

Los mamíferos. Parte I. Orígenes

Zimicz Natalia¹

¹IBIGEO, CONICET. natalia.zimicz@gmail.com

Esta contribución es la primera entrega de una serie de artículos que intentan dar a conocer los mayores hitos en la evolución de los mamíferos, particularmente aquellos de América del Sur.

LOS INICIOS

Hace poco más de 300 millones de años antes del presente, unos pequeños animales lagartiformes salían de sus escondrijos en la base de troncos caídos, en busca de insectos y gusanos para alimentarse. Estos pequeños tetrápodos (vertebrados con cuatro patas) ponían sus huevos fuera del agua, y aunque esto parezca un dato trivial, de ninguna manera lo fue. Estos minúsculos animales fueron los primeros amniotas (Figura 1) y a ellos deben (y debemos) su existencia tres de los mayores grupos de tetrápodos: los "reptiles"; las aves y los mamíferos. A pesar de ser muy exitoso, este innovador grupo de vertebrados tuvo que sobreponerse a un sinfín de contratiempos, entre ellos la gran extinción de finales del Pérmico (250 ma.) que diezmó a más del 80 por ciento de las especies vivientes del planeta. Sin embargo, con una herramienta clave como el huevo amniota, un cráneo súper liviano y un cuerpo pequeño y escurridizo, los primeros amniotas se las ingenieron para sobrevivir y dieron origen a dos grandes grupos de tetrápodos: los saurópsidos (tortugas, lagartos y dinosaurios) y los **sinápsidos**, siendo este último linaje el conducente a los mamíferos.

Hubo dos linajes de sinápsidos, los **pelicosaurios** que se extinguieron a finales del Pérmico y los **terápsidos** que sobrevivieron a la gran extinción permo-triásica. Estos animales eran de tamaño pequeño a grande y los hubo tanto herbívoros como carnívoros e insectívoros. Los terápsidos mostraban ciertas innovaciones respecto de los sinápsidos tempranos como una expansión de la musculatura mandibular, un incremento en el tamaño del cerebelo y una postura erecta. Los terápsidos fueron muy diversos y en esa variedad de formas se encontraban los **cinodontes** (Cynodontia) en la línea ancestral

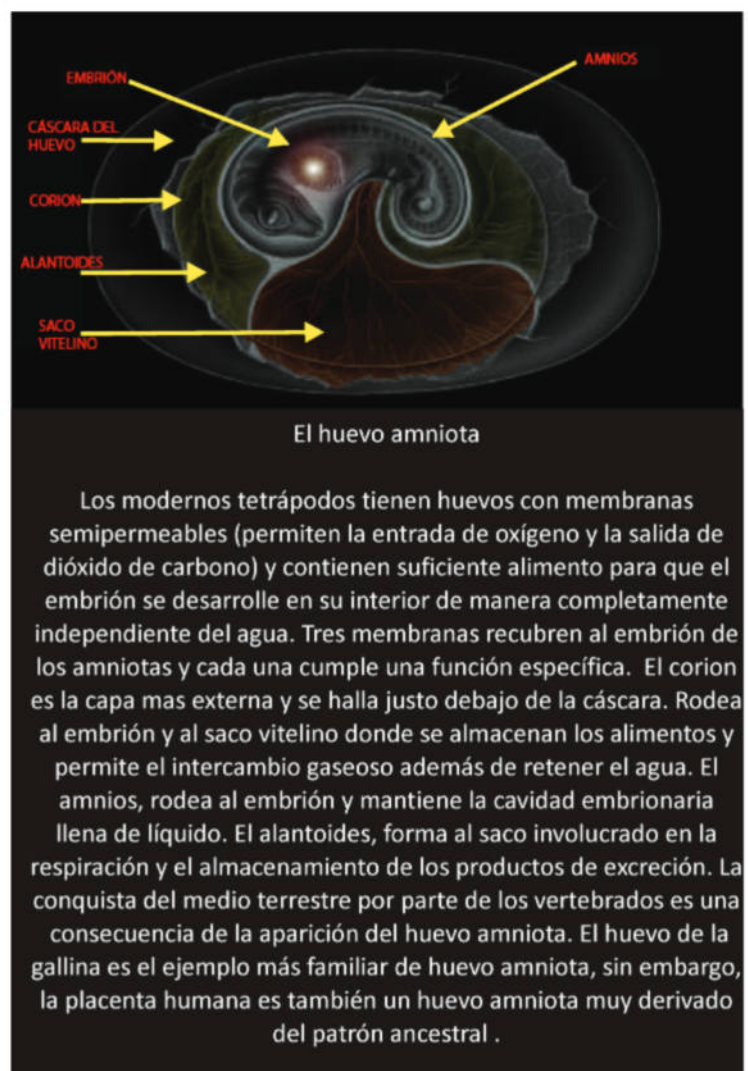


Figura 1. Figura modificada de Raven (2005)

