

EL ORIGEN DE LOS MAMÍFEROS

José F. Bonaparte



Museo Municipal
de Ciencias Naturales
"Carlos Ameghino"

Mercedes - Buenos Aires
Argentina

F H N
FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL
FÉLIX DE AZARA

 **Universidad
Maimónides**

EL ORIGEN DE LOS MAMÍFEROS

José F. Bonaparte

Museo Municipal de Ciencias Naturales "Carlos Ameghino".
Calle 26 Nro. 512. Mercedes-Buenos Aires.
Email: bonajf@hotmail.com.ar

Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Hidalgo 775, 7º piso,
Universidad Maimónides, Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

2014

Museo Municipal
de Ciencias Naturales
"Carlos Ameghino"

Mercedes - Buenos Aires
Argentina

F H N
FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL
FÉLIX DE AZARA

 | *Universidad Maimónides*



 | **Universidad Maimónides**

Fundación de Historia Natural Félix de Azara

Departamento de Ciencias Naturales y Antropológicas
CEBBAD - Instituto Superior de Investigaciones - Universidad Maimónides
Hidalgo 775 P. 7º - Ciudad Autónoma de Buenos Aires
(54) 11-4905-1100 int. 1228 / www.fundacionazara.org.ar

Museo Municipal de Ciencias Naturales “Carlos Ameghino”

Mercedes - Buenos Aires Argentina

Directora Interina: Stella Maris González

Diseño gráfico: Mariano Masariche

Impreso en Argentina - 2014

Se ha hecho el depósito que marca la ley 11.723. No se permite la reproducción parcial o total, el almacenamiento, el alquiler, la transmisión o la transformación de este libro, en cualquier forma o por cualquier medio, sea electrónico o mecánico, mediante fotocopias, digitalización u otros métodos, sin el permiso previo y escrito del editor. Su infracción está penada por las leyes 11.723 y 25.446.

El contenido de este libro es responsabilidad de sus autores

Bonaparte, José Fernando

El origen de los mamíferos. - 1a ed. - Buenos Aires : Fundación de Historia Natural Félix de Azara, 2014.
28 p. : il. ; 21x23 cm.

ISBN 978-987-29251-8-5

1. Paleontología.
CDD 560

Fecha de catalogación: 10/06/2014

CONTENIDO

Abstract / Resumen	Pág. 4
Introducción	Pág. 5
Reseña del clado ancestral: los Epicynodontia (Hopson y Kitching, 2001)	Pág. 8
Posible influencia del ambiente en la evolución de los “proto-mamíferos”	Pág. 17
Comentarios sobre otros aspectos del origen de los mamíferos	Pág. 19
Agradecimientos	Pág. 23
Bibliografía	Pág. 24

Abstract

This paper is in honour to the huge paleontological work done by Dr. Florentino Ameghino, presented on the first centenary of his death.

The origin of mammals is one of the more significant subject of the evolutionary history of vertebrates. Fortunately the fossil record of their ancestral group, the Triassic Cynodontia, is particularly rich in South America. Since 1960 on numerous discoveries in Argentina and Brazil allowed new observations on their anatomy and filogenetic interpretations for a better understanding of the problem. Perhaps the more significant was the discovery of the ancestral family Brasilodontidae which include "direct" ancestors to Morganucodonta. Within the clade Cynodontia (including Procynosuchidae), three subclades are recognized: Gomphodontia, Galesauria and Brasilodonta. Galesauria, including Probainognathia is considered only distantly related to the origin of mammals.

A brief account of the Triassic paleoenvironment of the South American Triassic is made. It is considered that the *Dicroidium Flora* played a fundamental role in the diversification of Cynodontia. The very small size and the insectivorous habits of the Brasilodonta, along with interrelated conservative and progressive characters permitted to reach mammalian levels of derivation, as high metabolism, lactance, and so on. It is recognized that the behavior of the genetic code, conservative and progressive in some respects, was responsible for the "directional evolution" seen amongst Triassic cynodonts, perhaps working more effectively for evolution than the natural selection of Darwin. It is briefly commented that the steady progress of molecular biology is opening new ways in the complex understanding of the constitution of new and more derive vertebrate groups.

Resumen

Este trabajo está dedicado a la proficua y brillante labor científica del Dr. F. Ameghino al cumplirse el primer centenario de su fallecimiento.

El origen de los mamíferos es uno de los temas más fascinante de la historia de los vertebrados tetrápodos. Felizmente el registro fósil de los cinodontes vinculados al origen de los mamíferos es particularmente rico en América del Sur, especialmente en la Argentina y Brasil. Los numerosos hallazgos efectuados a partir de 1960 en ambos países han brindado nuevas e inesperadas novedades interpretativas sobre la sistemática y evolución de ese variado grupo de terápsidos -Cynodontia- que dieron origen a los primeros mamíferos en el límite Triásico-Jurásico. Particularmente el reciente descubrimiento y estudio de los Brasilodontidae ha generado una amplia revisión de los Cynodontia. Así se ha reconocido un linaje ancestral a los primeros mamíferos, el subclado Brasilodonta, y también otro subclado de especies carnívoras, denominado Galesauria. Estos desarrollaron algunos caracteres más derivados que los primeros mamíferos representando un linaje con evolución parcialmente paralela a la protagonizada por los mamíferos pero que no fueron ancestros de aquellos por desarrollar diversos caracteres más especializados. Los Brasilodonta conservaron caracteres primitivos como la muy pequeña talla y hábitos insectívoros al mismo tiempo que desarrollaron dentición más especializada, mejor organización del sistema olfativo y auditivo que, junto a una caja cerebral proporcionalmente más amplia, les permitió alcanzar niveles de evolución y funcionalidad de verdadero nivel mamaliano. En un somero análisis de las posibles condiciones ambientales en que se originaron los mamíferos, no se han detectado influencias evidentes de éstas.

Introducción: el origen de los mamíferos

Este trabajo sobre el origen de los mamíferos es parte del sentido homenaje que el Museo "Carlos Ameghino" de Mercedes (Bs. As.) brindó a la memoria del insigne paleontólogo argentino Dr. F. Ameghino al cumplirse el centenario de su fallecimiento en 1911.

En los tiempos del sabio casi no se conocían indicios fósiles relacionados íntimamente con el origen y primeras mani-

festaciones de los mamíferos, *Mammalia* Linnaeus, 1758, fenómeno que hoy podemos señalar que ha ocurrido en el límite Triásico-Jurásico, hace unos 215 m.a. en el supercontinente de Pangea.

Por ello, Ameghino se refirió muy vagamente al mismo, en cambio sí se refirió en amplitud al origen de los mamíferos cenozoicos (Ameghino, 1887), especialmente de nuestro continente.

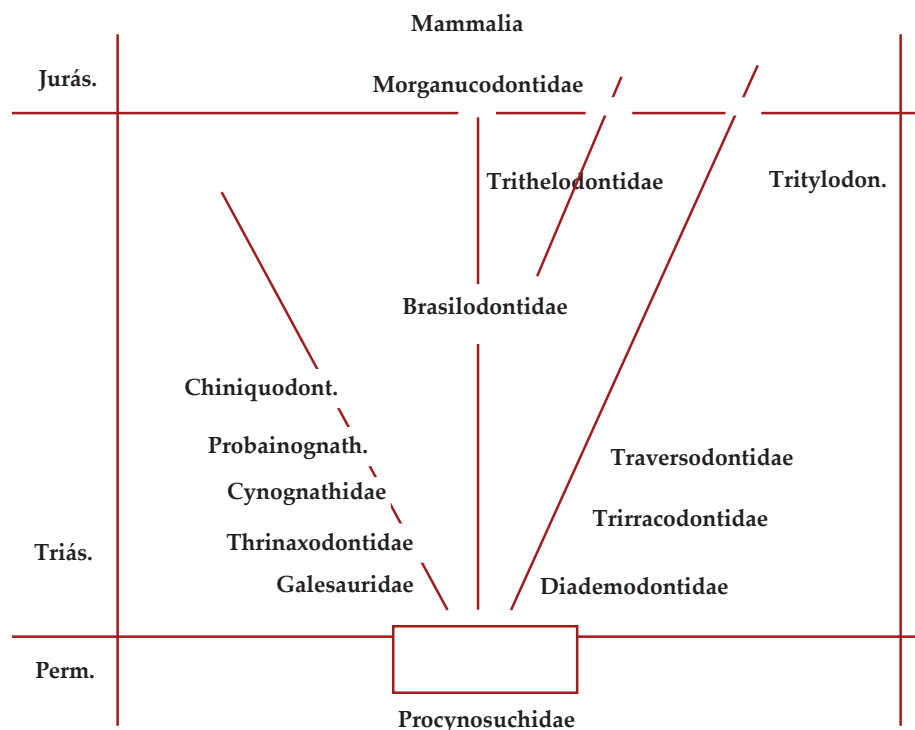


Fig. 1. Filogenia tentativa de los cinodontes del Triásico de América del Sur y su culminación con los mamíferos Morganucodontidae.

La diferenciación de los primeros mamíferos de sus ancestros “reptilianos” llamados Cynodontes ocurrió en el Triásico más superior, cerca del límite Triásico-Jurásico (Fig. 1) hace unos 215 m.a. Sus ancestros directos fueron unos pequeños cinodontes, *Cynodontia* (Owen 1861), de hábitos insectívoros de la familia Brasilodontidae, reconocida recientemente (Bonaparte *et al.*, 2005), a partir del descubrimiento de numerosos ejemplares muy bien preservados, colectados en la Formación Caturrita (Andreis *et al.*, 1980), del Estado de Río Grande do Sul, Brasil, por comisiones del Museo Argentino de C. Naturales de Buenos Aires y colegas brasileños del Museu de Ciências Naturais, y de la Universidad Federal de Río Grande do Sul, ambas instituciones con sede en Porto Alegre.

El origen de los mamíferos, con todas sus cualidades anatómicas que los diferencian netamente del resto de los vertebrados, ha sido y es un tema de gran interés para los estudiosos de la evolución, tal vez atraídos por las notables cualidades de algunos linajes mamalianos, incluido el de los Primates y especialmente los Homínidos y el Hombre.

Robert Broom fue tal vez el primer paleontólogo que señaló enfáticamente a los Cynodontia como el grupo zoológico que originó a los primeros mamíferos (Broom, 1912). Ese acierto de Broom se mantiene en la actualidad, aunque con bases comparativas y metodológicas más firmemente documentadas que a principios del siglo XX.

Los hallazgos del Triásico Inferior de África se fueron sucediendo y se prestó mayor atención a la anatomía general de los Cynodontia en busca de evidencias morfológicas firmes que proyectaron nuevas luces

sobre la transición morfológica entre unos y otros.

Así surgieron grupos de investigadores en Londres y Cambridge que desarrollaron estudios muy detallados sobre los primeros mamíferos, dirigidos por K.A. Kermack en el University College y por F.R. Parrington en Cambridge, que se sumaron a la fructífera labor previa de G.G. Simpson.

