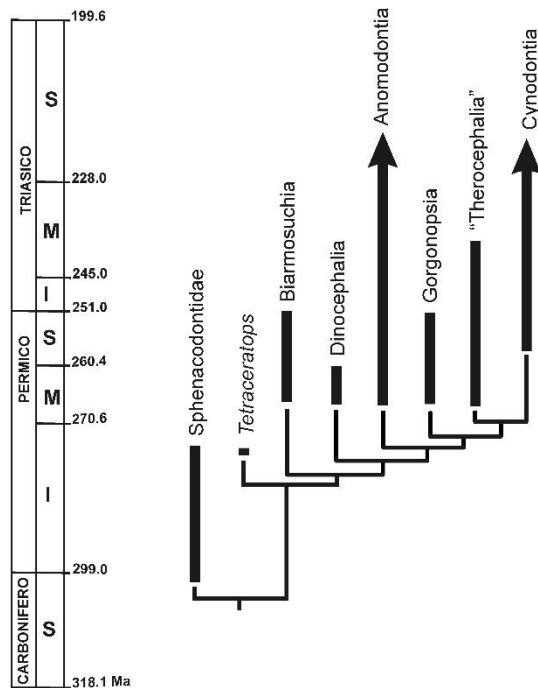


Figura 301: Filogenia y rangos temporales de los principales grupos de Synapsida.

Los terápsidos, en contraste con los pelicosaurios, constituyen un grupo monofilético que incluye a los mamíferos y cuyos primeros registros se remontan al Pérmico Medio de Sudáfrica, Rusia y China. Los terápsidos son notablemente diversos y se encuentran particularmente bien representados en la Cuenca del Karoo de Sudáfrica donde existe un registro casi continuo de la evolución de este grupo desde el Pérmico Medio hasta el Jurásico Inferior (aproximadamente unos 70 millones de años). Seis linajes principales de terápsidos fósiles son comúnmente reconocidos: Biarmosuchia, Dinocephalia, Anomodontia (que incluye a los diversos dicinodontes), Gorgonopsia, Therocephalia y Cynodontia (Rubidge y Sidor, 2001). Tres de estos linajes, dinocéfalos, dicinodontes y cinodontes, están representados en América del Sur. También debemos mencionar que *Tetraceratops*, una forma de Estados Unidos originalmente identificado como pelicosaurio, fue reinterpretada como el terápsido más basal y el más antiguo (Laurin y Reisz, 1996), aunque esta asignación fue cuestionada por otros autores (Rubidge y Sidor, 2001). El primer registro de cinco de los seis linajes de terápsidos se produjo en faunas contemporáneas de Sudáfrica, Rusia y China (Figura 301), por lo cual la aparición de este grupo en el registro fósil puede caracterizarse como explosiva. Los biarmosuíquios son generalmente interpretados como los terápsidos más basales, aunque recientemente se volvió a considerar la posibilidad de su relación filogenética estrecha con los gorgonópsidos (Sidor y Rubidge, 2006). La mayoría de los biarmosuíquios (aproximadamente unos 12 taxones) son conocidos en Sudáfrica, aunque también hay registros en Rusia y Zambia. Estos animales presentan la abertura temporal algo mayor que la de los pelicosaurios, un único canino muy desarrollado y la presencia de la lámina reflejada como una estructura bien diferenciada del hueso angular de la mandíbula. Entre los biarmosuíquidos debe destacarse el grupo de los Burnetiamorpha caracterizados por la presencia de proyecciones en diferentes regiones del cráneo (Figura 302 A). Este grupo, que incluye algunos de los biarmosuíquios más antiguos, ha sido generalmente considerado como derivado (Rubidge et al., 2006). Un estudio reciente indica que los representantes más antiguos de los burnetiamorfa, conocidos en el Pérmico Medio, no son miembros de este grupo sino un linaje

temprano que desarrollo algunos caracteres craneanos similares a los de los burnetiamorfos (Day et al., 2016).