de los mamíferos. Los cinodontes se originaron en el Triásico temprano (245-250 Ma.) y fueron también muy diversos. Estos animales tenían varios rasgos premonitorios del plan corporal mamaliano. Sus dientes poscaninos estaban diferenciados por su forma, tenían

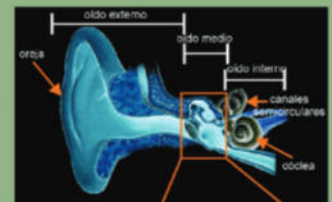
un paladar secundario óseo que les permitía separar la cavidad nasal de la boca, mostraban una reducción de los huesos postdentarios, un alargamiento del hueso dentario que tenía además un cóndilo y una fosa masetérica, y tenían una postura erecta de sus miembros.

¿Qué es un mamífero?

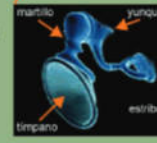
Los humanos somos mamíferos. Pero si tuviéramos que definirnos como tales, ¿cuáles serían los rasgos diagnósticos que utilizaríamos para diferenciarnos por ejemplo de una lagartija o de una gallina? Podríamos empezar diciendo que tenemos el cuerpo en gran medida cubierto de pelos, que tenemos orejas, que nuestros embriones se desarrollan en el interior de nuestro cuerpo, que tenemos glándulas mamarias y producimos leche para amamantar a nuestras crías, que podemos sudar y tenemos sangre caliente, que nuestro cerebro es grande en relación a nuestro cuerpo.



Siendo un poco más rigurosos podríamos observar el interior de nuestro cuerpo y diríamos por ejemplo, que tenemos un corazón con cuatro cámaras, que nuestros pulmones tienen alvéolos, que tenemos un diafragma muscular, que somos homeotermos (tenemos temperatura corporal constante) y endotermos (regulamos la temperatura mediante la producción de calor interno).



Pero ¿que sucede con animales tan raros como el ornitorrínco que pone huevos pero tiene pelos y que tiene hocico pero parece un pico de pato? ¿Es un mamífero? La respuesta es sí. Hay una serie de rasgos diagnósticos que compartimos todos los mamíferos y se observan mayormente en las partes duras (esqueleto) de nuestro cuerpo.



Los mamíferos tenemos un sólo hueso en la mandíbula (el dentario) que se articula al cráneo con el hueso escamoso; tenemos dos cóndilos occipitales; un paladar secundario osificado; tres huesecillos en el oído medio (martillo, yunque y estribo) una dentición heterodonta (nuestros dientes se diferencian en forma y función) y difiodonta (tenemos reemplazo dentario, dientes de leche y permanentes); tenemos los huesos de la pelvis fusionados y la mayoría tenemos 7 vértebras cervicales.

Los rasgos del aparato craneo-mandibular son especialmente importantes porque, a diferencia de las partes blandas, pueden corroborarse en el registro fósil.



