

PALEONTOLOGÍA EN AMÉRICA DEL SUR

MAMÍFEROS EN TIEMPOS DE DINOSAURIOS

Los mamíferos de la Era Mesozoica y los sobrevivientes a la extinción que marcó el final del Cretácico ilustran una compleja y antigua historia evolutiva en América del Sur.

Agustín G. Martinelli, Analía M. Forasiepi y Guillermo W. Rougier

La Era Mesozoica (252 a 66 millones de años -Ma- antes del presente), también conocida como la "Era de los Dinosaurios", fue un lapso fascinante de la historia de nuestro planeta. Dinosaurios colosales de más de 30 metros de largo y 65 toneladas de peso habitaron los ecosistemas terrestres. Los pterosaurios, el primer grupo de reptiles que consiguió volar, surcaban los cielos de todo el mundo. Los reptiles marinos sin equivalentes modernos -como los ictiosaurios, plesiosaurios, mosasaurios- y los gigantes amonites -lejanamente emparentados a los nautilus y pulpos- florecieron en los mares ocupando roles ecológicos difíciles de imaginar. Desde una perspectiva actual, la Era Mesozoica es exótica y poco familiar. Sin embargo, fue también el período en el que se originó la mayoría de los grupos de vertebrados que son dominantes hoy, como las ranas y los sapos, los lagartos, las serpientes, los cocodrilos, las aves y los mamíferos. Nuestras raíces más profundas como humanos, como mamíferos, se entrecruzan con

aquellas de los dinosaurios, con cataclismos globales y con el destino evolutivo incierto de varios linajes que sucumbieron tras el paso del tiempo.

Historia antigua de nuestra geografía

La Era Mesozoica está dividida en los períodos Triásico, Jurásico y Cretácico. Al comienzo de la Era Mesozoica, los actuales continentes estaban unidos formando el supercontinente Pangea, de distribución ecuatorial (ver Figura 1A). Así, las biotas (ver Glosario) terrestres eran muy homogéneas (de distribución cosmopolita); es decir, la flora y la fauna eran muy parecidas en las distintas regiones de ese supercontinente. Hacia finales del Triásico, comienzos del Jurásico, Pangea comenzó a fragmentarse en dos grandes masas: el supercontinente de Laurasia al norte y Gondwana al sur (ver Figura 1B). En consecuencia, la biota perdió su antigua homogeneidad. Nuevas especies y grupos taxonómicos (ver Glosario) mayores se fueron diferenciando en cada región. Estos eventos, llamados de vicarianza (ver Glosario), ampliaron considerablemente la diversidad biológica del planeta. A mediados del Jurásico y como consecuencia de la fragmentación del supercontinente de Gondwana, comenzó a formarse el Océano Atlántico Sur. Estos movimientos de la corteza terrestre produjeron masivos eventos volcánicos que cambiaron radicalmente los ecosistemas del planeta, los cuales se hayan documentados en grandes depósitos de cenizas en los ambientes continentales y marinos, en particular en las márgenes opuestas de África y América del Sur. En estos depósitos se conservaron los restos de numerosas plantas y animales de aquella época; de esta manera, las rocas sedimentarias derivadas de estos cataclismos globales guardan los secretos de las antiguas faunas y floras que habitaron nuestro continente. Durante el Cretácico, América del Sur se encontraba aún unida a otras partes de la Gondwana fragmentada, a través de la Antártida (ver Figura 1C), conexión que habría de persistir hasta unos 30 millones de años, en el Oligoceno (período de la Era Cenozoica). Desde el Oligoceno hasta el Neógeno, América del Sur estuvo aislada formando un gran continente isla (ver Figura 1D).

Palabras clave: América del Sur, Cenozoico, Mammalia, Mesozoico, Patagonia.

Agustín G. Martinelli¹

Dr. en Ciencias

agustin_martinelli@yahoo.com.ar

Analía M. Forasiepi²

Dra. en Ciencias Biológicas

borhyaena@hotmail.com

Guillermo W. Rougier³

Dr. en Ciencias Biológicas

grougier@louisville.edu

¹ Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, CONICET.

² Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales, Centro Científico Tecnológico, CONICET.

³ Department of Anatomical Sciences & Neurobiology, University of Louisville.

Recibido: 17/02/2021. Aceptado: 13/05/2021.