Nuevos hallazgos y estudios realizados por una amplia generación de destacados discípulos, particularmente de Parrington, se dedicaron a analizar y comprender cómo habría ocurrido el origen de los mamíferos y cuáles habrían sido los cambios anatómicos progresivos que culminaron con el surgimiento de la condición mamaliana. En tal sentido A.W. Cromton y Hopson formaron otra generación de estudiosos que fueron ajustando con más detalle los diversos aspectos evolutivos de la tan analizada transición. No obstante, el registro fósil indispensable para nuevas observaciones fue esquivo hasta 2003 (Bonaparte *et al.*) en mostrar los cinodontes que protagonizaron la transición, ya que solo se había logrado definir al llamado “grupo hermano” de los mamíferos, pero no al potencial ancestro directo de aquellos. Esa falencia del registro fósil estimuló al desarrollo de hipótesis variadas (Kemp 1982; Hopson y Barghusen, 1986; Rowe, 1988), que permitió la elaboración de complejos estudios e interpretaciones sobre la complejidad del fenómeno evolutivo involucrado en la transición Cynodontia Mammalia. Entre ese grupo de investigadores (imposible nombrarlos a todos en este modesto trabajo), creo que se destaca el discípulo de F. R. Parrington, el Dr. Tom Kemp (Oxford University) quien ha prestado especial atención en

reconocer que la citada transición ha incluido una variedad de fenómenos orgánicos, de comportamientos y de la compleja estructura genética, del genotipo, que fueron condicionando el desarrollo de un metabolismo más complejo, que habría generado ese notable nivel biológico que ostentan los mamíferos (Kemp, 2009). Asimismo, corresponde señalar el notable trabajo realizado por el discípulo de A. W. Crompton, Zhe Xi Luo, por sus detallados estudios sobre la transformación evolutiva de diversos caracteres craneanos (Luo, 2001; 2007).

Los pequeños “protomamíferos” del sur de Brasil presentan una cantidad de caracteres mamalianos en la dentición, paladar primario y secundario óseo, en las características de la articulación cráneo-mandibular, en el desarrollo del oído interno y en la notable amplitud de la caja cerebral. Estos caracteres muy derivados hacia la condición mamaliana, ofrecen ciertas dudas para determinar si ya son mamíferos o no. Felizmente gracias a la excelente conservación de los ejemplares fósiles se dispone de muy amplia información anatómica del cráneo, mandíbulas y dentición que evitan interpretaciones equívocas. Se trata en verdad de especies con gran cercanía a la condición mamaliana pero que aún conservan unos pocos caracteres que muestran sólo en forma incipiente su transición a los mamíferos. Por ejemplo la articulación cráneo-mandibular de los mamíferos se verifica entre el cóndilo del dentario y la cavidad

glenoidea del escamosal, caracteres que están presentes en los brasilodóntidos sólo en forma incipiente, sin haber logrado aun el típico y especializado desarrollo de los mamíferos.

El hallazgo de los brasilodóntidos y los posteriores estudios e interpretaciones filogenéticas que se publicaron (Bonaparte *et al.*, 2003; 2005; 2006; 2010; Bonaparte, 2011) causó fuertes expectativas en el mundo científico que analiza temas evolutivos de los vertebrados superiores. Es probable que teniendo en cuenta la lenta evolución de los “protomamíferos” a lo largo de los 45 m.a. del Triásico, restarían varios millones de años aún para manifestarse el notable nivel evolutivo que caracterizó a los primeros mamíferos del límite Triásico-Jurásico.

Hoy, gracias a los hallazgos del sur de Brasil, logrados en gran parte por el apoyo de la National Geographic Society y a la colaboración de los colegas brasileños, se tiene certidumbre que los ancestros más cercanos de los primeros mamíferos, fueron los extremadamente pequeños brasilodóntidos al igual que los primeros mamíferos, con un peso corporal de 10 gramos o menos. Eran de hábitos insectívoros con una mezcla de caracteres derivados en la dentición, y el volumen de la caja craneana, y al mismo tiempo caracteres primitivos en el tipo de reemplazo dentario, en la persistencia de los huesos postdentarios y en la falta de osificación de los cartílagos del septum interorbitario, entre otros.

Reseña del clado ancestral: los Epicynodontia (Hopson y Kitching, 2001)

Los “reptiles mamiferoides” mejor conocidos como Cynodontes, han sido ampliamente estudiados en sus cualidades anatómicas y evolutivas por diversos investigadores (de los que cito sólo un trabajo): Owen, 1859; Seeley, 1884; Broom, 1912; Watson, 1913; Haughton, 1918; Amalitzky, 1922; Huene, 1928; Parrington, 1936; Cabrera, 1943; Minoprio, 1954; Brink, 1955; Crompton, 1955; Fourie, 1962; Romer, 1967; Hopson, 1991; y muchos otros), basados en gran parte en los descubrimientos realizados en el Triásico de África del Sur, pero también en Brasil, Argentina, Antártida, Rusia y Alemania. Hopson y asociados, en trabajos recientes (1991; 2001) tuvieron el mérito de definir e interpretar más ajustadamente a este importante grupo ancestral a los mamíferos. Bonaparte (2009, 2011) siguiendo lineamientos generales (Hopson, 1991; Kemp, 2005) y agregando amplia información inédita que aportaron los estudios de los cinodontes Brasilodontidae (Bonaparte, 2005), de Brasil, propuso el reconocimiento de tres subclados o agrupaciones bien diferenciadas anatómicamente, dentro del clado de los Cynodontia (Owen, 1861), originados en la familia ancestral Procynosuchidae (Fig. 2). Son ellos:

Gomphodonta (Fig. 3 y 4). Considero tentativamente que este subclado se habría originado en primitivos Procynosuchidae (Fig. 2), desarrollando denticiones gonfodon-

tas especializadas para herbivorismo y tallas medianas a grandes. Estos cinodontes fueron hábilmente reseñados por Hopson (1991; 2001). Se caracterizan por especies con notables especializaciones dentarias para triturar los vegetales, pero también, a lo largo de su extensa evolución desarrollaron muchos caracteres mamalianos, cualidades presentes en todos los Cynodontia. Los gonfodontes están representados por tres familias principales registradas desde el Triásico Inferior hasta fines del Triásico, con algunos registros en el Jurásico Inferior. Son ellas Diademodontidae (Haughton, 1924), Triracodontidae (Hopson y Kitching, 1972), y las familias hermanas Traversodontidae (Huene, 1936) y Tritylodontidae (Cope, 1884). El concepto de “familias hermanas” se sustenta en las notables afinidades morfológicas entre el cráneo y dentición anterior de *Ischignathus sudamericanus* Bonaparte (1963) y los caracteres craneanos de los diversos Tritylodontidae.

El origen de los gonfodontes, que fueron muy numerosos en la Argentina y Brasil, fue interpretado por (Hopson y Kitching, 2001) en un grupo de cinodontes carnívoros: los Cynognathidae, interpretación que ofrece serias dudas. Más probable es inferir su origen en los primitivos cinodontes Procynosuchidae (Broom, 1948) (Fig. 2), del Pérmico Superior de África (Kemp, 1979; 2005), que poseían caracteres generalizados, aptos para generar nuevos tipos adaptativos.

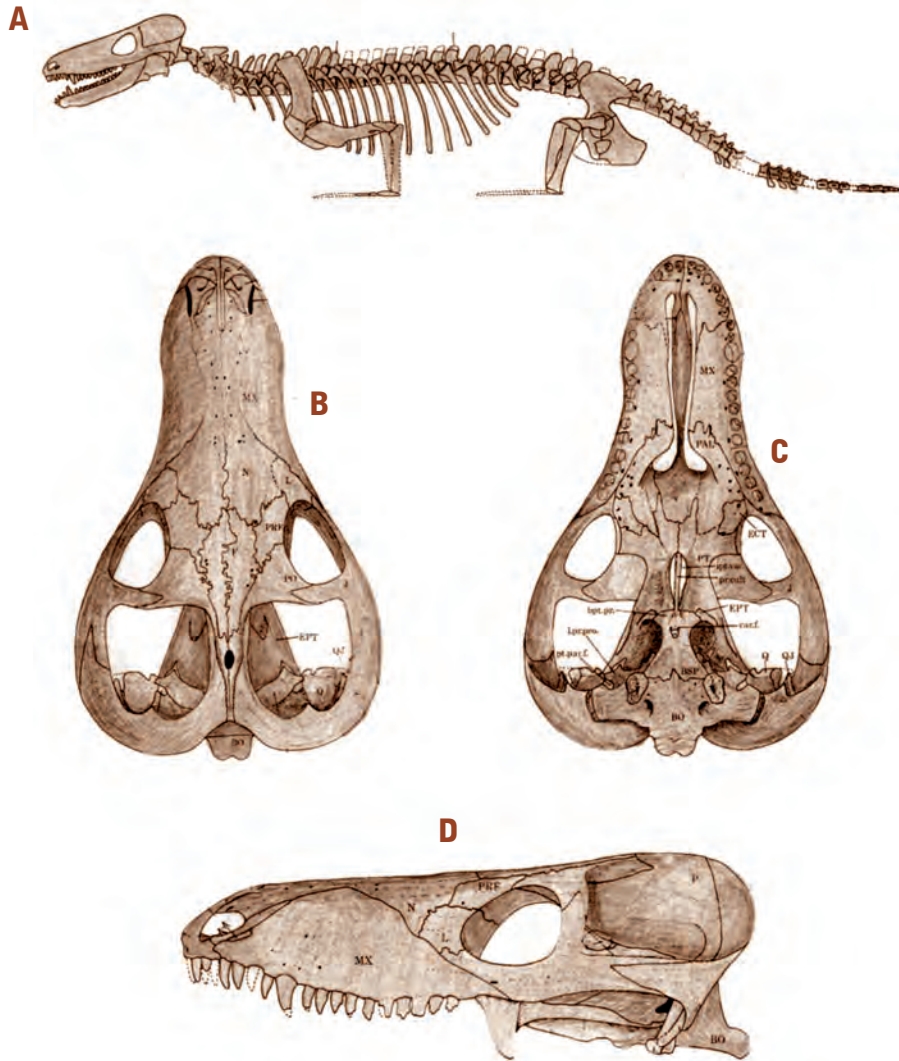


Fig. 2. Cynodontia ancestral. *Procynosuchus* del Pérmico Superior de África del Sur. *Procynosuchus* reúne diversos caracteres ancestrales a la totalidad de los Cynodontia triásicos. A, reconstrucción del esqueleto en vista lateral izquierda, largo total estimado 75-80 cm.; B y C, vistas dorsal y palatina del cráneo respectivamente; D, vista lateral izquierda del cráneo. Basados en Kemp, 1979.