CONCEPTOS Y DEFINICIONES

MAMÍFEROS

Los **mamíferos** son un grupo de vertebrados que incluye a los monotremas (ornitorrincos y echidnas), los marsupiales (comadreja, canguros) y los placentarios (ratones, elefantes, humanos). La definición y extensión del concepto de mamífero (**Mammalia** en la jerga científica) es en cierta medida arbitraria. Aunque parece bastante simple distinguir un mamífero actual de un reptil o de un anfibio (Figura 2) cuando intentamos trasladar esa definición al registro fósil se presentan problemas tales como: ¿cuáles son los caracteres verdaderamente diagnósticos de la Clase Mammalia? ¿Cuántos de esos caracteres deben estar presentes en un animal fósil para considerarlo un mamífero? ¿Es crucial la determinación del conjunto de rasgos mamalianos o simplemente debemos aceptar que el concepto de Mammalia es cambiante conforme aumenta nuestro conocimiento del grupo? Los biólogos evolutivos han debatido largamente al respecto y se puede decir que en la actualidad hay dos conceptos ampliamente aceptados. El más amplio incluye dentro de Mammalia a los mamíferos actuales más todas las formas fósiles del Mesozoico (excluyendo a los cinodontes). El menos amplio, incluye a los mamíferos actuales, su ancestro común más próximo y una serie de formas extintas íntimamente relacionadas (Figura 3). Este último concepto es utilizado en esta reseña y considera a las formas tempranas del Triásico como mamíferiformes (**Mammaliaformes** en la terminología biológica) (Figura 3).

MAMÍFEROS MESOZOICOS

Se conoce como mamíferos mesozoicos a todos los mamíferos y animales cercanamente emparentados que vivieron durante la Era Mesozoica. Estos animales fueron **nocturnos** y de **tamaño pequeño** que, salvo algunas excepciones, no superaban los 500 gramos de masa corporal. Contrariamente a lo que sucedió con los dinosaurios, los mamíferos se originaron a partir de formas de tamaño mediano a grande (terápsidos) y fueron progresivamente disminuyendo su tamaño a lo largo de la Era Mesozoica. Como consecuencia de su pequeño tamaño, los mamíferos mesozoicos deben haber tenido altas tasas metabólicas, altas tasas de reproducción (tenían muchas crías) y períodos de vida cortos (vivían en promedio un año). Estos animales fueron todos **cuadrúpedos** y sus miembros se disponían lateralmente, no debajo del cuerpo

como en los mamíferos actuales. Sus hábitos de locomoción fueron **arborícolas** o **terrestres** y **cavadores**. La presencia de pelo (que se ha preservado en algunos fósiles en forma de impresiones) y las **glándulas cutáneas** asociadas fue un rasgo probablemente común en estos mamíferos. El pelo es un requisito fundamental para el aislamiento térmico y la regulación de la temperatura corporal, un carácter muy importante de los mamíferos actuales. La presencia de pelo implica a su vez, la presencia de glándulas sebáceas y sudoríparas para lubricar el pelo y promover la pérdida de calor. El cráneo y la mandíbula experimentaron progresivamente una serie de transformaciones desde el patrón ancestral de los sinápsidos hasta el de los mamíferos. La mandíbula de los sinápsidos estaba formada por el dentario y un grupo de huesos postdentarios mientras que la articulación al cráneo se daba por medio de los huesos articular y cuadrado (Figura 4). En los mamíferos, la mandíbula está formada sólo por el hueso **dentario** y la articulación al cráneo ocurre entre el **dentario** y el **escamoso**. En la transición sinápsidos-mamíferos, los huesos postdentarios migraron hacia el cráneo y pasaron a formar parte del oído medio (Figura 4). Los linajes mesozoicos de mamíferos muestran diversos grados en la adquisición de estos caracteres. Los mamíferos actuales tienen una morfología dentaria **tribosfénica** (la corona de sus muelas está formada por conos, crestas y cuencas) que les permite cortar y machacar (masticar) el alimento de manera simultánea durante la oclusión (encastre). La adquisición de este patrón ocurrió progresivamente a partir de un patrón ancestral en el que los dientes tenían una única cúspide y no tenían cuencas, por lo tanto sólo servían para cortar. La **masticación** del alimento es un rasgo típico de los mamíferos que tiene enormes implicancias metabólicas ya que permite maximizar la extracción de nutrientes y explotar además, una enorme variedad de tipos alimenticios.