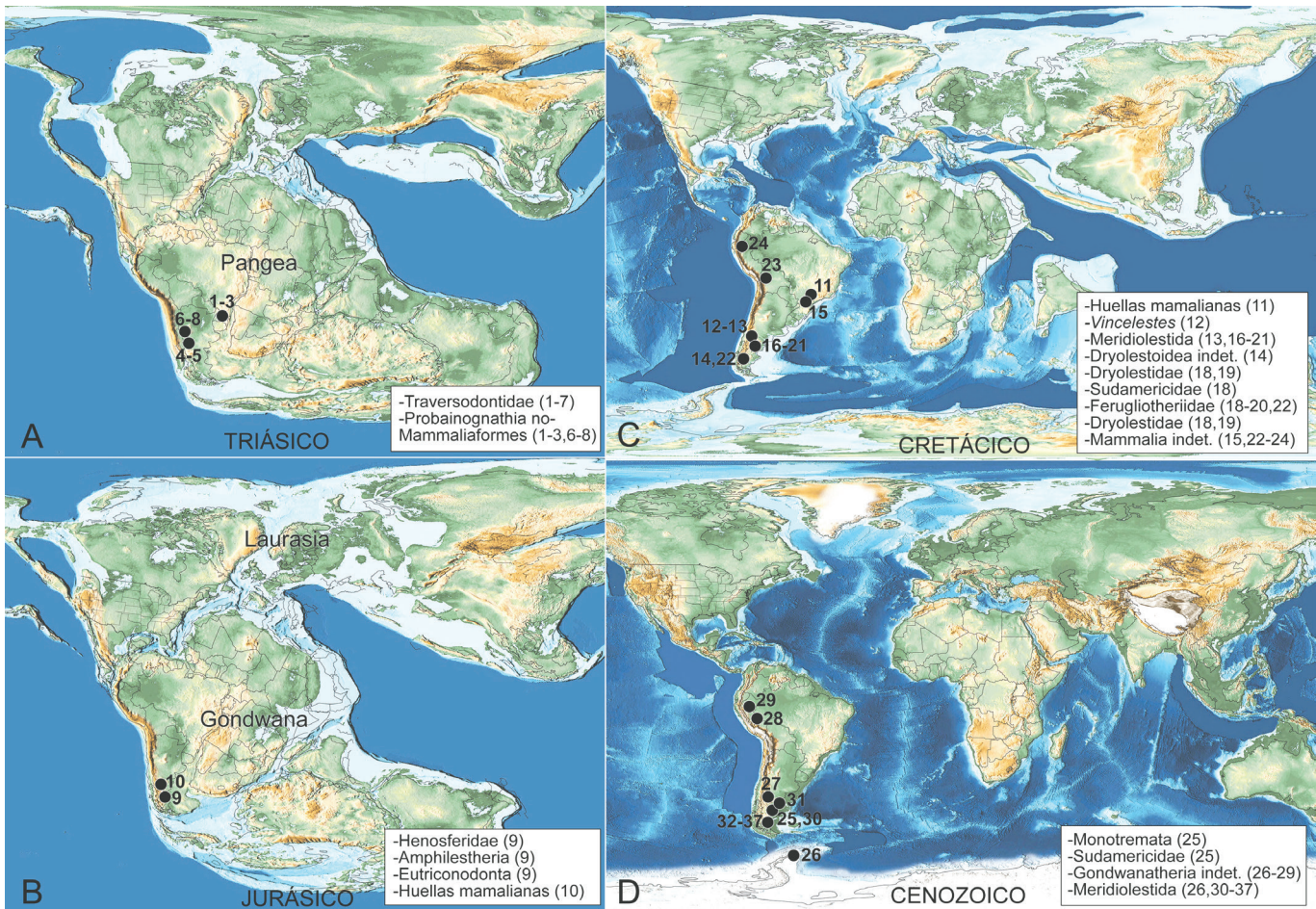


Imagen: Tomados del PALEOMAP Project realizado por C. Scotese.

Figura 1. Mapas paleogeográficos con las principales localidades con registro fósil de mamíferos mesozoicos y sus relictos cenozoicos en América del Sur. A. América del Sur como parte del supercontinente de Pangea, al comienzo del Mesozoico (Triásico Tardío); B. América del Sur como parte del supercontinente de Gondwana (Jurásico Medio); C. América del Sur como parte de Gondwana Occidental (Cretácico Tardío); D. América del Sur aislado de otros continentes durante el Cenozoico medio (Mioceno Medio-Tardío). Los localidades 1-8 corresponde al Triásico de Argentina y Brasil; 9-10 al Jurásico de Argentina; 11-23 al Cretácico de Argentina, Chile, Brasil, Bolivia y Perú; 24-37 al Cenozoico de Argentina, Península Antártica y Perú.

Es posible que, hacia el final del Cretácico, América del Norte y del Sur, por un lado, y América del Sur y África-Europa, por el otro, tuvieran conexiones esporádicas, por medio de puentes terrestres o corredores de islas que permitieron el movimiento faunístico entre continentes, intercambiando linajes en ambos sentidos. Este contexto geológico dinámico fue el escenario de la evolución de nuestros distantes ancestros.

Historia antigua de nuestro linaje

Los mamíferos actualmente abarcan unas 6.500 especies, incluyendo a los monotremas (como el equidna y el ornitorrinco), los marsupiales (como la zarigüeya y el canguro) y los placentarios (como la ballena, el gato y el ser humano). Casi el 95% de las especies actuales son placentarios, y poseen un amplio espectro de tamaños corporales (como la musaraña de unos dos gramos, hasta la ballena azul que puede alcanzar las 150 toneladas) y morfologías que han permitido conquistar todos los ambientes: terrestres, acuáticos y aéreos.

Los mamíferos, formalmente llamados Mammalia, se definen como el grupo que incluye al ancestro común de los monotremas, marsupiales y placentarios y todos sus descendientes extintos y vivos (ver Figura 2). Hoy día nos resulta fácil diferenciar un mamífero de cualquier otro vertebrado (por ejemplo, de una tortuga, un cocodrilo o un ave) por la presencia de pelos, glándulas mamarias, temperatura corporal elevada y constante (homeotermia) regulada por el mismo organismo (endotermia), presencia de un solo hueso en la quijada (el dentario), oído medio con tres huesecillos (martillo, yunque y estribo). Sin embargo, todos estos rasgos anteceden el origen de los mamíferos.

Los mamíferos son los únicos sobrevivientes del antiguo grupo de los cinodontes (ver Figura 2). Estos se originaron al final de la Era Paleozoica, hace unos 280 millones de años en el Período Pérmico, y tuvieron su auge durante el primer tercio de la Era Mesozoica, durante el Período Triásico. Los restos fósiles de los cinodontes son muy abundantes en las rocas triásicas del oeste de la Argentina y del sur de Brasil. Algunos

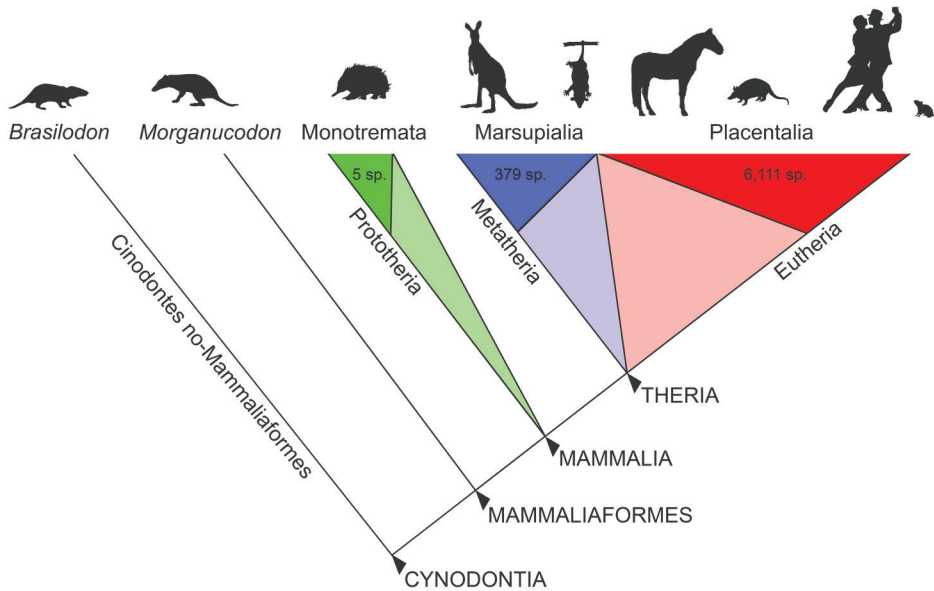


Figura 2. Cladograma simplificado que representa las relaciones filogenéticas de los tres grupos de mamíferos vivos: los monotremas (como el ornitorrinco y el equidna), los marsupiales (como los canguros australianos y la zarigüeya sudamericana) y los placentarios (como nosotros).