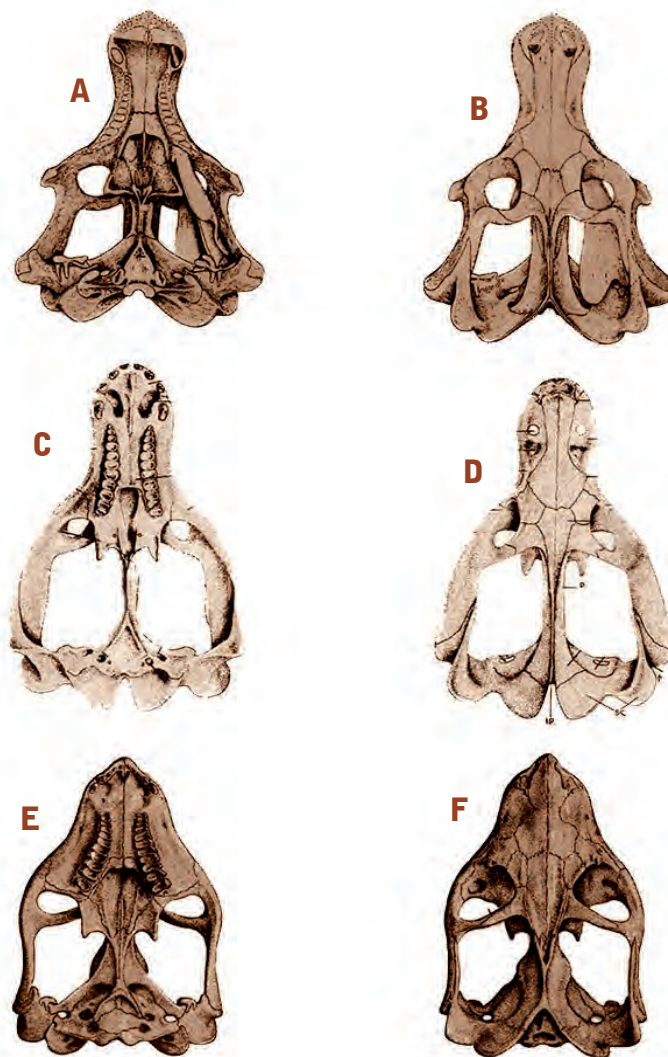


Fig. 3. Subclado Gomphodonta. A y B, vistas palatina y dorsal respectivamente del cráneo de *Diademodon* sp., del Triásico Inferior de Sudáfrica. C y D, vistas palatina y dorsal respectivamente, del Traversodontidae *Pascualgnathus* sp. del Triásico Medio Inferior de Puesto Viejo, área de San Rafael, Mendoza. E y F, vistas palatina y dorsal respectivamente, del cráneo de *Massetognathus* sp. de la Formación Ischichuca, Triásico Medio de La Rioja. Figuras modificadas de Kemp (2004), Bonaparte (1966) y Romer (1967).

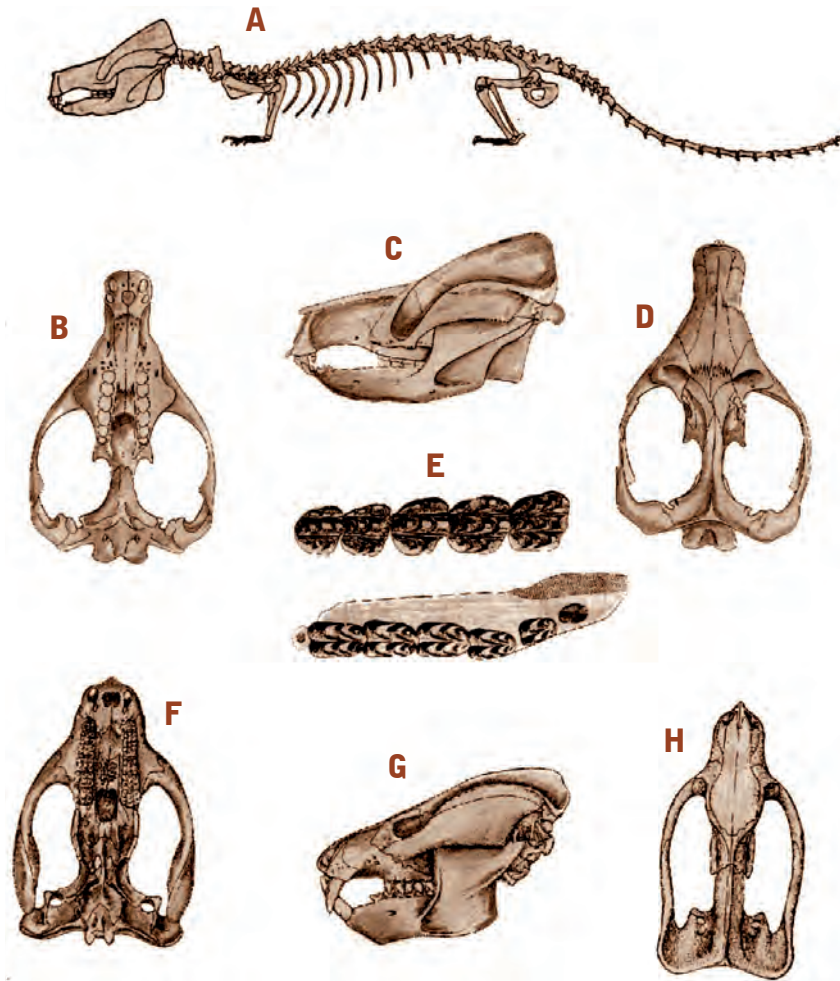


Fig. 4. Subclado Gomphodonta. A, vista lateral izquierda del esqueleto de un Tritylodontidae, *Oligokyphus* del Liásico (Jurásico Inferior) de Inglaterra. Largo total del mismo unos 65 a 70 cm. B, C y D, cráneo en vista palatina; cráneo y mandíbula en vista lateral izquierda; y cráneo en vista dorsal respectivamente de *Oligokyphus* sp. del Liásico de Inglaterra según Kühne, 1956. E, postcaninos superiores e inferiores de *Oligokyphus* en vista oclusal. F, G y H, vistas palatina, lateral izquierda y dorsal del cráneo de *Kayentatherium* del Jurásico Inferior de USA., según Sues 1986. Largo total del cráneo aprox. 25 cm.

Galesauria (Fig. 5 y 6). Se habrían originado en los Procynosuchidae citados, desarrollando denticiones y hábitos carnívoros, caracterizados por tallas medianas a grandes, y el logro de caracteres más derivados que en los más primitivos mamíferos. Estos cinodontes carnívoros se han registrado desde el límite Pérmico Triásico con el género *Galesaurus* hasta la mitad más antigua del Triásico Superior, ostentando un biocron de aproximadamente 35 m.a. Se integra con variadas especies con el cráneo de unos 8 cm en *Probainognathus* (Romer, 1972), del Triásico Medio hasta 30 cm de largo en *Belesodon* (Huene, 1935-42), del Triásico Superior de Brasil.

Las variadas formas de este subclado, de las familias Galesauridae (Lydekker, 1890), Cynognathidae (Watson, 1917), Chiniquodontidae (Huene, 1936) y Probainognathidae (Romer, 1973), fueron motivos especiales de estudios en busca de un patrón morfoanatómico que ilustrara sobre la transición Cynodontia-Mammalia, especialmente por el caso de *Probainognathus* (Romer, 1970; Crompton, 1974; y otros investigadores).

No obstante, si bien ese género presenta diversos rasgos mamalianos, otros caracteres mostraron ser muy especializados para el régimen carnívoro que lo alejaban de la hipotética posición ancestral a los Mammalia. Tales caracteres, manifiestos en el fuerte paladar primario, los amplios y fuertes arcos temporales, las mandíbulas cortas y gruesas, la caja cerebral muy pequeña y fuerte cresta parietal, fueron caracteres presentes en todas las especies de Galesauria, subclado que probablemente se extinguió sin dejar descendientes.

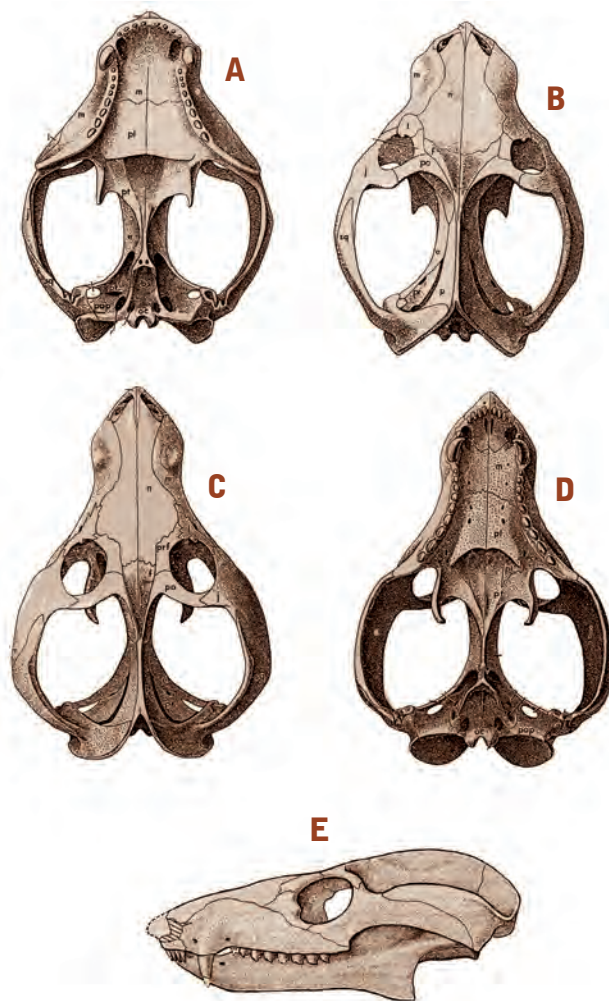


Fig. 5. Cráneos de algunos integrantes del subclado Galesauria, cinodontes que abundaron durante gran parte del periodo Triásico. A y B, cráneo de *Chiniquodon* en vistas palatina y dorsal respectivamente; C y D, vistas dorsal y palatina del cráneo de *Probelesodon*, de unos 12 cm. de largo; E, vista lateral izquierda del cráneo y mandíbula de *Probelesodon* en vista lateral izquierda. Largo total del cráneo 80 m.m. Basado en Kemp, 2005, Romer, 1969 y 1973.