Los dinocéfalos son un caso notable de surgimiento, diversificación y extinción restringida a un período corto: toda la historia de este grupo se produce entre el Pérmico Medio y la base del Pérmico Superior (Figura 301), cuando se convierten en el primer linaje de terápsidos en extinguirse. Este grupo, representado por unos 40 taxones, fue especialmente abundante en Sudáfrica y Rusia, se conocía a través de dientes aislados en el sur de Brasil (Langer, 2000), donde recientemente fueron hallados cráneos de formas herbívoras y carnívoras (Cisneros et al., 2011; Boos et al., 2015). Los dinocéfalos son bastante heterogéneos, con formas herbívoras de gran tamaño, con el cráneo que puede alcanzar 80 cm de longitud (King, 1988). Algunas formas como *Estemmenosuchus* de Rusia desarrollaban proyecciones óseas en diferentes huesos del cráneo, mientras que otras, como *Moschops* de Sudáfrica, presentaban un notable engrosamiento en los huesos frontales y parietales conocidas como paquiostosis. La presencia de esta estructura producía un conspicuo aumento de espesor de la parte frontal del cráneo que se interpreta como relacionado con combates interespecífico (Barghusen, 1975). Este grupo también tiene representantes carnívoros, Anteosauridos (Figura 2 B), usualmente de menor talla que los herbívoros, que presentan un canino de grandes dimensiones, seguido por postcaninos de borde cortante (King, 1988). Estas formas están bien representadas en Laurasia (Rusia y China) como en Gondwana (Sudáfrica y Brasil) (Kammerer, 2011; Cisneros et al., 2012; Liu, 2013).

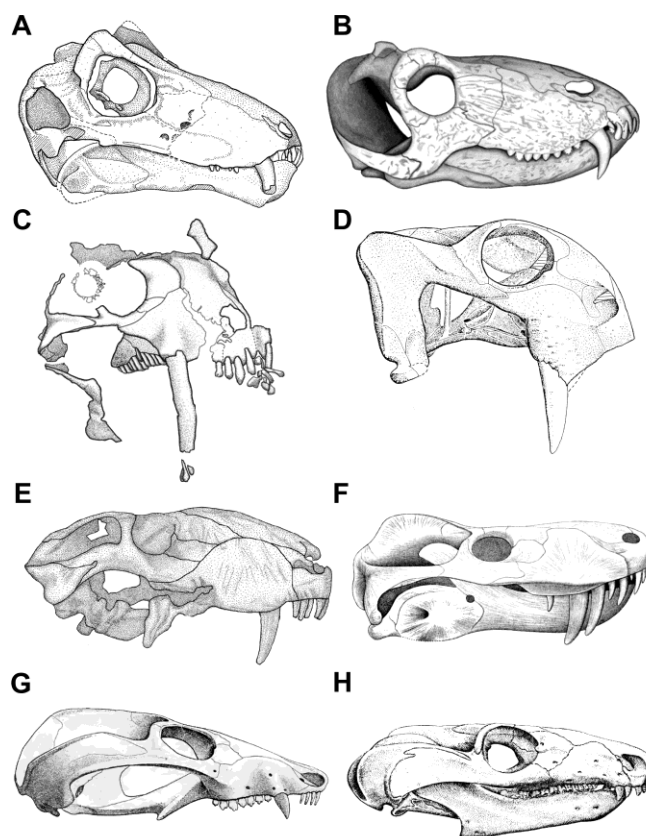


Figura 302: Vista lateral de los cráneos de diferentes terápsidos. A. Biarmosúquido burnetiamorfo, *Lemurosaurus pricei* de Sudáfrica; B. Dinocéfalo anteosaurido, *Pampaphoneus biccai* de Brasil; C. Anomodonte basal, *Tiarajudens eccentricus* de Brasil; D. Anomodonte dicinodonte, *Dinodontosaurus brevirostris* de Argentina; E. Gorgonopsio, *Sauroctonus parringtoni* de Tanzania; F. Terocéfalo basal, *Lycosuchus vanderietti* de Sudafrica; G. Cinodonte probainognátido, *Probainognathus jensei* de Argentina; H. Cinodonte transversodóntido, *Massetognathus pascuali* de Argentina. Figuras modificadas de Broom (1903); Romer (1967, 1970); Cox (1968); Sidor y Welman (2003); Cisneros et al. (2012, 2015); Gebauer (2014).