cinodontes arcaicos (lejanamente relacionados a los mamíferos) parecen haber sido muy similares a los mamíferos actuales (ver Figura 3), pero con características óseas primitivas como la presencia de dientes menos complejos, permanente reemplazo de los dientes, mandíbulas compuestas por varios huesos (el hueso dentario o quijada como elemento principal donde se insertaban los dientes, más otros huesos más pequeños posteriores a éste), sistemas nervioso y olfatorio más simples, entre otras características. Algunas especies eran relativamente pequeñas y de hábitos insectívoros, como *Probainognathus jenseni*, *Brasilodon quadrangularis* y *Bonacynodon schultzi* (ver Figura 3), tal vez similares a una zarigüeya chica, mientras que otros habrían sido de talla mayor, como *Exaeretodon argentinus*, de dietas omnívoras y aspecto similar a un jabalí.

En América del Sur el registro de estos cinodontes arcaicos es del Período Triásico, pero en otras partes del mundo habrían vivido hasta, al menos, el inicio del Cretácico (de acuerdo a registros de Japón y Rusia). Por su parte, los mamíferos datan de los inicios de la Era Mesozoica. De acuerdo a la filogenia (ver Glosario) que se utilice de referencia, el origen de los mamíferos se remonta al Triásico Tardío (~220 Ma), si se considera que los haramiyidos de China son mamíferos; o alternativamente, fines del Jurásico Temprano (~180 Ma; ver Figura 4), si las especies *Asfaltomylos patagonicus* y *Henosferus molus* (ver Figura 5), descubiertas en la provincia del Chubut, son efectivamente parientes cercanos de los monotremas (ver más abajo).

Primeros antecedentes

La historia de los descubrimientos de los mamíferos mesozoicos en América del Sur es relativamente reciente si se la compara con los de Europa y América del Norte, donde ya para la segunda mitad del siglo XIX se conocían numerosas especies. De todos modos, en las últimas décadas, los descubrimientos en nuestro continente se han incrementado notoriamente, especialmente en la Patagonia. Hoy, Patagonia, es la piedra angular del conocimiento de la historia temprana de los mamíferos. Las regiones extra-patagónicas poseen un registro fósil mucho más incompleto, pero son promisorias, y seguramente en un futuro próximo brindarán datos novedosos sobre los mamíferos en otras latitudes del continente.



Figura 3. El cinodonte no-mamaliaforme Bonacynodon schultzi, del Triásico de Rio Grande do Sul, Brasil.

Ilustración: Reconstrucción por J. L. Blanco.

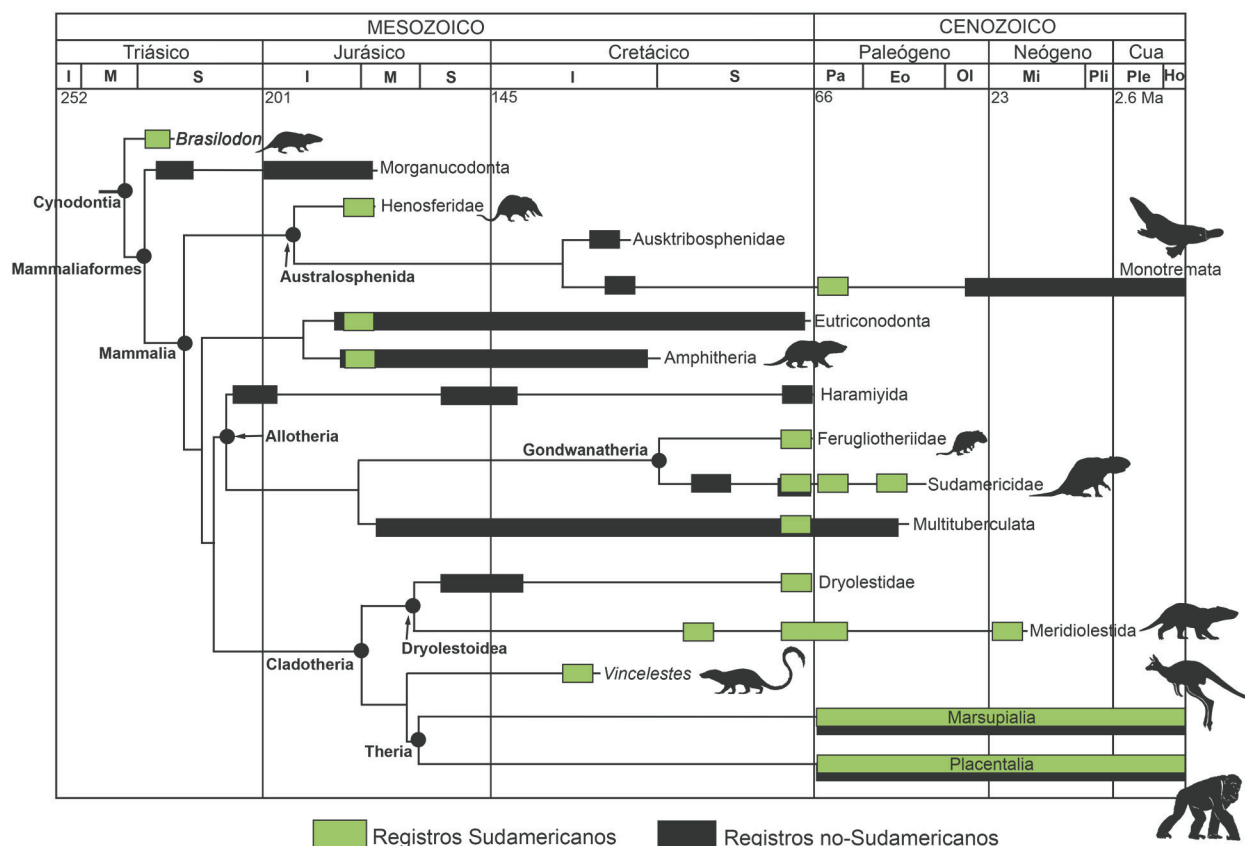


Figura 4. Relaciones de parentesco entre los grandes grupos de mamíferos fósiles y vivientes. En el Mesozoico de América del Sur se han registrado triconodontes, australosféridos, gondwanaterios, eventualmente multituberculados, driolestoideos, y *Vincelestes neuquenianus*, una especie muy próxima a los marsupiales y placentarios. Algunos de estos linajes sobrevivieron durante el Cenozoico como grupos relictuales en las faunas dominadas por marsupiales y placentarios.