RADIACIONES MESOZOICAS

La evolución de los mamíferos durante el Mesozoico puede sintetizarse en tres eventos de radiación:

Radiación Triásica. A partir de un grupo de cinodontes carnívoros se originaron en el Triásico medio (229-245 Ma.) los **mamíferiformes** (animales con aspecto de mamíferos)(Figura 3). Los

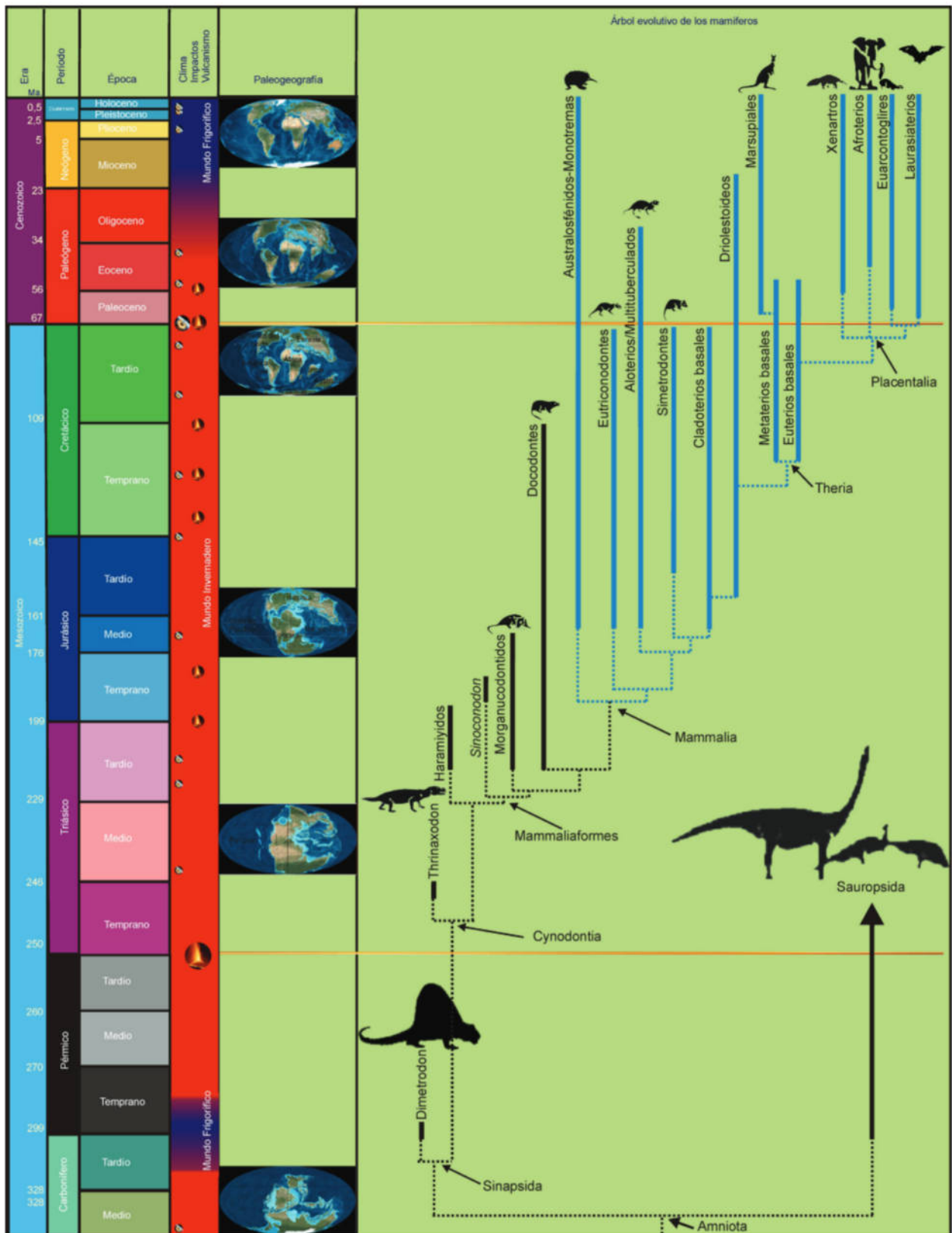


Figura 3. Escala de tiempo geológico con los cambios en la paleogeografía global y el árbol evolutivo de los mamíferos. La escala temporal y las reconstrucciones paleogeográficas fueron producidas con TSCreator (<http://www.tscreator.org>).