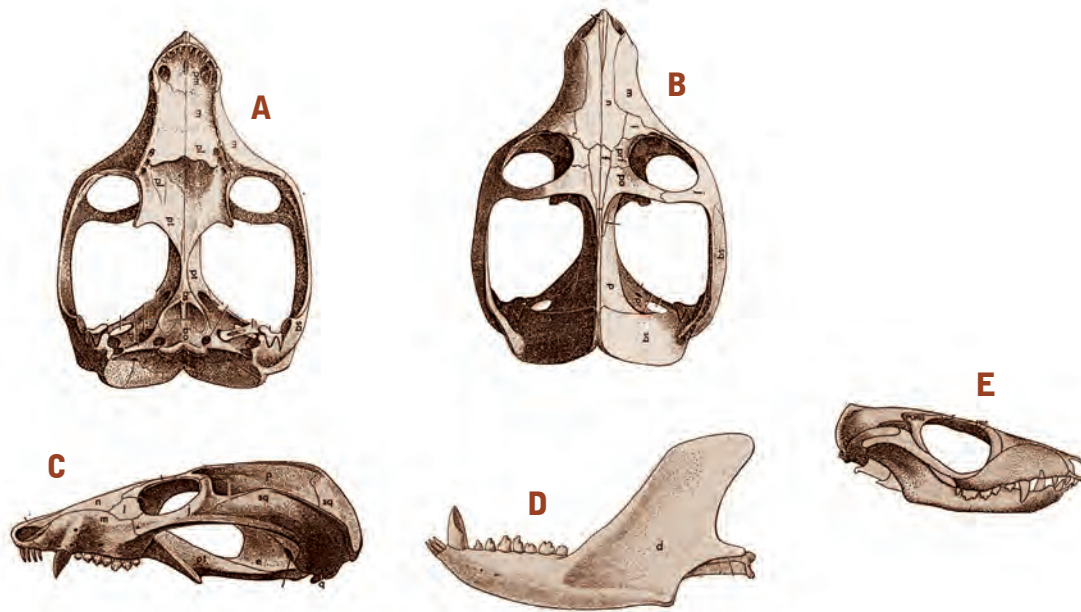


Fig. 6. Subclado Galesauria. El cinodonte carnívoro *Probainognathus* del Triásico Medio de La Rioja, originalmente se lo relacionó estrechamente al origen de los mamíferos, pero muestra especializaciones que impiden considerarlo como un potencial ancestro. A y B, vistas palatina y dorsal del cráneo; C, vista lateral izquierda del cráneo; D, vista lateral izquierda de la mandíbula; E, ejemplar juvenil referido tentativamente a *Probainognathus*. Basado en Romer, 1970 y Bonaparte y Crompton, 1994.

Brasilodonta (Fig. 7 y 8). Por la evidencia disponible se infiere que este subclado se habría originado en los Procynosuchidae del Pérmico Superior, desarrollando diversos caracteres mamalianos pero conservando tallas pequeñas y hábitos insectívoros. Este subclado de pequeños cinodontes triásicos fue reconocido recientemente (Bonaparte, 2011), por las fuertes diferencias morfológicas que presenta con los restantes cinodontes agrupados tanto en Gomfodonta como en Galesauria. El conocimiento de los Brasilodonta

(familias Brasilodontidae y Triltheledontidae) (Broom, 1912), está basado en diversos descubrimientos realizados en África, Brasil, Argentina, y restos fragmentarios en Europa y Norteamérica. Fueron de muy pequeña talla, con cráneos de 30 mm a 60 mm de largo, y de probables hábitos insectívoros.

Los cinodontes que denominé “pre-mamalianos” (Bonaparte, 2011) o sea los brasilodóntidos y tritheledóntidos integran claramente la línea evolutiva conducente a los mamíferos. El género *Brasilitherium* es

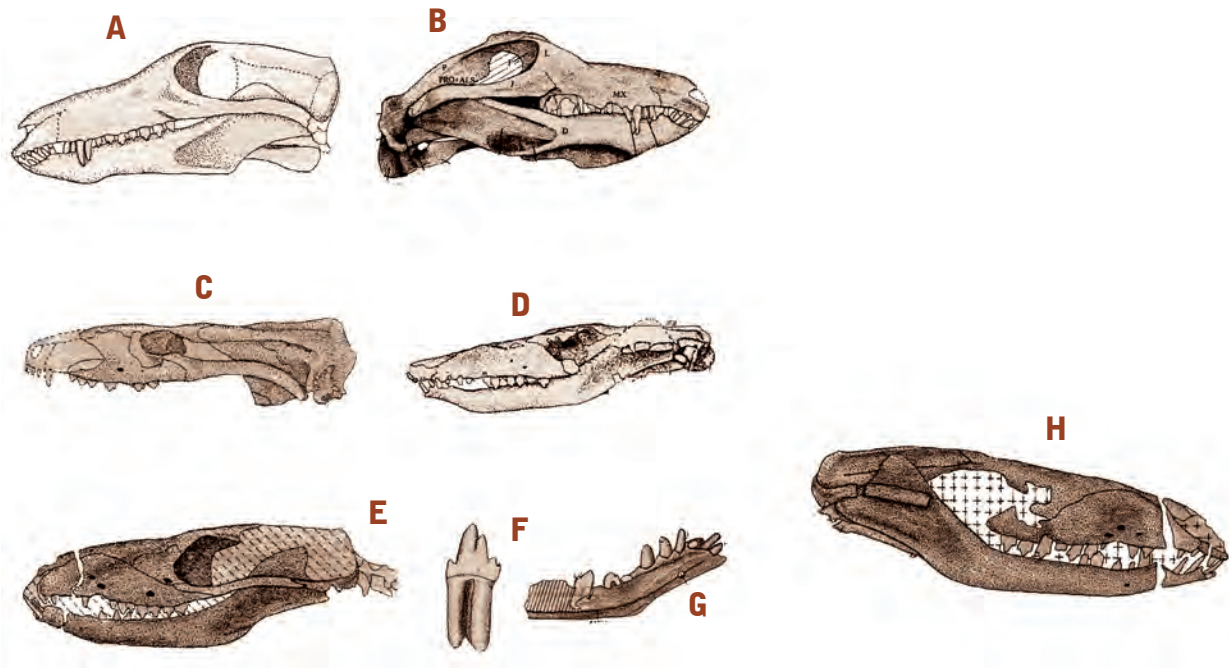


Fig. 7. Subclado Brasilodarita. Familia Brasilodontidae. A, reconstrucción del cráneo y mandíbulas de *Protheriodon estudianti*, en vista lateral izquierda. B, el cráneo y mandíbula del mismo como se ha preservado, en vista lateroventral derecha. Largo total del cráneo: 44 mm. Procede del sector inferior de la Formación Santa María, de edad aproximadamente Triásico Medio, Ladiniano. C, cráneo de *Brasilodon quadrangularis* en vista lateral izquierda. Largo máximo del cráneo reconstruido en el sector del premaxilar, 30 mm. Procede de las areniscas masivas de la Formación Caturrita, en el Estado de Río Grande do sul. D, cráneo y mandíbula de *Brasilitherium riograndensis* en vista lateral izquierda. Largo total del cráneo 28 mm. Procede del sector inferior de la Formación Caturrita, Municipio de Faxinal do Saturno. Su antigüedad corresponde al Noriano inferior, Triásico Superior. E y H, cráneo y mandíbula de *Minicynodon maieri* en vista lateral izquierda y derecha, según se ha preservado. Largo total del cráneo 23 mm. Procede de los mismos niveles que el ejemplar indicado con D. F, vista bucal de un postcanino inferior de *Brasilitherium* sp. mostrando el proceso de bifurcación de su raíz que aun no se ha concretado. No obstante, los canales nutricios ya están bien divididos. Procede de la Formación Caturrita en las cercanías de Candelaria, RGS. G, sector anterior del dentario de *Brasilitherium* sp. mostrando detalles de su proyección anterodorsal, sus incisivos procumbente y la débil sínfisis mandibular. Igual procedencia que en F. Todos los materiales de esta figura son parte de la colección paleontológica de la UFRGS de Porto Alegre, Brasil.

anatómicamente transicional a los morganucodóntidos (Bonaparte *et al.*, 2003; 2005; 2006; Bonaparte, 2011). Las dos familias de Brasilodonta muestran relaciones de grupo hermano entre ellas, en tanto que los brasilodóntidos en particular, con los morganucodóntidos.

Los brasilodóntidos son conocidos tentativamente desde el Triásico Inferior (Das y Gupta, 2012) y más claramente desde el Triásico Medio hasta el Noriano Inferior, y los tritheledóntidos desde el Noriano Inferior (Bonaparte *et al.*, 2001), hasta el Jurásico Infe-

rior (Crompton, 1958; Sidor y Hancox, 2006; Martinelli y Rougier, 2007).

Los brasilodóntidos indican haber sido conservadores en ciertos caracteres, debido a su pequeño tamaño y sus hábitos insectívoros, pero progresistas por el desarrollo incipiente de la articulación dentario-escamosal; un promontorio bien diferenciado; los postcaninos con reemplazos más espaciados; por el desarrollo de cúspides linguales en los postcaninos inferiores; por el complejo contacto mesio-distal entre ellos; y la incipiente bifurcación de las raíces de los postcaninos

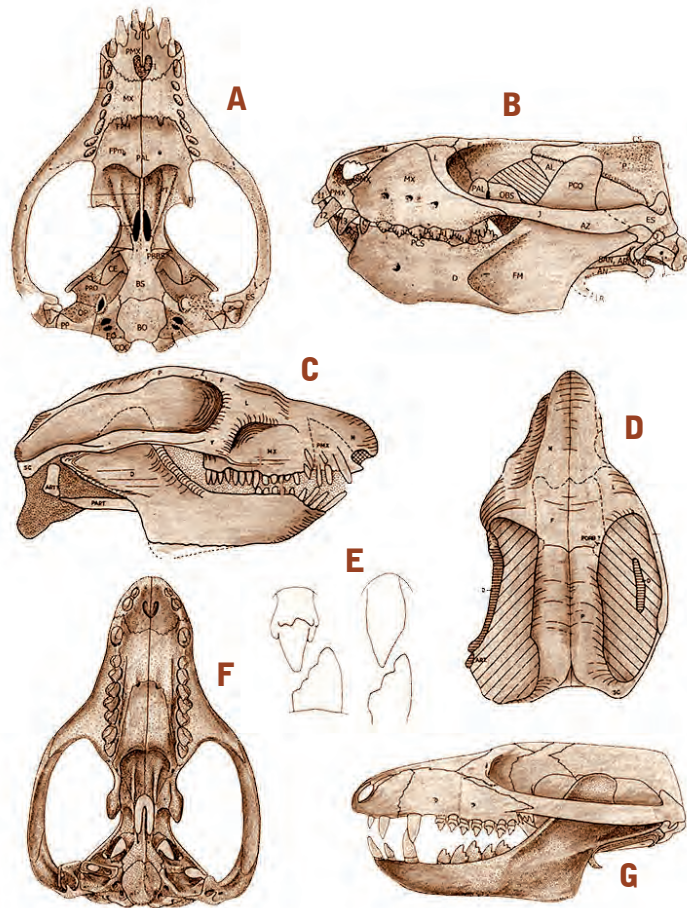


Fig. 8. Subclado Brasilodonta. Algunos representantes de la familia Tritheledontidae, frecuentemente considerada como el “grupo hermano” de los mamíferos. A, vista palatina del cráneo de *Riograndia*, Triásico Superior de Brasil; B, vista lateral izquierda del cráneo y mandíbula del mismo; C, vista lateral derecha del cráneo y mandíbula de *Chalimnia*, Triásico Superior de La Rioja; D, vista dorsal del cráneo del mismo; E, reconstrucción en vista palatina del cráneo de *Pachygenelus*, Jurásico Inferior de África del Sur; G, vista lateral del cráneo y mandíbula del mismo. E, vista lateral de los postcaninos superiores e inferiores que muestran detalles de especializaciones no presente en los más primitivos mamíferos. Basado en Soares, 2004; Bonaparte, 1980 y Hopson (com. pers.).