Los primeros fósiles de mamíferos mesozoicos sudamericanos

El descubrimiento de los primeros restos óseos de mamíferos en América del Sur de incuestionable edad Mesozoica data de 1983. Durante una expedición a la Patagonia, el paleontólogo Dr. José F. Bonaparte (1928–2020; ver Figura 6), conocido mayormente por su larga trayectoria en el estudio de los dinosaurios, junto con su equipo de trabajo, descubrió, en la localidad rionegrina de Los Alamitos, en rocas del Cretácico Tardío (~80 Ma), dientes aislados de una especie de mamífero que se dio a conocer con el nombre de *Mesungulatum houssayi*. Al principio, el hallazgo se interpretó como perteneciente a un ungulado arcaico (lejanos parientes de los mamíferos con pezuñas), pero rápidamente fue revisado y considerado como un driolestoideo (ver Figura 4); es decir, un grupo de mamíferos arcaicos con las cúspides de los dientes en patrón triangular, que ya era conocido para el Jurásico y Cretácico de América del Norte y Europa.

Si bien el hallazgo fue trascendental para la comunidad científica y para el inicio de investigaciones vinculadas a la evolución temprana de los mamíferos en el continente sudamericano, su presencia en el Mesozoico de América del Sur era un tema que ya

estaba sobre el tablero. En 1960, el multifacético paleontólogo Dr. Rodolfo Casamiquela (1932–2008; ver Figura 6) dio a conocer las huellas de un animal llamado *Ameghinichnus patagonicus*, del Jurásico Medio (~165 Ma) de la localidad santacruceña de Laguna Manantiales, que interpretó habían sido producidas por un mamífero (ver más abajo).

Al hallazgo de *Mesungulatum* se sumaron otros en la misma localidad, y pronto otros sitios de la Patagonia brindaron nuevas evidencias. Entre estos, cabe mencionar el descubrimiento de *Vincelestes neuquenianus* en rocas del Cretácico Temprano (~130 Ma) expuestas en la localidad neuquina de La Amarga. En pocos años, las contribuciones del Dr. Bonaparte en esta temática generaron un acalorado debate sobre las relaciones de parentesco de estas nuevas especies y sus implicancias paleobiogeográficas. Los hallazgos del Dr. Bonaparte estuvieron acompañados por el incansable apoyo de los técnicos, como los notables Martín Vince del Instituto Miguel Lillo en Tucumán y Orlando A. Gutierrez (“Guti”) del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, de Buenos Aires. A ellos se sumaron numerosos estudiantes y colaboradores que forman actualmente gran parte del núcleo de la comunidad paleontológica argentina.

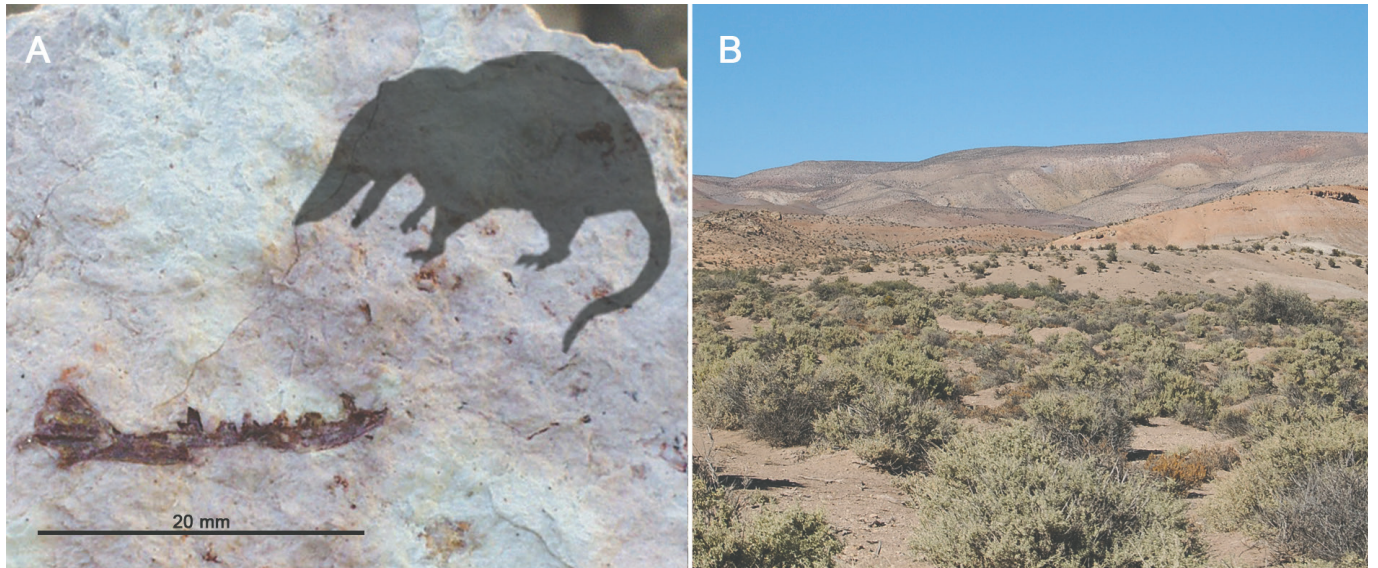


Figura 5. A. El mamífero australosfénido *Henosferus molus*, mandíbula aún en la roca. B. Paisaje de la localidad de Cerro Cóndor, provincia del Chubut, con los afloramientos de la Formación Cañadón Asfalto donde fue encontrada esta especie.

De modo similar, en la década del '90, el Dr. Rosendo Pascual (1923–2012; ver Figura 6) y su grupo de trabajo, descubrieron en la localidad chubutense de Punta Peligro, en rocas de edad Paleocena (~60 Ma), dientes del hasta ahora único monotrema conocido fuera de la región Australiana, *Monotrematum sudamericanum*. Los monotremas actualmente están representados por los ornitorrincos y los equidnas, que habitan exclusivamente en la región Australiana y son los únicos mamíferos que ponen huevos. Aún no se sabe si los monotremas se originaron en América del Sur y luego migraron a otras regiones, si en la región Australiana (o regiones Australiana+Antártica) y luego migraron a América del Sur en algún momento del Cretácico o al inicio del Paleoceno o, alternativamente,

si son un grupo gondwánico del cual quedaron relictos en las distintas regiones de ese gran supercontinente al fragmentarse. Los pocos datos conocidos sugieren que en Gondwana hubo una radiación temprana de mamíferos, aún indocumentada, con importantes linajes fantasma (ver Glosario), tal como lo reflejan las reconstrucciones filogenéticas (ver Figura 4).