primeros mamíferiformes fueron animales de pequeño tamaño (20-40 gramos), con un cerebro grande, un buen desarrollo del oído y el olfato, fueron ágiles y nocturnos, insectívoros y carnívoros. Estos animales tenían una **doble articulación** entre el cráneo y la mandíbula (por un lado, la articulación reptiliana entre el hueso cuadrado y el articular y por otro lado, la articulación entre el hueso dentario y el escamoso). Estos animales tenían reemplazo dentario **difiodonte** (dientes permanentes que reemplazan a los de leche) y una **oclusión** (encastre) precisa entre los molares superiores e inferiores. Los mamíferiformes tenían **pelo** y secretaban leche, probablemente a partir de unas **glándulas cutáneas** primitivas que antecederían a las glándulas mamarias. Estos animales nacían probablemente de un huevo (eran **ovíparos**), en un estado muy inmaduro, y la leche materna habría sido un factor fundamental para completar el desarrollo del embrión. Este tipo ancestral de reproducción está aún presente en los monotremas actuales. Los grupos más representativos de esta radiación fueron los morganucodóntidos, docodóntidos, kuenotéridos y sinocondóntidos entre otros.

Radiación Jurásica. Los verdaderos mamíferos o **Mammalia**, surgen probablemente en el Jurásico temprano (170 -199 Ma.) (Figura 3). Los rasgos esenciales que definen el grupo son la presencia de **tres huesecillos en el oído medio**, un elemento óseo principal en la mandíbula (el dentario) y una **única articulación** cráneo-mandibular entre los huesos dentario y escamoso. En este grupo se incluyen una gran variedad de formas que retienen caracteres primitivos como la presencia de huesos postdentarios reducidos. Los grupos más distintivos de esta radiación fueron los multituberculados (muelas con muchas cúspides o conos acomodados en cuatro hileras), los triconodontes (muelas con tres conos alineados), los simetrodotes (muelas con tres cúspides formando un triángulo simétrico), los cladoterios y los australosfénidos (incluye a los monotremas y sus parientes extintos).

Radiación Cretácica. Los mamíferos que aparecen en el cretácico son los ancestros directos de marsupiales y placentarios (**Theria**). El rasgo fundamental que los define es la adquisición de una **dentición tribosfénica** y por lo tanto de la capacidad de masticar eficazmente el alimento. Los marsupiales y placentarios como tales, aparecen luego del límite Cretácico-Paleógeno y experimentan una explosión adaptativa aprovechando todos los nichos ecológicos vacantes luego de la desaparición de los dinosaurios.