Los Anomodontes pueden discriminarse en dos grupos, los parafiléticos anomodontes basales y los dicinodontes. Los primeros son conocidos por unas 12 especies mayormente en depósitos de Rusia y Sudáfrica (Rubidge y Hopson, 1996). El más reciente hallazgo de este grupo proviene del sur de Brasil, presentando una inesperada combinación de caracteres: dientes postcaninos expandidos transversalmente indicando unas de las instancias más antiguas de oclusión dentaria y un canino increíblemente desarrollado como diente de sable (Figura 2 C), siendo uno de los pocos casos en los que se reconoce este tipo de estructuras en formas herbívoras (Cisneros et al., 2011, 2015). Las formas más conocidas de los anomodontes son los dicinodontes, cuyos primeros representantes conocidos son del Pérmico Medio de Sudáfrica y fueron particularmente abundantes en el Pérmico Medio y Superior. Su diversidad se presenta notablemente disminuida después del límite Permo-Triásico, pero se recupera hacia el Triásico Medio donde alcanzan una distribución cosmopolita. Hasta hace poco los últimos representantes de este grupo eran conocidos en el Triásico Superior, pero un hallazgo reciente extiende su registro hasta el Cretácico Inferior de Australia (Thulborn y Turner, 2003). Dicinodontes constituyen sin lugar a dudas los terápsidos más diversos, representados por más de cien taxones. Son herbívoros de tamaño variables, pero conformados por formas medianas a grandes en América del Sur. Los únicos dientes presentes en la mayoría de las formas sudamericanas son dos caninos superiores robustos, mientras que la mandíbula no presenta dientes, y se interpreta que la parte anterior de ésta y del premaxilar estaban cubiertos por una estructura córnea como en las tortugas (Figura 2 D).

Los Gorgonopsios están representados por aproximadamente 25 géneros conocidos en Sudáfrica, Tanzania, Zambia, Malawi y Rusia. Son los predadores de mayor tamaño, con una tendencia a alcanzar tallas mayores particularmente hacia el final del Pérmico (con cráneos que llegan a los 45 cm de longitud). El grupo es morfológicamente homogéneo, bien representado en Sudáfrica y Rusia. Estos animales presentaban un hocico bastante largo y canino bien desarrollado, mientras que los postcaninos estaban reducidos tanto en tamaño como en número (Figura 2 E). Las aberturas temporales son más desarrolladas en comparación con la de los terápsidos antes mencionados (con excepción de los dicinodontes) pero aún no presentan una cresta sagital en el cráneo, de modo que existía un espacio que separaba las aberturas temporales de ambos lados del cráneo. El máximo tamaño de miembros de este grupo está representado en los Rubidgeinae un linaje exclusivo de África (Kammerer, 2016a) y en los Inostranceviinae conocidos solo en Rusia, ambos grupos documentados hacia el final del Pérmico.

Los Terocéfalos son un grupo de aproximadamente 60 taxones con una marcada heterogeneidad, conocidos desde el Pérmico Medio hasta el Triásico Medio o Superior. Nuevamente están mejor representados en Sudáfrica, pero también son conocidos en Tanzania, China, Rusia y Antártida entre otros lugares. Análisis filogenéticos recientes sugieren que este grupo no es monofilético ya que uno de sus representantes *Theriognathus*, representa el taxón hermano de los cinodontes (Abdala, 2007; Botha et al., 2007). Estos análisis han sido sin embargo contestados por estudios de otros autores que consideran a los terocéfalos como monofiléticos (Huttenlocker et al., 2011, 2015; Huttenlocker y Sidor, 2016; Sigurdson et al., 2012). Entre los terocéfalos hay pequeños insectívoros y grandes carnívoros (Figura 2 F), muchos de estos últimos son las formas más antiguas conocidas del Pérmico Medio (Abdala et al., 2008). También hay formas herbívoras con dientes incisivos de gran tamaño y los postcaninos expandidos bucolingualmente (Abdala et al., 2014). Algunos representantes de este grupo carecen por completo de dientes postcaninos (Huttenlocker y Abdala, 2015), una condición poco común en terápsidos, sólo conocida en dicinodontes. Uno de los caracteres más típicos de los terocéfalos es la abertura suborbital que se desarrolla en los procesos pterigoideos (aunque no están presente en todos los miembros del grupo). Los terocéfalos también presentan la cresta sagital bien desarrollada y el proceso coronoides de la mandíbula incipiente.