Asimismo, en los años 2000, el Dr. Pascual y colaboradores dieron a conocer sus interpretaciones sobre las afinidades entre algunos mamíferos del Paleoceno de Punta Peligro. En este caso, la especie *Peligrotherium tropicalis* originalmente dada a conocer como un ungulado arcaico fue, una vez más, reinterpretada como un driolestoideo, sugiriendo que la extinción de fines del Mesozoico tuvo un efecto menos catastrófico entre la fauna de mamíferos de América del Sur en comparación con otros continentes.



Figura 6. Los reconocidos científicos argentinos Rodolfo Casamiquela, José F. Bonaparte, Rosendo Pascual y Osvaldo Reig, durante un congreso en Caracas, en 1968. Los tres primeros forman los pilares del conocimiento actual sobre los mamíferos del Mesozoico, y el último, uno de los grandes impulsores del conocimiento de la paleontología de vertebrados del Mesozoico en el país.

Rastros fosilizados de brincos y caminatas

La icnita (es decir la huella fósil) *Ameghinichnus patagonicus* estudiada por Casamiquela en 1960 fue la primera evidencia en América del Sur de un mamífero mesozoico (o de un mamaliaforme, pariente cercano de los mamíferos, ver Figura 2). Las huellas fueron descubiertas en la localidad de Laguna Manantiales (Santa Cruz) en rocas del Jurásico Medio (~165 Ma). Las pisadas de *Ameghinichnus* son muy abundantes en la localidad y muestran un sofisticado patrón de saltos (ver Figuras 7 y 8), insospechado por entonces. Estas trazas mamalianas están claramente asociadas a las huellas de dinosaurios y trazas de insectos y raíces. Posteriormente se dieron a conocer otras huellas de mamíferos para el Jurásico Medio de la Argentina (como *Ameghinichnus manantialensis*) y del Cretácico Temprano de Brasil (como *Brasilichnium elusivum* y *Aracoaraichnium leonardii*); sumando en total cinco

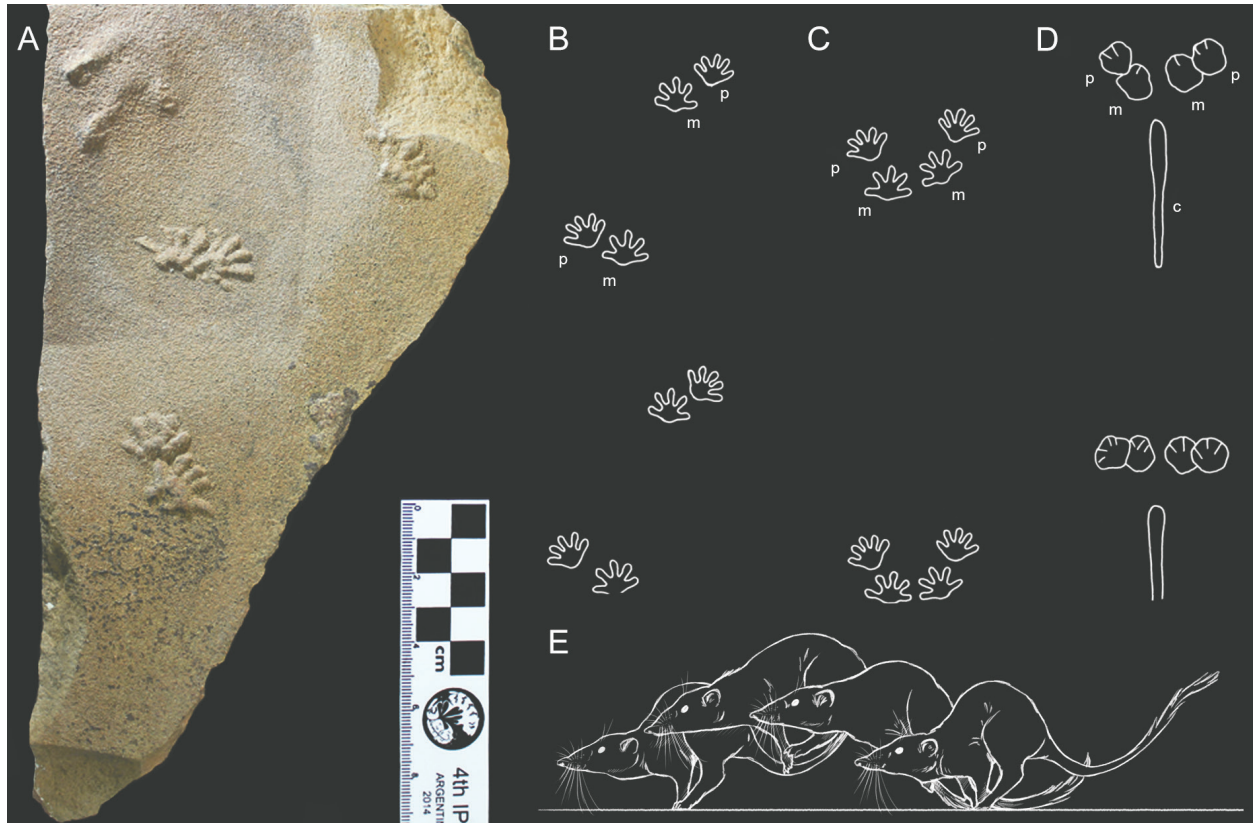


Figura 7. Huellas del mamífero *Ameghinichnus*. A. Huellas del espécimen holotipo de *Ameghinichnus manantialensis*. Distintos hábitos locomotores atribuidos a *Ameghinichnus patagonicus*: B. la caminata, C. el salto, D. el salto con la marca de la cola y E. perfil completo del salto y sus huellas. Abreviaturas: "m", impronta de mano; "p", impronta de pie; y "c" marca de cola.

icnoespecies (ver Glosario). Estas trazas muestran diversos comportamientos y modalidades locomotoras, que incluyen la caminata, el salto bípedo, el medio salto y la carrera, que varían según si el suelo era arenoso o arcilloso o, incluso, si se trataba de un desplazamiento ascendente o descendente de pendientes.