(Fig. 7F). Además ellos muestran una caja cerebral más grande y la cresta parietal muy reducida.

Aparte de los Brasilodonta en el registro fósil de la Argentina y Brasil, se han descubierto y estudiado diversos cinodontes con numerosos caracteres evolutivos muy significativos para el tema del origen de los mamíferos (Fig. 9); son ellos *Therioherpeton*,

Prozostrodon (Bonaparte y Barberena, 1975; 2001), y *Ecteninion* (Martínez *et al.*, 1996), pero que presentan dificultades para interpretaciones sistemáticas confiables. No obstante son suficientes para demostrarnos que el origen de los mamíferos estuvo precedido de una amplia variedad de tipos adaptativos muy próximos a esa condición, una verdadera radiación adaptativa premamaliana.

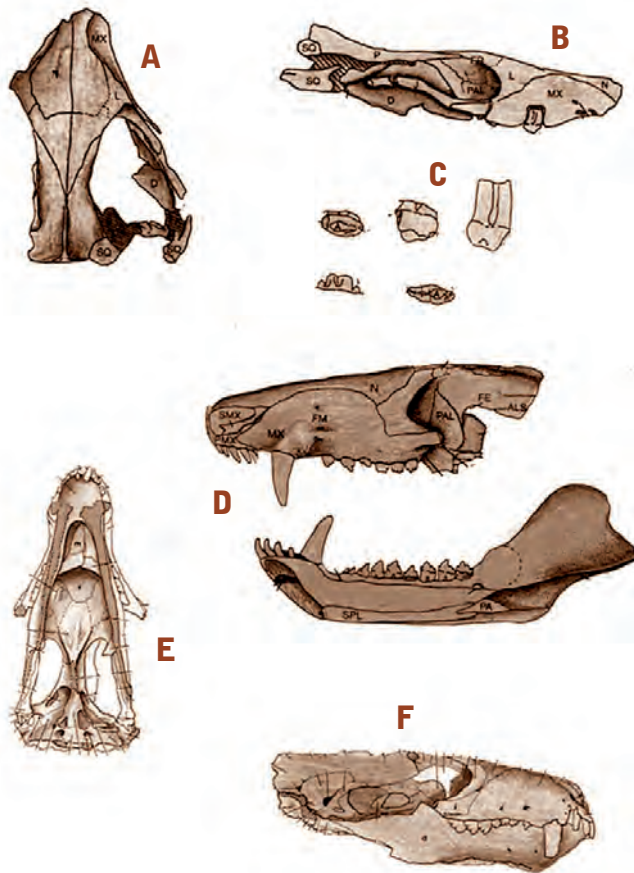


Fig. 9. Cinodontes de afinidades inciertas por estar incompletamente preservados o por poseer caracteres de difícil interpretación sistemática. Son ellos: A, B y C, cráneo de *Therioherpeton* del Triásico Superior de Brasil, en vista dorsal, lateral derecha; y postcaninos superior e inferior en diversas vistas. D, cráneo incompleto en vista lateral izquierda, y mandíbula derecha en vista medial, de *Prozostrodon*, también del Triásico Superior de Brasil. E y F, vistas palatina y lateral derecha del cráneo y mandíbula de *Ecteninion*, del Triásico Superior de Ischigualasto, Prov. de San Juan. Basados en Bonaparte y Barberena, 1975 y 2001; Martínez *et al.*, 1996.

Posible influencia del ambiente en la evolución de los “proto-mamíferos”

El Periodo Triásico, que fue tan prolífico en el desarrollo de grandes y novedosas comunidades de plantas, (Flora de *Dicroidium*) y de vertebrados tetrápodos (Archosauria, Sinapsida, Lepidosauria), se inició con las tristes consecuencias de la gran extinción del Pérmico Superior que terminó con el 90% de las especies continentales y marinas de esa época (Benedetto, 2010 y referencias), por el intenso vulcanismo que ocurrió en Siberia durante muchos miles de años, contaminando de tal grado a la atmósfera y los mares, que su recuperación total demoró varios millones de años.

En consecuencia el Triásico Inferior habría sido, en términos generales, pobremente poblado por animales y plantas continentales y marinas. No obstante, algunas evidencias regionales nos indican que el desastre post eruptivo no habría sido tan general por cuanto se han verificado excepciones regionales, por ejemplo en la biozona de *Lystrosaurus* en África del Sur, Antártida, India y en el sur mendocino en donde se han registrado cierto número, limitado, de animales y plantas, (González Díaz, 1967; Bonaparte, 1966, 2000; Ottone y García, 1991; Artabe *et al.*, 2001).

Pero recién a principios del Triásico Medio se han registrado abundantes familias de tetrápodos, por ejemplo en las Formaciones Puesto Viejo y Río Mendoza en la Prov. de Mendoza. La notable flora de *Dicroidium* en el Hemisferio Sur y los primeros depósitos de carbón vegetal hacen su amplia aparición

también en el Triásico Medio. Esta situación favorable del ambiente duró, por lo menos en América del Sur, hasta el límite Carniano-Noriano, al finalizar el Ischigualastense (Bonaparte, 1973), o sea aproximadamente durante unos 25 m.a. A este periodo tan favorable para la biota, le sucedió una fuerte extinción: las familias de cinodontes Chiniquodontide, Probainognathidae y Traversodontidae son desconocidas después de esa época, probablemente por un fuerte cambio ambiental que se infiere, se observa entre las Formaciones Ischigualasto y Los Colorados.

Los depósitos de *red beds* de la Formación los Colorados que se superponen en gradual transición a las capas grises de la Formación Ischigualasto (Stipanovic y Bonaparte, 1979) de América del Sur, como así la sección inferior de la Formación Elliot de África del Sur (Sidor y Hancox, 2006) serían buenos indicadores de un fuerte cambio ambiental, con dominancia de clima semiárido, responsable de la extinción del límite Carniano-Noriano.

No obstante el ambiente de las capas rojas no habría sido tan árido porque una nueva variedad de reptiles y cinodontes, junto a árboles petrificados, se han registrado en las capas rojas del Triásico Superior de Sudamérica (Bonaparte, 1971; Rougier *et al.*, 1995; Martinelli y Rougier, 2007; Bonaparte y Migale, 2010) y en África del Sur. Los cambios ambientales que ocurrieron durante el Triásico (brevemente sugeridos más arriba), habrían tenido influencia en la evolución de los

Cynodontia pero en forma diferencial según lo sugiere el abundante registro fósil de la Argentina y Brasil. La abundancia y diversidad de la flora de *Dicroidium*, con más de 250 especies de megaplantas y más de 700 de microflora (Artabe *et al.*, 2001) registrada en los diversos ambientes sedimentarios (Spalletti, 2001) representó un inestimable e imprescindible recurso, directo o indirecto, de alimentación para los vertebrados tetrápodos, incluso los cinodontes citados más arriba. Probablemente para los Galesauria (Bonaparte, 2011) y los Gonfodonta (Hopson y Kitching, 2001) fue una fuente generosa de alimentación que generó diversidad taxonómica y aumento de la talla. Pero para los Brasilodonta la influencia fue distinta porque conservaron la talla pequeña y sus hábitos insectívoros, pero incrementaron el perfeccionamiento anatómico hacia el nivel mamaliano en el desarrollo del neurocráneo, el proceso masticatorio y la reducción de los huesos postdentarios, entre muchos otros caracteres.

El ambiente de este período sufrió fuertes cambios a lo largo de sus 45 m.a. de duración y parece haber sido un factor ambivalente, ocasionando extinciones de distinta magni-

tud y novedosas recuperaciones. El registro del linaje conducente a los mamíferos, los Brasilodontidae, habría originado a los primeros Morganucontes antes de finalizar el Triásico Superior. Las especies sobrevivientes de Brasilodontidae se habrían extinguido poco después en el límite Triásico-Jurásico.

La historia evolutiva de los Brasilodontidae indica que no habrían sido afectados mayormente por los cambios ambientales, tal vez por su minúsculo tamaño y sus hábitos subfosariales.

A pesar de estos notables cambios faunísticos y ambientales ocurridos en el Triásico, no percibimos algún cambio radical en la continua evolución, aparentemente “direccional” del grupo ancestral a los mamíferos (Fig. 10).

Finalmente, el límite Triásico-Jurásico marca otra importante extinción, afectando tanto a la flora (Artabe *et al.*, 2001) como a la fauna (Benton, 1983). En tal sentido, el registro fósil de América del Sur y África del Sur indican que los Prestosuchidae, Ornithosuchidae, Aetosauria, Melanorosauridae, y aún los pequeños Brasilodontidae no sobrevivieron la extinción del Triásico final.

Comentarios sobre otros aspectos del origen de los mamíferos

El cuadro de evidencias fósiles de cinodontes triásicos (Hopson y Kitching, 2001; Kemp, 2005 y otros), no sólo es de amplitud para demostrar que han sido la fuente de donde se originaron los mamíferos, sino que también nos demuestran que el clado de los pequeños Brasilodontidae (Bonaparte *et al.*, 2005) ha tenido esa virtud. La morfología anatómica, ósea, provista por sus integrantes es muy clara en indicarnos una ancestría cierta con los Morganucodontidae (Kuhne, 1958), y eventualmente con los Kuehneotheridae (Kermack *et al.*, 1968), pero muy incierta con los Haramyidae (Butler, 2002). Este significativo logro es, no obstante, muy parcial, para comprender en amplitud el logro de la condición mamaliana. La morfología ósea de los fósiles, a pesar de su extensa información sobre algunas de las partes blandas (músculos, inserciones, amplitud nasal y cerebral), poco nos dice sobre el funcionamiento interrelacionado de su organización funcional (Kemp, 2005), como así de los factores internos y externos que condicionaron su evolución y menos aún de sus aspectos moleculares y de cómo fue afectado su genoma para generar los numerosos caracteres novedosos que distinguen el primitivo nivel mamaliano.

No obstante, el amplio registro fósil de los cinodontes Permo-Triásico y las numerosas y generalmente coincidentes interpretaciones sobre la permanente evolución de sus

integrantes (Rowe, 1993; Hopson, 1991), nos brindan una amplia perspectiva sobre las vías evolutivas del conjunto, que muestran diferencias por cierto, pero que permiten inferir que un fuerte componente de “evolución direccional” (Kemp, 2009), se ha manifestado entre casi todos los linajes triásicos (Gomfodonta, Galesauria y Brasilodonta) (Bonaparte, 2012), algunos de largo biocron pero finalmente estériles, en tanto que sólo el de los Brasilodonta habría generado a uno o más grupos de primitivos mamíferos (Bonaparte *et al.*, 2003; 2005; 2006).