Los cinodontes son un grupo particularmente importante entre los terápsidos, que incluye a los mamíferos. El término cinodonte anteriormente refería a las formas fósiles más emparenta-

das con los mamíferos (Mamaliaformes), pero en un contexto cladístico se demostró que el grupo era parafilético y que los mamíferos son también integrantes de éste, por lo cual las formas fósiles transicionales son referidas como cinodontes no mamalianos (por ejemplo, Hopson, 1991; Hopson y Kitching, 2001), o cinodontes no mamaliaformes (Rowe, 1988; Wible, 1991). Los representantes más antiguos de este grupo provienen de la base del Pérmico Superior de Sudáfrica (Botha et al., 2007; Kammerer 2016b) y al final del Pérmico el grupo se encuentra ampliamente distribuido en el mundo (Kemp, 2005). Los cinodontes no mamaliaformes están representados en el Triásico por más de cien taxones, con al menos 30 de ellos representados en América del Sur (Abdala y Ribeiro, 2010; Abdala y Gaetano, en prensa). Hay dos grandes grupos de cinodontes conocidos en Sudamérica durante el Triásico, los probainognathios representados mayormente por pequeños carnívoros tales como *Probainognathus* conocido en el Triásico Superior de Argentina (Figura 2 G) y los cinognathios. Gran parte de las especies sudamericanas de este último grupo son integrantes de los traversodóntidos, formas herbívoras/omnívoras con dientes postcaninos ensanchados transversalmente (Figura 2 H) y presentando oclusión dentaria (Abdala y Ribeiro, 2003). Este grupo fue particularmente abundante en faunas del Triásico Medio y Superior de Argentina.

Hasta mediados de la década del 60 se postulaba un origen polifilético de mamíferos, a partir de dos y hasta tres grupos diferentes. Al ir aumentando el conocimiento de las formas fósiles transicionales, se postuló el origen monofilético del grupo, idea que, con muy pocas excepciones, es la más aceptada en la actualidad. Sin embargo, no hay un acuerdo absoluto entre los autores acerca de qué particular cinodonte no mamaliaforme es el grupo hermano de los Mammaliaformes (Kemp, 2005). Así, los grupos hermanos postulados comprenden los tritilodóntidos (Rowe, 1988; Wible, 1991; Ruta et al., 2013), formas herbívoras especialmente diversas en el Jurásico con postcaninos que muestran series alineadas de cúspides, y los tritheledóntidos (Luo, 1993), animales pequeños, insectívoros, que vivieron a fines del Triásico y principios del Jurásico. Un análisis filogenético encontró una relación de grupos hermanos entre tritilodóntidos y tritheledóntidos, clado que a su vez representaba el grupo hermano de mamaliaformes (Abdala, 2007). En adición, nuevas formas del Triásico Superior de Brasil, conocidos como brasilodóntidos, fueron también postulados como grupo hermano de los mamaliaformes (Bonaparte et al., 2005; Liu y Olsen, 2010; Martinelli et al., 2016, 2017).

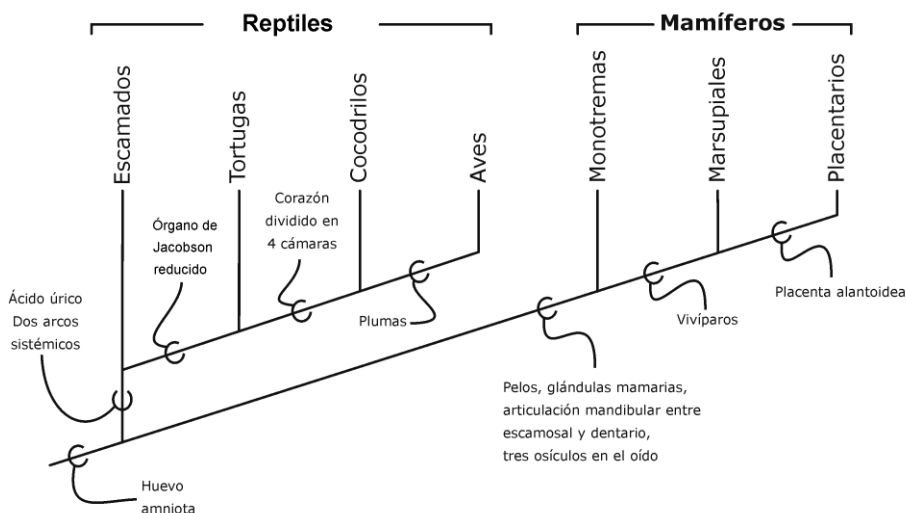


Figura 303: Cladograma que muestra las relaciones de los tetrápodos amniotas vivos.