Un estudio reciente de las pistas de *Ameghinichnus* mostró que varios de los rastros presentaban las marcas de la cola desviadas de la línea media del cuerpo. Esta evidencia permitió sugerir que el animal que produjo las huellas llevaba algún peso sobre el lomo, que lo desbalanceaba. Las zarigüeyas actuales dejan marcas similares cuando cargan las crías en su lomo, lo que permite sugerir este comportamiento para los antiguos mamíferos del Jurásico de la Patagonia. Si esta hipótesis es correcta, este registro es una de las evidencias más antiguas de cuidado parental entre los mamíferos.

Taxonomía y diversidad

En los últimos años, el número de hallazgos de mamíferos mesozoicos sudamericanos se ha incrementado de manera notable. Los distintos grupos de trabajo han implementado diversas técnicas en la búsqueda de restos muy pequeños, que pudieran haber quedado preservados en el registro fósil. Una de ellas consiste en la recolección de sedimento, que es lavado y tamizado. Una vez seco, la concentración de

roca en los tamices es observada con la ayuda de una lupa binocular con el objetivo de identificar pequeños restos de huesos fósiles mezclados en el sedimento. Es así como se encuentran la mayoría de los dientes de los mamíferos del Mesozoico. Otra técnica consiste en quebrar un bloque grande de roca con un martillo hasta reducirlo a pequeños fragmentos, con la esperanza de encontrar restos fósiles durante el proceso. Otra forma, es la prospección en el campo en cuclillas sobre el afloramiento, observando minuciosamente el terreno



Figura 8. *Ameghinichnus patagonicus*.

Ilustración: Reconstrucción por J. L. Blanco.

en busca de pequeños restos. Utilizando estas técnicas se han podido recuperar esqueletos parcialmente articulados, restos craneanos o partes de éstos, pero lo más frecuente es el hallazgo de dientes aislados. Afortunadamente la dentición de los mamíferos tiene gran número de características que permiten el reconocimiento de las distintas especies; es así que los molares aislados son una de las herramientas más útiles para el estudio de este grupo. Actualmente se reconocen más de 30 especies de diferentes mamíferos mesozoicos y sus supervivientes en el Cenozoico (ver Recuadro). Sus restos provienen principalmente de la Argentina, en particular de la Patagonia, aunque también de Chile, Antártida, Bolivia, Brasil y Perú (ver Figura 1).

Jurásico: Los mamíferos más antiguos de América del Sur

Triconodontes

Fueron mamíferos que se caracterizaron por tener dientes relativamente simples, con tres a seis cúspides alineadas. Este grupo fue muy diverso durante el Mesozoico en los continentes del hemisferio norte. En la localidad chubutense de Cerro Cándor (~179 Ma) se encontraron los únicos restos de triconodontes conocidos para América del Sur: *Condorodon spanios* y *Argentoconodon fariatorum*. El primero está representado por un diente aislado, mientras que el segundo por un esqueleto parcial. Algunos rasgos del esqueleto y la cercanía filogenética con *Volaticotherium antiquus*, del Jurásico Medio de China, que ha preservado la impresión de un patagio (una membrana tegumentaria que conecta parte de los brazos, patas y cola), han permitido sugerir que *Argentoconodon* habría podido planear, de forma similar a las actuales ardillas voladoras (ver Figura 9).

Los estudios filogenéticos ubicaron a *Condorodon* y *Argentoconodon* en dos grupos distintos de triconodontes, los Amphilestheria y los Eutriconodontia, respectivamente, y no serían parientes cercanos. De acuerdo con el registro fósil conocido, la radiación de estas formas habría tenido lugar a finales del Triásico o inicios del Jurásico, cuando aún existía el supercontinente Pangea. El registro fósil sugiere, además, una distribución cosmopolita de estas formas durante el Jurásico; así lo evidencia la presencia de *Tendagurodon janenschi* (relacionado a *Condorodon*) en rocas del Jurásico Tardío de Tanzania (África) y *Volaticotherium antiquus* (relacionado a *Argentoconodon*) en rocas del Jurásico Medio de China.

Australosfénidos

De la misma localidad patagónica de Cerro Cándor se conocen *Asfaltomylos patagonicus* y *Henosferus molus* (ver Figura 5). A diferencia de los triconodontes, los molares de los australosfénidos son complejos,

Lista de especies de los grupos de mamíferos mesozoicos que habitaron América del Sur, incluyendo las especies que sobrevivieron hasta la mitad del Cenozoico. Cr: Cretácico, Eo: Eoceno, Ju: Jurásico, Mi: Mioceno y Pa: Paleoceno.

Australosphenida

Asfaltomylos patagonicus (Ju)
Henosferus molus (Ju)
Monotrematum sudamericanum (Pa)

Triconodontes

Condorodon spanios (Ju)
Argentoconodon fariatorum (Ju)

Dryolestoidea

Dryolestidae

Groebertherium stipanicici (Cr)
Groebertherium allenensis (Cr)

Meridiolestida

Leonardus cuspidatus (Cr)
Cronopio dentiacutus (Cr)
Necrolestes patagonensis (Mi)
Necrolestes mirabilis (Mi)
Reigitherium bunodontum (Cr)
Mesungulatum houssayi (Cr)
Mesungulatum lamarquensis (Cr)
Orretherium tzen (Cr)
Coloniatherium cilinskii (Cr)
Peligrotherium tropicalis (Pa)
Casamiquelia rionegrina (Cr)
Quirogatherium major (Cr)
Paraungulatum rectangularis (Cr)
Bondesius ferox (Cr)
Austrotriconodon mckennai (Cr)

Allotheria: Gondwanatheria y Multituberculata

Gondwanatherium patagonicum (Cr)
Magallanodon baikashkenke (Cr)
Sudamerica ameghinoi (Pa)
Greniodon sylvaticus (Eo)
Ferugliotherium windhauseni (Cr)
Trapalcotherium matuastensis (Cr)

Stem-Theria

Vincelestes neuquenianus (Cr)

Indeterminado (posiblemente no-mamaliano)

Brasilestes stardusti (Cr)

Ichnoespecies mamalianas

Ameghinichnus patagonicus (Ju)
Ameghinichnus manantialensis (Ju)
Brasilichnium elusivum (Cr)
Brasilichnium anaiti (Cr)
Aracoaraichnium leonardii (Cr)

Figura 9. *Argentoconodon fariatorum*.