Dentro de los numerosos caracteres que nos sugieren una “evolución direccional” que habría ocurrido en forma diferencial en todos los cinodontes triásicos, tenemos aquellos estrechamente comprometidos con la alimentación que incluyen: cavidad nasal paulatinamente más compleja; dentición superior e inferior progresivamente más compleja con facetas de oclusión para una masticación más efectiva; paladar secundario óseo cada vez más extenso hacia atrás para favorecer la respiración; dentario progresivamente más amplio en la región de la rama ascendente y un paulatino acercamiento a la región de la articulación cráneo-mandibular; paulatina reducción de los huesos postdentarios y su gradual incorporación al oído medio; creciente robustez del arco cigomático para musculatura temporal más fuerte; y el grosor de la mandíbula y de la sínfisis man-

dibular, progresiva osificación del septo interorbitario; progresivo desarrollo y volumen del promontorio y mayor complejidad de los huesos perióticos; huesos del propodio con superficies articulares mejor definidas; ileon con una amplia reducción del proceso posterior y mayor desarrollo del proceso anterior, logrando así extremidades menos divergentes lateralmente.

Es claro que todos estos cambios fueron resultando en especies progresivamente más versátiles en la amplia gama funcional de sus integrantes. Prueba de ello es la gran distribución geográfica que alcanzaron y su largo biocron de millones de años.

Aunque es imposible determinar el comportamiento genético entre los cinodontes triásicos ancestrales a los mamíferos, considero que se trataría del más importante factor de la notable evolución entre cinodontes y mamíferos. Eventualmente mucho más determinantes que la influencia generada por los cambios ambientales, o eventualmente concomitantes a ellas.

El notable progreso de la biología molecular (Kemp, 2009; Bahr, 2013), está teniendo amplia influencia sobre las variadas disciplinas en que se estudian seres vivos actuales o del pasado, en particular en los estudios paleontológicos dirigidos a entender un poco mejor la evolución y el origen de las especies.

Casi nada es conocido en el aspecto genético de la evolución de los cinodontes, por lo que me será permitido decir unas pocas palabras sobre el tema, inspirado por lo que observamos en los numerosos cambios morfológicos ocurridos en ese período.

El continuo y “direccional” (Kemp, 2005), cambio evolutivo de las diferentes partes del

cráneo y mandíbulas inferiores, habría sido controlado o dirigido por un sistema desconocido de organización genética. Aún cuando no podemos descifrarlo, un comentario en general puede darnos alguna aproximación a este tema.

En el cráneo y mandíbulas inferiores del grupo que tratamos, los cinodontes triásicos y los mamíferos morganucodóntidos, se pueden reconocer algunas áreas especiales de caracteres óseos estrechamente interrelacionados para conformar funciones complementarias. El área olfativa de la cavidad nasal, el premaxilar, dentición, paladar secundario óseo, la totalidad de la mandíbula inferior y su articulación con el cráneo actual, junto a un gran complejo muscular, para seleccionar y lograr un mejor procesamiento predigestivo de la comida. La caja craneana vinculada a la función nerviosa; el promontorium, estribos y el cuadrado-articular para la audición cumplían funciones decisivas para coadyuvar al logro de alimentación. Tal vez estos conjuntos de órganos correlacionados contribuyeron durante los largos tiempos triásicos para lograr una función más compleja y efectiva, hasta desarrollar un nivel mamaliano de procesamiento de la comida, sin dudas por medio de un estricto control genético “direccional”.

En los brasilodóntes (Fig. 7) y asimismo en el resto de los cinodontes, nos muestran una “evolución direccional” de estos sistemas óseos interrelacionados. Ellos presentan etapas sucesivas en cada área del sistema masticatorio, posiblemente debido a un control molecular de uno o varios “master gen” trabajando en combinación con el complejo genoma de la especie durante los extensos

tiempos triásicos. Esta relación parece lógica por cuanto el mejor uso o aprovechamiento de la comida logrado paulatinamente, tendría efectos correlativos con la total organización y funcionalidad del organismo. Entiendo que la organización molecular favorecía o incitaba a aquellos cambios anatómicos que favorecieron el logro de un metabolismo más efectivo o beneficioso para la existencia y reproducción de la especie.

El resultado beneficioso de los “cambios direccionales” habría producido una mejora en el nivel del metabolismo, capaz de generar la lactancia, tan característica de los mamíferos.

La transición morfológica entre brasilodóntidos y morganucodóntidos y la posterior historia de los mamíferos, sugiere que los “cambios direccionales” no se detuvieron totalmente cuando el nivel mamaliano fue alcanzado. Por ejemplo: la raíz de los postcaninos, la articulación cráneo-mandibular, el oído medio, etc., siguieron perfeccionándose.

Además de los brasilodóntidos comentados más arriba, varios tipos adaptativos fueron originados y desarrollados a partir del tipo ancestral de nivel procinosúquido desarrollando muchos caracteres mamalianos junto a otros muy especializados que los alejó de la ancestría mamaliana. Fueron los galesáuridos, gonfodontes, trinaxodóntidos, cynognáthidos, chiniquodóntidos, probainognáthidos, los cuales, no obstante fueron exitosos durante muchos millones de años. Casi todos ellos se extinguieron antes de finalizar el Triásico, excepto los tritilodóntidos.

Los trithelodóntidos y en particular los brasilodóntidos fueron especialmente de pe-

queños tamaños, posiblemente insectívoros y provistos con un primitivo paladar primario formado por amplios pterigoides, vacuidades interpterigodeas y el paraesfenoides; prácticamente iguales a los mamíferos morganucodóntidos excepto que en éstos las vacuidades están selladas por extensiones mediales de los pterigoides.

En contraste, los cinodontes carnívoros “no mamalianos” desde el nivel de *Galesaurus*, (Sidor y Smith, 2004), en adelante (Fig. 5 y 6) tuvieron cráneos de tamaño mediano, de 80 mm o más hasta dimensiones gigantes como en *Belesodon* (Huene, 1935-42), con un paladar primario angosto y las aberturas interpterigodeas obliteradas (Bonaparte, 2012). Ellos se adaptaron al hábito carnívoro y por ello desarrollaron caracteres derivados especiales en el arco zigomático, dentición y fuertes mandíbulas con sínfisis fusionadas. Algunas de estas familias se extinguieron en el Triásico Inferior (Galesauridae y Thrinaxodontidae), otras al comienzo del Triásico Medio (Cynognathidae), otras al fin del Carniano (Probainognathidae y Chiniquodontidae), contrastando así con los brasilodóntidos que con su muy pequeño tamaño sobrevivieron hasta el Noriano Inferior. Los tritheledóntidos resultaron, probablemente, un grupo estéril, de pequeño a mediano tamaño, que sobrevivieron hasta el Jurásico Inferior.

La hipótesis de este trabajo para entender la evolución de los cinodontes triásicos, sean insectívoros, carnívoros y o gonfodontes, es que la persistente pequeña talla y la dieta insectívora habría persistido en el subclado de los Brasilodonta, sin ser mayormente afectados por los cambios climáticos y ambientales del Triásico (Artabe *et al.*, 2001). Por el

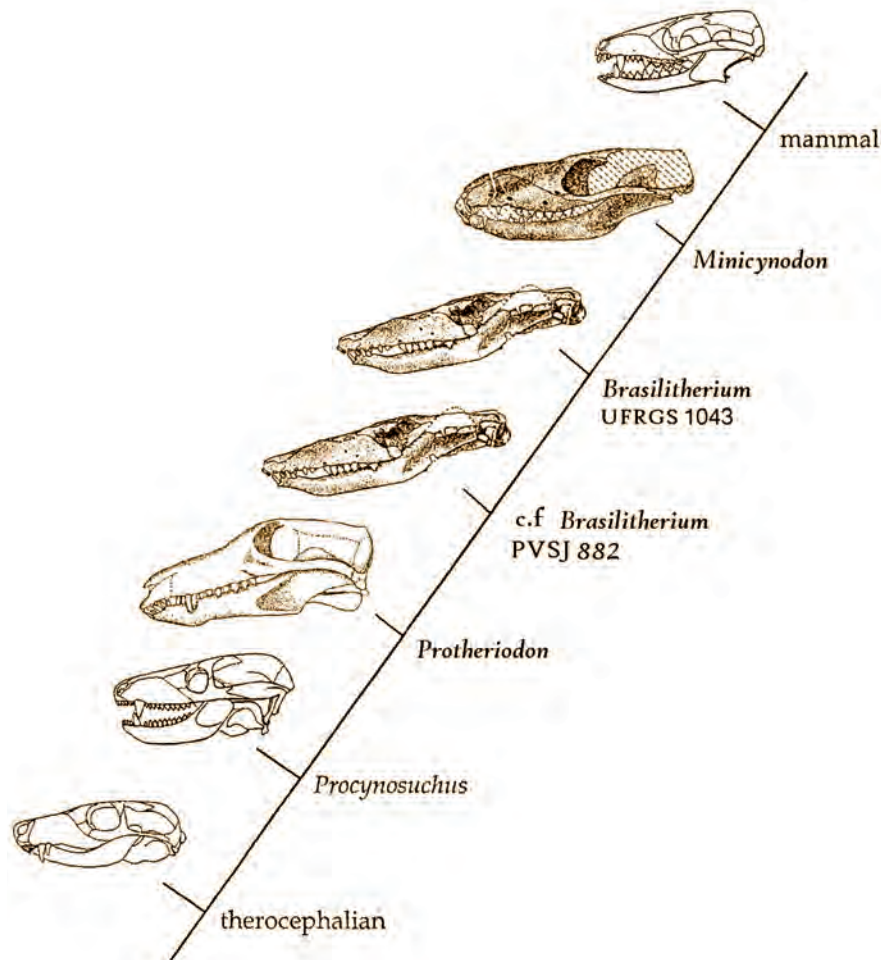


Fig. 10. Cladograma en el que se ilustra, esquemáticamente, la “evolución direccional” que se desarrolló entre los “reptiles” sinápsidos (terápsidos), desde niveles muy primitivos de evolución presente en el Pérmico Superior, hace unos 250 millones de años. Esta “evolución direccional” –sin más objetivos que el constante perfeccionamiento del organismo para sobrevivir y reproducirse cada vez más eficazmente– logró, después de millones de generaciones, conseguir un alto nivel biológico, caracterizado por un complejo metabolismo, una temperatura corporal constante y entre otros avances la lactancia, que asegura óptima alimentación a las crías. Modificado de Kemp, 2005 y autores anteriores. Abrev.: PVSJ: Universidad Nacional de San Juan, Argentina. UFRGS 1043: Universidad Federal Río Grande, Brasil.

contrario en el subclado de los Galesauria y eventualmente de los Gonfodonta se habrían generado cambios en el comportamiento genético estimulados por el gran cambio ambiental que significó el dominio de la flora de *Dicroidium*, con más de 500 especies nuevas. Esa flora significó el desarrollo de una nueva y riquísima biota (insectos, molusco, crustáceos y varios tipos de invertebrados y vertebrados), a la que se adaptaron los cinodontes gonfodontes y galesaurios dando lugar a un florecimiento de nuevos tipos adaptativos. Los brasilodóntidos habrían mejorado muy lentamente algunas partes de su organismo a lo largo del Triásico, sin producirse adaptaciones propias de tallas más grandes. Es probable que cuando la pequeña talla se modificaba a mayores tamaños por nuevos comportamientos y hábitos alimenticios, se producían gradualmente muchos cambios anatómicos y etológicos. La mayor talla los habría atrapado en un linaje estéril. El código genético conservador (Copelli, 2010), habría modificado su antiguo control sobre algunas partes del genoma, estimulado por la abundante biota (con nueva y abundan-

te vegetación en el Triásico Medio) (Artabe *et al.*, 2001), que florecieron en ese tiempo, o aún antes.