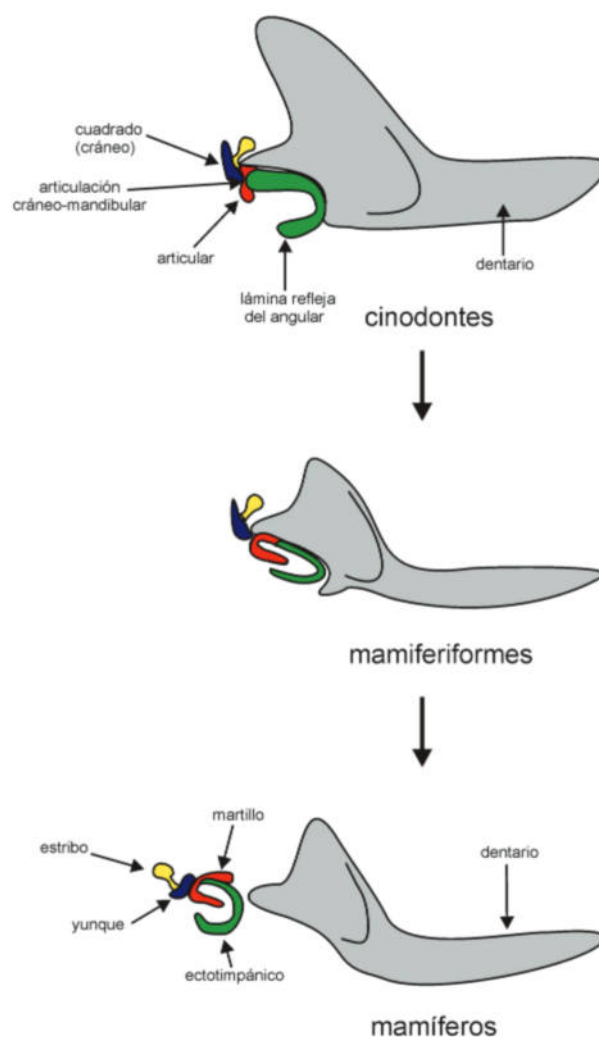


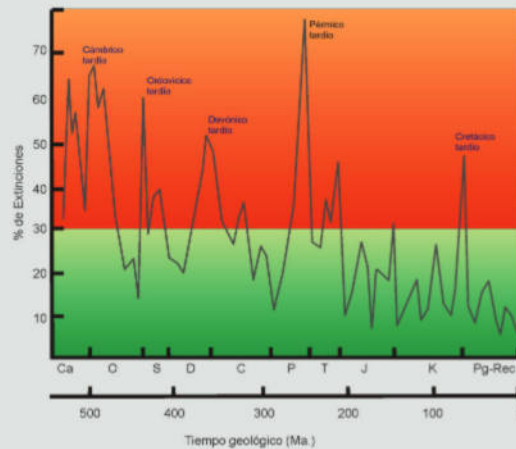
Figura 4. Evolución del oído en los mamíferos. Se muestra la reducción progresiva de los huesos postdentarios y su migración hacia el oído medio.

DISTRIBUCIONES PALEOBIOGEOGRÁFICAS

La Era Mesozoica tuvo una extensión de 183 millones de años. Durante ese prolongado lapso de tiempo, la configuración geográfica de los continentes experimentó una serie de modificaciones como consecuencia de la deriva continental. Hacia el Triásico temprano, los continentes estaban unidos en una gran masa terrestre denominada Pangea (Figura 3). Esta gran masa continental comenzó entonces a fragmentarse en el Jurásico temprano formando dos supercontinentes menores, Gondwana y Laurasia (Figura 3). El primero de ellos comenzó a moverse hacia el polo sur y a fragmentarse en sus

Extinciones

La historia de la vida es un continuo de apariciones y desapariciones de especies y grupos de especies a lo largo del tiempo. Las especies tienen un período de persistencia aproximado de entre 0,5 y 1,5 Ma. luego del cual desaparecen y son reemplazadas por otras nuevas. La desaparición continúa a lo



Para que un evento de extinción se considere masivo, al menos el 30% de las especies vivientes en un período dado deben desaparecer bruscamente. Independientemente de las causas de tales catástrofes, las extinciones masivas no son selectivas en cuanto al tipo de especie o roles ecológicos afectados y provocan literalmente una limpieza en la diversidad biológica. Posteriormente, cuando la biota se reacomoda, quedan vacantes una enorme cantidad de nichos ecológicos que serán aprovechados por las especies sobrevivientes.

Son cinco las mega-extinciones de la historia. La de mayor magnitud fue la del **Pérmico tardío** que provocó la desaparición del 50% de las familias y entre el 80-96% de las especies vivientes. La causa parece haber sido una gran actividad volcánica que habría generado un efecto invernadero devastador. Los grandes depósitos permo-triásicos de basaltos en Siberia

partes individuales (América del Sur, África, India, Australia y Antártida), mientras que el segundo comenzó a moverse hacia el norte y a dividirse en placas menores (América del Norte, Europa+Asia). Hacia inicios del Cretácico, Gondwana y Laurasia estaban completamente separadas, aunque conexiones intermitentes entre América del Sur y del Norte habrían posibilitado el flujo de faunas entre ambos continentes.

En este contexto geográfico evolucionaron las faunas de mamíferos mesozoicos. La radiación Triásica tuvo lugar en todo Pangea y esto se evidencia en la distribución global de los fósiles de mamíferiformes. Los mamíferiformes triásicos fueron mayormente cosmopolitas. Los morganucodóntidos y docodóntidos han sido hallados tanto en territorios de Laurasia (Europa, América del Norte, Groenlandia, China) como de Gondwana (África e India) mientras que los sinoconodóntidos provienen de la China. La radiación Jurásica tuvo lugar en un contexto de fragmentación de Pangea. La distribución de los fósiles refleja esta geografía cambiante y se observan algunos grupos cosmopolitas y otros de distribución acotada. Los eutri-