Ilustración: Reconstrucción por J. L. Blanco.

con funciones definidas por crestas afiladas para el corte y un área semejante a un mortero de machaque, lo que recuerda a los molares de los marsupiales y placentarios. La mandíbula, sin embargo, es muy primitiva, similar a la de los cinodontes arcaicos y los primeros mamaliaformes, compuesta por el hueso dentario y otros huesos postdentarios que estaban aun parcialmente unidos al primero.

Asfaltomylos y *Henosferus* son agrupados en el árbol evolutivo junto a los monotremas, formando el grupo de los australosfénidos. Tomando en cuenta estas hipótesis, los australosfénidos patagónicos son los mamíferos más antiguos conocidos hasta el momento, con unos 179 millones de años de antigüedad según las dataciones realizadas en la región de Cerro Cónдор (Chubut), de donde provienen estas especies. Asimismo, la presencia de *Ambondro* en el Jurásico

Medio de Madagascar (pariente de *Asfaltomylos* y *Henosferus*) documenta la amplia distribución de los australosfénidos hacia mediados de la Era Mesozoica. A pesar de la gran antigüedad, la fauna de Cerro Cónдор posee especies con morfologías muy complejas lo que sugiere que su origen se remonta a tiempos aún más antiguos.

Cretácico Temprano: un registro novedoso en Neuquén

El mamífero más completo conocido del Mesozoico en América del Sur es *Vincelestes neuquenianus*, recuperado de la localidad neuquina de La Amarga (~130 Ma; ver Figura 10). De este sitio también fue colectado el famoso dinosaurio saurópodo *Amargasaurus cazau*, con largas espinas neurales sobre su torso (ver Figura 11).

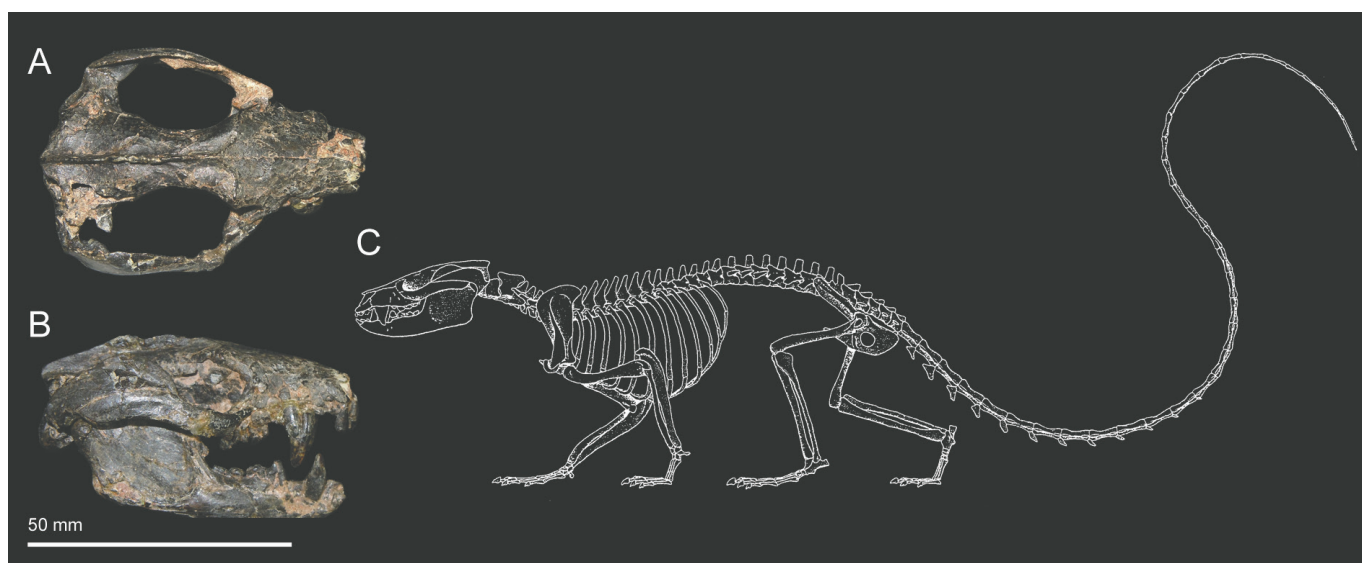


Figura 10. A. Cráneo y B. mandíbula de *Vincelestes neuquenianus*. C. Reconstrucción del esqueleto por Jorge L. Blanco.



Ilustración: Reconstrucción por J. L. Blanco.

Figura 11. Vincelestes neuquenianus junto al saurópodo dicraeosaurido Amargasaurus cazau y reptiles pterosaurios, recuperados de La Amarga, provincia del Neuquén.

Vincelestes se conoce por varios ejemplares de distintos tamaños hallados en el mismo sitio. Posiblemente se trataba de un grupo familiar representado por individuos de distintos estadios ontogenéticos (juveniles y adultos) y sexos, lo cual implica que se trataba de animales gregarios. *Vincelestes* tenía una cola larga, posiblemente prensil, el primer dedo de las manos y pies oponible y la articulación del pie que permitía amplios movimientos, lo que sugiere capacidad para trepar o transitar sobre sustratos irregulares como los que se hallan al pie de los árboles.

En los análisis filogenéticos, *Vincelestes* es representado como un mamífero cercanamente relacionado a los marsupiales y placentarios vivos (ver Figura 4).

Cretácico Tardío–Cenozoico: el boom de los hallazgos Dryolestoidea

18

Los mamíferos más abundantes del Mesozoico de América del Sur son los driolestoideos; algunos de los

cuales sobrevivieron a la extinción masiva de fines del Mesozoico que acabó con los grandes dinosaurios. Se conocen unas 20 especies de driolestoideos, las que varían en tamaños corporales y formas, desde similares a las musarañas hasta formas más grandes similares a los mapaches. Estas fueron encontradas en la Argentina, Chile, Antártida y Bolivia.

Existieron dos grupos principales de driolestoideos en América del Sur, los driolestidos, conocidos únicamente por *Groebertherium stipanicici* y *G. allenensis*, de las localidades rionegrinas de Los Alamitos y Bajo de Santa Rosa, y los meridiolestidos, mucho mejor representados, más diversos y más abundantes. Con excepción de las dos especies sudamericanas de *Groebertherium*, los driolestidos son de origen Laurásico. Al contrario, los meridiolestidos son conocidos hasta ahora únicamente por sus fósiles provenientes de América del Sur y Antártida.