Es fácil realizar una diagnosis rápida de los mamíferos (mamas, pelos) cuando los comparamos con las formas vivientes de los restantes grupos de vertebrados (ver Figura 303). Es algo

más complicado la determinación de “a qué se llama mamífero” y cuáles son los caracteres de utilidad para diagnosticar a este grupo cuando también tenemos en cuenta formas fósiles. Hay autores que definen mamíferos considerando la aparición de rasgos interpretados como de gran significación biológica tal como la articulación mandibular craneostílica entre el hueso dentario de la mandíbula y el escamosal del cráneo. Esto se encuadra dentro de la definición tradicional y paleontológica de mamíferos. A fines de la década del 80 y dentro de un contexto cladístico, algunos autores han considerado definir mamíferos no a partir de caracteres, sino de la ancestría. De ese modo, los mamíferos están conformados por el ancestro común más reciente de las formas vivientes (monotremas y therios) y todos sus descendientes (Rowe, 1988). En este contexto, lo que se conocía como mamíferos basales a partir de la definición paleontológica, pasaron a ser llamados “mamaliaformes”. A modo de ejemplo, se presenta el cladograma de la Figura 304 que es una propuesta filogenética presentada por Wible (1991) a partir de un análisis cladístico realizado con caracteres craneodentarios. Es interesante destacar en este análisis, que caracteres diagnósticos de los mamíferos como el pelo y las mamas no pueden emplearse por su imposibilidad de revisión en los grupos fósiles (es decir, estamos seguros que los actuales los presentan, pero, ¿en qué momento de la historia evolutiva del grupo han aparecido?). La diagnosis en estos casos se basaría únicamente en los caracteres fosilizables.

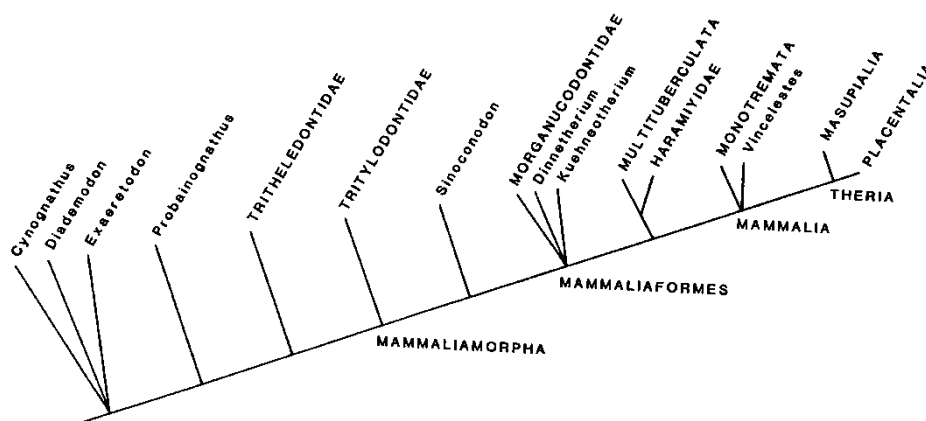


Figura 304: Cladograma que muestra el origen de los mamíferos, considerando grupos fósiles cercanos (Basado en Wible, 1991).

Un estudio detallado de la anatomía de los cinodontes en un contexto evolutivo, permite reconocer la adquisición de caracteres típicos de mamíferos en estas formas fósiles transicionales:

- **Adquisición de un doble cóndilo occipital.** Todos los sinápsidos basales a cinodontes presentan un solo cóndilo, mientras que en los cinodontes se presentan siempre dos cóndilos occipitales.
- **Desarrollo del dentario y reducción de los huesos postdentarios en la mandíbula.** A lo largo de la sucesión evolutiva (y temporal) de terápsidos se va observando el notable aumento de tamaño del dentario en relación con los restantes elementos mandibulares (angular, surangular, articular, coronoides). Incluso en los considerados tradicionalmente como mamíferos basales (mamaliaformes; por ejemplo, *Morganucodon*), hay todavía restos de elementos postdentarios (Luo, 2011; Lautenschlager et al., 2017).
- **División de la raíz dentaria en los tritilodontes (cinodontes avanzados próximos a mamíferos).** Esta discutido actualmente su homología con la división de la raíz en mamíferos, particularmente porque los postcaninos inferiores de los tritilodóntidos pueden presentar hasta “cinco raíces”. Sin embargo, en los superiores siempre se reconocen dos raíces.
- **Desarrollo de una articulación mandibular doble, cuadrado-articular y surangular-escamosal.** Este rasgo está ampliamente distribuido entre los cinodontes avanzados cono-