Por supuesto que el comportamiento genético fue responsable por los caracteres anatómicos conservadores y también por los derivados de los prolíficos y exitosos brasilodóntidos, como por el desarrollo de los caracteres derivados de los cinodontes carnívoros, depredadores que ostentaron éxitos de larga duración.

Siguiendo los provocativos argumentos (Kemp, 2009), intentamos en este ensayo desarrollar alguna discusión básica sobre temas no-morfológicos, esperando entender un poquito mejor la evolución de los Cynodontia (Hopson y Kitching, 2001).

Si bien es cierto que la “evolución direccional” hacia un metabolismo más elaborado no fue previamente planeada, ocurrió por un proceso genético desconocido, natural, de continuo perfeccionamiento funcional del organismo, atestiguado por el registro fósil. Esto nos hace pensar que la “selección natural” de Darwin se explicaría mejor con la participación genética.

Agradecimientos

A la Dra. Silvia Copelli de la Universidad CAECE por sus valiosos comentarios. A Federico Agnolín y Agustín Martinelli por comentarios sobre el tema y a Viviana Buide y Micaela Mora por su diversa e importante

ayuda. Profundo agradecimiento a la National Geographic Society, CONICET, Humboldt Foundation, Ligabué Foundation, Fundación de Historia Natural Félix de Azara y a numerosos colegas del exterior.

Bibliografía

- Amalitzky, V., 1922. Diagnoses of the new forms of vertebrates and plants from the Upper Permian of North Dvina. Bull. Acad. Sci. St. Petersburg, (6) 16: 329-340.
- Ameghino, F., 1887. Observaciones generales sobre El orden de los mamíferos extinguidos sudamericanos llamados toxodontes (Toxodontia). Sinopsis de los géneros y especies hasta ahora conocidos. Anales del Museo de La Plata 1: PP. 1-66.
- Andreis, R. R., Bossi, G. E. & Montardo, D. K., 1980. O Grupo Rosario do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. Anais 31 Congresso Brasil. Geologia 2, 659-673.
- Artabe A., Morel E. y Zamuner A., 2001. El sistema Triásico en la Argentina. Fundación Museo de La Plata. Pag. 1-358.
- Bahr, N., 2013. Por primera vez secuenciaron en el país genomas completos. La Nación, 15-11-2013, pág. 24.
- Benedetto, J. L., 2010. El continente de Gondwana a través del tiempo. Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, Argentina. PP. 1-384.
- Benton, M. J., 1983. Dinosaur success in the Triassic: a noncompetitive ecological model. The Quart. Review of Biology 58, 29-55.
- Bonaparte, J. F., 1963. Descripción de *Ischignathus sudamericanus* n. gen., n. sp., nuevo cinodonte gonfodonte del Triásico Medio Superior de San Juan, Argentina. Acta Geológica Lilloana, Tucumán, 4: 111-28.
- Bonaparte, J. F., 1966. Una nueva "fauna" triásica de Argentina (Therapsida: Cynodontia y Dicynodontia). Consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. Ameghiniana, 4 (8).
- Bonaparte, J. F., 1971. Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina. (Triásico Superior). Opera Lilloana XXII. Tucumán, Argentina. PP. 1-188.
- Bonaparte, J. F., 1973. Edades/Réptil para el Triásico de Argentina y Brasil. In: Congreso Geológico Argentino, 3, 1973. Asociación Geológica Argentina, Buenos Aires, PP. 93-120.
- Bonaparte, J. F. & Barberena, M. C., 1975. A possible mammalian ancestor from the Middle Triassic of Brazil (Therápsida-Cynodontia).
- Bonaparte, J. F., 1980. El primer Ictidosaurio (Reptilia-Therapsida) de América Del Sur, *Chalimimia musteloides*, del Triásico Superior de La Rioja, República Argentina. Actas II Cong. Argentino Paleont. y Bioest. Pág. 123-133.
- Bonaparte, J. F. y Crompton, A.W., 1994. A juvenile probainognathid cynodont skull from the Ischigualasto Formation and the origin of mammals. Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. "B. Rivadavia", 5 (1): 1-12.
- Bonaparte J. F., 2000. Comentarios críticos sobre el Triásico Inferior de Puesto Viejo y Protetrisillos. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Rep. Argentina, Tomo 64: 148-152.
- Bonaparte, J. F., Ferigolo, J. y Ribeiro, A. M., 2001. A primitive Late Triassic 'Ictidosaur' from Rio Grande do Sul, Brazil. Paleontology, 44: 623-635.
- Bonaparte, J. F. y Barberena, M. C., 2001. On two carnivorous cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. Bull. Mus. Comp. Zool., 156, 59-80.
- Bonaparte, J. F., Martinelli, A. G., Schultz, C. L. y Rubert, R., 2003. The sister group of mam-

- mals: small cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Rev. Brasil. Paleont.*, 5: 5-27.
- Bonaparte, J. F., Martinelli, A. G. y Schultz, C. L., 2005. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic of southern Brazil. *Rev. Brasil. Paleont.*, 8: 25-46.
- Bonaparte, J. F., Soares, M. B. y Schultz, C. L., 2006. A new non-mammalian Cynodont from the middle triassic of southern Brazil and its implications for the ancestry of mammals.
- Bonaparte, J. F., Schultz, C. L., Soares Bentos, M. y Martinelli, A. G., 2010. La fauna local de Faxinal do Soturno, Triásico Tardío de Rio Grande do Sul, Brasil. *Rev. Bras. Paleont.*, 13 (3): 233-246.
- Bonaparte, J. F. y Migale, L. A., 2010. Protomamíferos y mamíferos mesozoicos de América del Sur. Museo Municipal de Ciencias Naturales Carlos Ameghino, Mercedes, Buenos Aires. PP. 1-441.
- Bonaparte, J. F., 2011. Miniaturisation and the Origin of Mammals. *Historical Biology*. Pp. 1-6.
- Brink, A. S., 1955. A study on the skeleton of *Diademodon*. *Paleont. Afr.*, 3: 3-39.
- Broom, R., 1912. On a new type of Cynodont from the Stormberg. *Annals of the South African Museum*, 7: 334-336.
- Broom, R., 1948. A contribution to our Knowledge of the vertebrates of the Karroo beds of South Africa. *Trans. R. Soc. Ednib.*, 61: 577-629.
- Broili, F. y Schröder, J., 1935. Beobachtungen na Wierbeltieren der Karrooformation. XI. Über den Schädel Von *Cynognathus* Haughton. *Sitz. Ber. Bayer. Akad. Wiss., München, Math.-Naturwiss.*
- Buttler, P. M., 2000. Review of the early allotherian mammals. *Acta Paleontol. Pol.*, 45: 317-342.
- Cabrera, A., 1943. El primer hallazgo de Terápsidos en la Argentina". *Not. del Museo de La Plata Paleont.*, Nº 55.
- Copelli, S. B., 2010. Genética. Desde la herencia a la manipulación de los genes. PP. 1-94. *Fundación de Historia Natural Félix de Azara.*
- Cope, E. D., 1884. The Tertiary y Marsupialia. *American Naturalist*, 18: 686-697.
- Crompton, A. W., 1955. On some Triassic cynodonts from Tanganyika. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 125: 617-669.
- Crompton, A. W., 1958. The cranial morphology of a new genus and species of ictidosaurian. *Proceedings Zoological Society London*, 130: 183-216.
- Crompton, A. W., 1974. The dentitions and relationships of the southern African Triassic mammals, *erythrotherium parringtoni* and *megazostrodon rudnerae*. *Bull. of the British Museum (N.H.) Geology* vol. 24 (7): 399-437.
- Das y Gupta, 2012. A New Cynodont Record From the Lower Triassic Panchet Formation, Damodar Valley. *Geol. Soc. India*, 79: 175-180.
- Fourie, S., 1962. Notes on a new tritylodontid from the Cave Sandstone of South Africa. *Navors. Nas. Mus. Bloemfontein*, 2: 7-19.
- Gonzalez Diaz, E. F., 1967. El hallazgo de Infra-Mesotriásico continental en el sur del área pedemontana mendocina. *Acta Geológica Lilloana*, 8: 101-134.
- Haughton, S. H., 1918. Some new carnivorous Therapsida, with notes upon the brain-case in certain species. *Ann. S. Afr. Mus.*, 12: 175-216.
- Haughton, S. H., 1924. A bibliographic list of PreStormberg Karroo Reptilia, with a table of horizons. *Ibid.*, 12: 51-104.
- Hopson, J. A. y J. W. Kitching., 1972. A revised classification of cynodonts. *Paleontologia Africana*, 14: 71-85.
- Hopson, J. A., 1991. Systematics of the Non-