conodotes, multituberculados, simetrodotes y driolestoides fueron cosmopolitas hallándose especímenes fósiles en casi todos los continentes. Los australosféridos, como su nombre lo indica fueron mamíferos originados en el hemisferio sur, es decir que se originaron en Gondwana y no se dispersaron hacia Laurasia al igual que los Gondwanaterios, un grupo de mamíferos australes de relaciones filogenéticas inciertas. Finalmente, la radiación Cretácica tuvo lugar en un contexto de fragmentación de las masas continentales de Gondwana y Laurasia. Los terios cretácicos (ancestros de los marsupiales y placentarios) se habrían originado en Asia y desde allí se dispersaron, vía Europa hacia América del Norte para luego arribar a territorio sudamericano a inicios del Cretácico tardío. A la llegada de los terios, América del Sur estaba poblada por mamíferos gondwánicos (australosféridos y gondwanaterios) y algunas formas de origen pangeico (simetrodotes y multituberculados). Este conjunto de mamíferos más los terios inmigrantes, habría sido el stock inicial a partir del cual evolucionó la fauna de mamíferos sudamericanos de la Era Cenozoica.

ESPERANDO EL IMPACTO

Los inicios de la era Cenozoica están determinados por la gran extinción del Cretácico-Paleógeno (K-Pg) causada probablemente por el impacto de un gran asteroide (Figura 5). Aunque esta no fue de la magnitud de la Permo-Triásica, es una de las cinco mayores extinciones de la historia y en ella desaparecieron de la faz del planeta el 50% de las especies vivientes. Como otrora ocurriera con los amniotas tempranos, los mamíferos debieron sobreponerse a este evento catastrófico. Cuáles fueron los rasgos ventajosos que les permitieron a este grupo de vertebrados sobreponerse a un evento tan drástico como la extinción K-Pg?. La respuesta es que probablemente la totalidad de rasgos morfológicos diagnósticos de los mamíferos contribuyeron a la adquisición de un carácter esencial para la supervivencia en los hostiles ambientes del Cretácico tardío: la homeotermia.

Los mamíferos regulamos nuestra temperatura corporal y para ello hacemos uso de diversos órganos y sistemas de órganos. La posesión de un paladar secundario osificado permite separar las cavidades bucal y nasal que, a su vez permite desarrollar un sistema turbinal que es fundamental para calentar el aire frío que ingresa a los pulmones. Por otro lado, el paladar facilita la tarea de comer y respirar simultáneamente. El adecuado procesamiento de los alimentos, es decir la masticación, posibilita extraer el máximo de nutrientes contenidos en los alimentos y transformarlos en energía como así también incrementa la variedad de los mismos que se pueden ingerir. Ya se mencionó antes el rol fundamental que la dentición tribosfénica tiene en la masticación. La posesión de pelos para alcanzar el aislamiento térmico y de glándulas sudoríparas para disipar el calor está en relación directa con la homeotermia. Todos estos rasgos estaban ya presentes en los mamíferos cretácicos, y sumados al pequeño tamaño corporal, la elevada tasa de reproducción, la posesión de glándulas mamarias para producir el alimento de las crías, la posesión de un oído medio altamente eficaz en la amplificación de los sonidos y la habilidad para cavar madrigueras, habrían conformado el stock de atributos que les otorgó a los mamíferos la capacidad de superar las dramáticas instancias de la extinción K-Pg.

Pareciera entonces, que los mamíferos estuvieron allí, en aquellas lejanas noches cretácicas, agazapados a la sombra de los dinosaurios, esperando el impacto, para luego salir a la luz y mostrar en todo su esplendor su verdadero potencial. Sobre la radiación cenozoica temprana de los mamíferos se trata la siguiente entrega (Los Mamíferos Parte II).

LECTURAS SUGERIDAS

Bonaparte, J. 1997. El Triásico de San Juan y La Rioja, Argentina y sus dinosaurios.

Bonaparte, J. & Migale, L. 2010. Protomamíferos y mamíferos mesozoicos de América del Sur.

Martinelli, A., Forasiepi, A.M. & Rougier, G. Australosfénidos: parientes cercanos de los enigmáticos monotremas. *Ciencia Hoy*, 104: 52-62,

Kielan-Jaworowska, Z, Cifelli, R & Luo, Z-X, 2004, *Mammals from the Age of Dinosaurs: Origins, Evolution and Structure*, Columbia University Press, New York.

Luo, Z-X, 2007, 'Transformation and diversification in early mammal evolution', *Nature*, 450:1011-1019.

Raven, P. 2005. *Biology*. McGraw-Hill Education, India.

Rougier, G. 2002. Mesozoic Mammals. *Encyclopedia of Life Sciences*. Macmillan publishers Ltd, Nature Publishing Group / www.els.net