cidos como Eucinodontes y se lo interpreta como necesario para estabilizar la débil unión que existe entre el cuadrado y articular como consecuencia de la marcada reducción de tamaño de dichos huesos (Bramble, 1978; Luo, 2011).

- **Fuerte diferenciación de dientes:** Incisiviformes, caniniformes y molariformes. En el caso de cinodontes culmina una tendencia a la diferenciación de elementos iniciada en los pelicosaurios e intensificada notablemente en los terápsidos basales. En algunas formas como los cinodontes gonfodontes, aparece un fenómeno de gran importancia en los mamíferos: la oclusión entre los postcaninos. El desarrollo de la oclusión en gonfodontes sin embargo, evolucionó en forma independiente de la de mamíferos y como consecuencia directa del ensanchamiento buco-lingual de los postcaninos (Abdala y Ribeiro 2003).
- **Incorporación de los huesos del oído medio.** Carácter indisolublemente ligado a la disminución de tamaño de los elementos postdentarios y del cuadrado. El estribo en cinodontes es bicurado, con dos ramas (cruras) que delimitan el foramen estapedial (Gaetano y Abdala, 2015), muy robusto en comparación con el de mamíferos y conectado al cuadrado y al articular. A partir de estudios embriológicos, es clara la derivación de los restantes huesos del oído medio (yunque y martillo) y del hueso timpánico de mamíferos a partir de elementos mandibulares y del cuadrado, que reducen notablemente su tamaño en cinodontes y mamaliaformes (Luo, 2011).
- **Desarrollo de la musculatura aductora mamaliana en la región temporal** (maseteros, pterigoides y temporales). Otro gran cambio que puede inferirse por la arquitectura craneana de los cinodontes, con abertura temporal notablemente expandida. También hay un desarrollo conspicuo de los procesos angular y coronoides de la mandíbula, este último disponiéndose en el medio de la abertura temporal, entre la barra zigomática y el cráneo. Esto implica la diferenciación de músculos oclusores y también, según algunos autores, un inicio de diferenciación de los maseteros superficiales de los profundos (Jasinowski et al., 2015; Lautenschlager et al., 2017).
- **Presencia de un paladar óseo secundario.** En formas basales de cinodontes, conocidos como procinosúquidos, el paladar presenta proyecciones de los huesos que lo conforman (premaxila, maxilar y palatino) que no llegan a unirse medialmente. En cinodontes más avanzados, estos huesos entran en contacto entre sí de modo que se desarrolla un paladar óseo secundario. La funcionalidad de esta estructura puede manifestarse como una plataforma sólida para que la lengua pueda manipular el alimento; o para una separación entre la cavidad nasal y alimentaria lo que implica que el animal puede respirar mientras mastica el alimento (Bennett y Ruben, 1986). Algunos autores relacionan esta última función con una condición endotérmica en los sinápsidos más primitivos; sin embargo, hay que tener en cuenta que las aves, endotermas, carecen de paladar óseo, mientras que los cocodrilos y lagartos *Gymnophthalmidae* que lo tienen son ectotermos. Otra función propuesta más recientemente para esta estructura es la de diseminar las presiones que reciben los huesos portadores de dientes durante la masticación (Thomason y Russell, 1986); esta interpretación se apoya también en el hecho de que los cocodrilos muerden muy fuerte y tienen paladar óseo secundario (e incluso dentición tecodonte) como los mamíferos.
- **Regionalización de la columna vertebral y las costillas.** En cinodontes primitivos, cambios a nivel de la costilla 20 y posteriores (se van acortando y haciéndose más horizontales) son interpretados como indicación de la posición del diafragma cuyos bordes podrían ser soportados por la costilla 20. En formas más avanzadas, la reducción de las costillas lumbares es aún más notable y el límite posterior de la región torácica está marcado por la culminación de la caja costal con una apariencia muy mamaliana.