- mammalian Synapsida and Implications for Patterns of Evolution in Synapsids. En: Schultze H. P. & Trueb L. (ed.), *Origins of the Higher Groups of Tetrapods*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, 635-693.
- Hopson, J. A., 2001. Personal communication.
- Hopson, J. A., 2002. Personal communication.
- Hopson, J. A. y Barghusen, H. R., 1986. In *The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles* (eds. Hotton, N., MacLean, P. D., Roth, J. J. y Roth E. C.) 83-106 (Smithsonian Institution Press, Washington).
- Hopson, J. A. y Kitching, J. W., 2001. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. *Bulletin Museum of Comparative Zoology*, 156 (1): 5-35.
- Huene, F. von, 1928. Ein Cynodontier aus der Trias Brasiliens *Ibid.*, 1928, Abt. B, 250-270.
- Huene, F. von, 1935-42. Die Fossilen Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalandes; Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928-29. München, C. H. Beck 's Che. 332p. 38 taf.
- Kemp, T., 1982. Mammal-like Reptiles and the origin of mammals (Academic Press, London 1-363).
- Kemp, T., 1979. The primitive cynodont *Procynosuchus*: functional anatomy of the skull and relationships. *Phil. Transc. Royal Society London, Biology Scienc.*, 285 (1005): 73-122.
- Kemp, T., 2005. *The Origin and Evolution of Mammals*. Oxford University Press, 1-331.
- Kemp, T., 2009. The endocranial cavity of a non-mammalian Eucynodont, *Chiniquodon theotenicus*, and its implications for the origin of the mammalian brain. *Journal of Vert. Pal.*, 29 (4): 1188-1198.
- Kermack, D. M., Kermack, K. A. y Mussett, F. 1968. The welsh pantothere *Kuehneotherium praecursoris*. *Journal of the Linnean (Zool.)*, 47 (312): 407-423.
- Kühne, W. G., 1956. The Liassic Therapsid *Oligokyphus*. *The Brithish Museum (N.H.)*, Págs. 1-95.
- Kühne, W. G., 1958. Rhaetische Triconodonten aus Glamorgan ihre Stellung zwischen den Klassen Reptilia und Mammalia und ihre Bedeutung für die Reichert'sche Theorie. *Paläont. Z.*, 32: 197-235.
- Linnaeus, C., 1758. *Systema Naturae per regna, etc. Décima Edición*. Stockholm, Laurentii Salvii.
- Luo, Z. X., 2001. Inner ear and its bony housing in tritylodonts and implications for evolution of mammalian ear. In: F. A. Jenkins, Jr., T. Owerkowicz y M. D. Shapiro (eds.), *Studies in Organismic and Evolutionary Biology in Honor of A. W. Crompton*, 81-97. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 156. Cambridge.
- Luo, Z. X., 2007. Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature Publishing Group*, 45013: 1011-1019.
- Lydekker, R., 1890. *Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum*, Pt. 4. London, 295 p.
- Martinelli, A. G. y Rougier, G. W., 2007. On *Chalimonia musteloides* (Eucynodontia: Trithelodontidae) from the Late Triassic of Argentina, and a phylogeny of Ictidosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27 (2): 442-460.
- Martínez, R. N., May, C. L. y Foster, C. A., 1996. A new carnivorous cynodont from the Ischigualasto Formation (Late Triassic, Argentina) with comments on eucynodont phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16: 271-284.
- Minoprio, J. L., 1954. Theriodonte en el Triásico de Mendoza. *An. Soc. Cient. Argent.*, 157: 31-37.
- Ottone, E. G. y Garcia, G. B., 1991. A Lower Triassic miospore assemblage from the Puesto Viejo Formation, Argentina. *Review of Paleobotany and Palynology*, 68: 217-232.

- Owen, R., 1861. Palaentology or a Systematic Summary of Extinct Animals and Their Geological Relations, second edition. Edinburg: Adam and Black. XVI. 463 pp.
- Owen, R., 1859. On some reptilian fossils from South Africa. Q. Jl. Geol.Soc. Lond.1860, 16: 49-63.
- Parrington, F. R., 1936. On the tooth replacement in theriodont reptiles. Phil. Trans. R. Soc. (B), 226: 121-142.
- Rougier, G. W., de la Fuente, M. S. y Arcucci, A. B., 1995. Late Triassic turtles from South America. Science, 268: 855-858.
- Romer, A. S., 1967. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna III. Two new gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. teruggi*. Breviora, Mus. Comp. Zoology, 264: 1-25.
- Romer, A. S., 1970. The Chañares Triassic Reptile Fauna. VI. A chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal-dentary jaw articulation. Breviora, 344: 1-18.
- Romer, A. S., 1972. The Chañares Triassic Reptile Fauna. XV. Further remains of the thecodonts *Lagerpeton* and *Lagosuchus*. Breviora, 394: 1-7.
- Romer, A. S., 1973. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XVIII. *Probesodon minor*, A new species of carnivorous cynodont; Familiy Probainognathidae Nov. Breviora, 401.
- Rowe, T., 1988. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. Journal of Vertebrate Paleontology, 8: 241-264.
- Rowe, T., 1993. Phylogenetic, sistematics and the early history of mammals. In: Szalay F., Novacek M. J., Mckena M. Mammal Phylogeny. 1: 129-145.
- Seeley, H. G., 1894. Researches on the structure, organization, and classification of the fossil Reptilia. Pt. 9. Section 1. On the Therosuchia. Phil. Trans. R. Soc. (B), 185: 987-1018.
- Sidor, C. A. y Hancox, P. J., 2006. *Elliotherium kerseni*, a new tritheledontid from the Lower Elliot Formation (Upper Triassic) of South África. Journal of Paleontology, 80 (2): 333-342.
- Sidor y Smith, 2005. A new Galesaurid (Therapsida: Cynodontia) from the lower Triassic of South Africa. Paleontology, Vol. 47, Part 3 (2004): 535-556.
- Spalletti, L. A., 2001. Evolución de las cuencas sedimentarias. En: Artabe *et al.*, "El sistema Triásico de la Argentina". Fundación Museo de La Plata. Pp. 81-101.
- Stipanovic, P. N. y Bonaparte, J. F., 1979. Cuenca triásica de Ischigualasto-Villa Unión (Provincia de La Rioja y San Juan). En: Turner, J. C. M. (editor): Geología Regional Argentina. Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, I: 523-575.
- Sues, 1986. The Skull and Dentition of Two Tritylodontid Skynapsids from the Lower Jurassic of Western North America. Harvard University, Cambridge, Massachusetts, U.S.A., 151 (4): 217- 268.
- Watson, D. M., 1913. Further Notes on the Skull, Brain and Organs of Special Sense of *Diademodon*. Ann. and Mag. Nat. Hist., Serie 8, Vol. XII.



José Fernando Bonaparte. Nació en la ciudad de Rosario, provincia de Santa Fe, el 14 de junio del año 1928. Se inició en la paleontología de vertebrados en Mercedes, provincia de Buenos Aires, donde en el año 1947, con la edad de 19 años, fundó y organizó junto a un grupo de jóvenes el Museo Popular Carlos Ameghino. En el año 1959 se incorporó al Instituto Miguel Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán, donde fue profesor titular de paleozoología entre los años 1975 y 1979, y director de la Sección de Paleovertebrados entre los años 1960 y 1978. En el año 1974 dicha casa de altos estudios le otorgó, previa consulta internacional, el título de doctor *honoris causa*. En el año 1978 decidió dejar el Instituto Miguel Lillo y trasladarse a la ciudad de Buenos Aires para tomar la dirección

de la Sección de Paleontología de Vertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia. Sus investigaciones se han orientado a reconocer la composición de las asociaciones faunísticas de vertebrados mesozoicos, la sucesión de las mismas y sus implicaciones cronológicas, las relaciones con faunas de otros continentes, la problemática biogeográfica y evolutiva de los grupos involucrados y la inserción de los logros de sus investigaciones en un esquema evolutivo y biogeográfico global. Fue subsidiado en sus expediciones por distintas entidades nacionales y extranjeras, especialmente por la National Geographic Society durante nada menos que 16 años consecutivos. Es autor de más de 150 trabajos de investigación sobre vertebrados mesozoicos y de varios libros: *El mesozoico de América del Sur y sus tetrápodos* (1978), *Dinosaurios de América del Sur* (1996), *El triásico de San Juan y La Rioja, Argentina y sus dinosaurios* (1997), *Los dinosaurios de la Patagonia Argentina* (1998), *Dinosaurios y pterosaurios de América del Sur* (2009), *Protomamíferos y mamíferos mesozoicos de América del Sur* (2010), entre otros. Se le han otorgado diversas distinciones tanto en el país como en el exterior: Associate Vertebrate Paleontology de la Universidad de Harvard (1968); Delegado ante el II Symposium Internacional de Gondwana, África del Sur (1970); Arnold Guyot Memorial Award de la National Geographic Society (1989); Forschungspreisträger (portador del galardón de la investigación) de la Fundación Alexander von Humboldt de Alemania (1992); Premio de la Fundación Konex (1993); Premio Ángel Cabrera de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (1994); Miembro Honorario de la Asociación Geológica Argentina (1995); Premio al Mérito Paleontológico de la Asociación Paleontológica Argentina (1996); y Premio Romer-Simpson de la Society of Vertebrate Paleontology de los Estados Unidos (2008); entre otros. Fue investigador principal del CONICET. Desde el año 2002 es miembro honorario de la Fundación de Historia Natural Félix de Azara, institución en la cual dirigió el Área de Paleontología entre los años 2008 y 2009. En el año 2011 recibió el título de doctor *honoris causa* de la Universidad Nacional del Comahue y posteriormente, en el año 2012, el de la Universidad Maimónides. Actualmente vive en Mercedes, provincia de Buenos Aires, donde continúa investigando en el Museo Municipal Carlos Ameghino del cual, de joven, fuera fundador.



La Fundación Azara, creada el 13 de noviembre del año 2000, es una institución no gubernamental y sin fines de lucro dedicada a las ciencias naturales y antropológicas. Tiene por misión contribuir al estudio y la conservación del patrimonio natural y cultural del país, y también desarrolla actividades en otros países como Paraguay, Bolivia, Chile, Brasil, Colombia, Cuba y España.

Desde el ámbito de la Fundación Azara un grupo de investigadores y naturalistas sigue aún hoy en el siglo XXI descubriendo especies -tanto fósiles como vivientes- nuevas para la ciencia, y en otros casos especies cuya existencia se desconocía para nuestro país.

Desde su creación la Fundación Azara contribuyó con más de cincuenta proyectos de investigación y conservación; participó como editora o auspiciante en más de doscientos libros sobre ciencia y naturaleza; produjo ciclos documentales; promovió la creación de reservas naturales y la implementación de otras; trabajó en el rescate y manejo de la vida silvestre; promovió la investigación y la divulgación de la ciencia en el marco de las universidades argentinas de gestión privada; asesoró en la confección de distintas normativas ambientales; organizó congresos, cursos y casi un centenar de conferencias.

En el año 2004 creó los Congresos Nacionales de Conservación de la Biodiversidad, que desde entonces se realizan cada dos años. Desde el año 2005 comaneja el Centro de Rescate, Rehabilitación y Recría de Fauna Silvestre "Güirá Oga", vecino al Parque Nacional Iguazú, en la provincia de Misiones. En sus colecciones científicas -abiertas a la consulta de investigadores nacionales y extranjeros que lo deseen- se atesoran más de 50.000 piezas. Actualmente tiene actividad en varias provincias argentinas: Misiones, Corrientes, Entre Ríos, Chaco, Catamarca, San Juan, La Pampa, Buenos Aires, Río Negro, Neuquén y Santa Cruz. La importante producción científica de la institución es el reflejo del trabajo de más de setenta científicos y naturalistas de campo nucleados en ella, algunos de los cuales son referentes de su especialidad.

La Fundación recibió apoyo y distinciones de instituciones tales como: Field Museum de Chicago, National Geographic Society, Consejo Superior de Investigaciones Científicas de España, Fundación Atapuerca, Museo de la Evolución de Burgos, The Rufford Foundation, entre muchas otras.



ISBN 978-987-29251-8-5



9 789872 925185