El meridiolestido más antiguo conocido es *Cronopio dentiacutus*, encontrado en la localidad rionegrina de La Buitrera (~95 Ma). Se conocen ejemplares excepcionales de esta especie, incluyendo cráneos enteros. *Cronopio* era un animal pequeño, con una caja craneana redonda y un hocico largo, portador de caninos extraordinariamente largos y recurvados (ver Figuras 12 y 13). Animales extraños como los de estos fósiles jamás se habrían podido reconstruir con el hallazgo de dientes aislados. Parecen criaturas fantásticas como aquellas que aparecen en las novelas del escritor argentino Julio Cortázar (el nombre del fósil patagónico es un homenaje al "Gran Cronopio"). En la localidad Valle del Río de Las Chinas, en el extremo sur de Chile (~74 Ma), fue recientemente encontrado *Orretherium tzen* que representa el meridiolestido de distribución más austral para el Mesozoico y uno de los mejor conocidos para el Cretácico más tardío.

Los meridiolestidos fueron especialmente diversos en América del Sur hacia fines del Cretácico. La clásica localidad de Los Alamitos en Río Negro (ver Figura 14) y la de La Colonia en Chubut han brindado material particularmente abundante. Las especies más generalizadas como *Leonardus cuspidatus* son menos frecuentes en comparación con aquellas de mayor tamaño como *Mesungulatum houssayi* y *Coloniatherium cilinskii* (ver Figura 15). Sin embargo, es probable que esta diferencia en abundancia sea un sesgo del registro fósil o de la metodología de búsqueda.

Los meridiolestidos sobrevivieron a la extinción de finales del Mesozoico. Se han reconocido para el Paleoceno de Patagonia (*Peligrotherium trapicalis*), el Eoceno de Antártica y el Mioceno de Patagonia (*Necrolestes patagonensis* y *N. mirabilis*). En conjunto, los meridiolestidos cuentan una historia de más de 90 millones de años. Si bien fue uno de los grupos

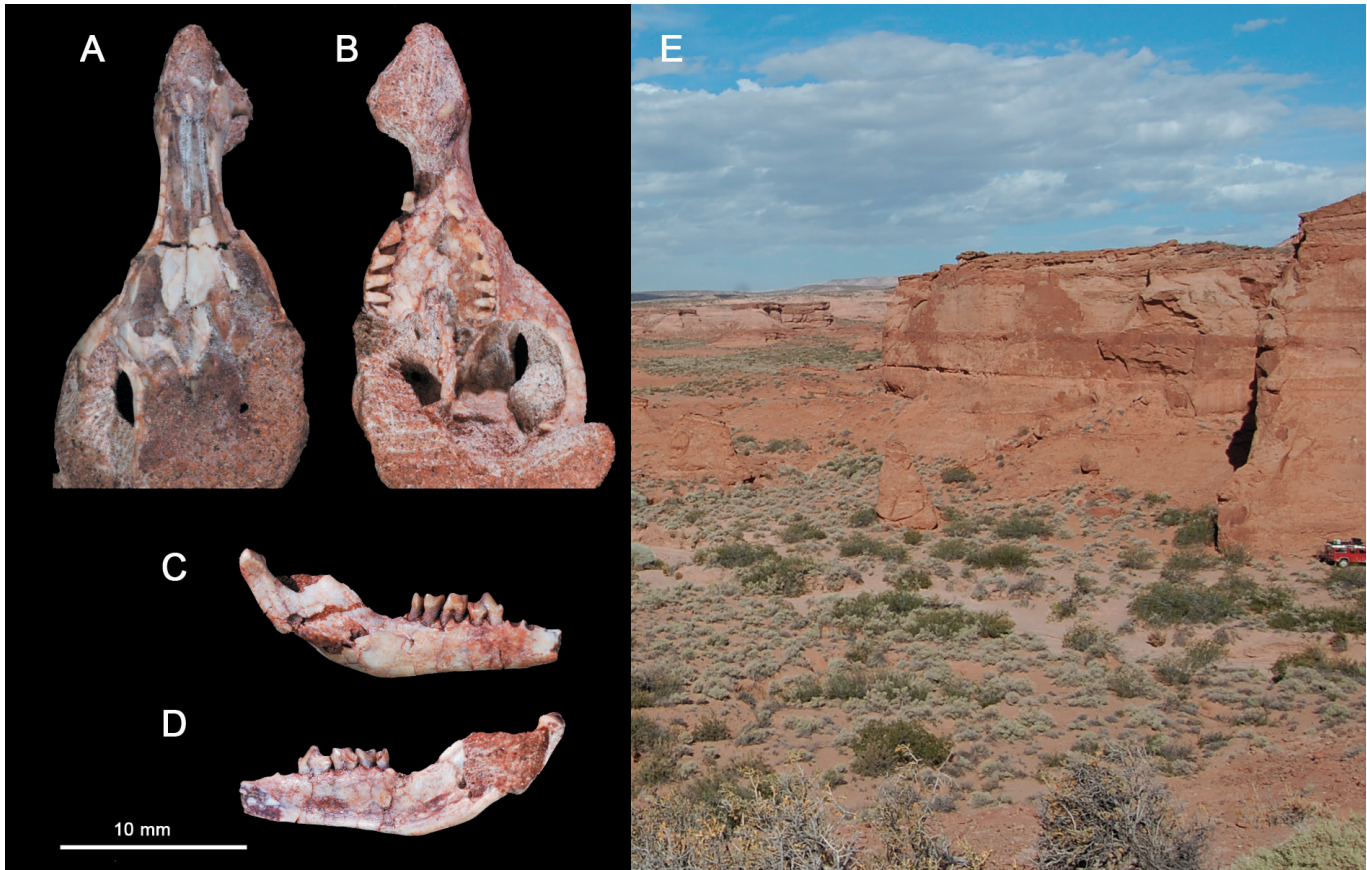


Figura 12. *Cronopio dentiactus*, cráneo incompleto con la dentición superior, en vista A. dorsal y B. ventral. Dentario derecho, en vista C. lateral y D. medial. E. Localidad de La Buitrera, provincia de Río Negro, con los afloramientos de la Formación Candeleros, donde fue encontrada esta especie.

dominantes de mamíferos sudamericanos durante el Cretácico Tardío, en el Cenozoico es poco frecuente, con especies perdidas entre una fauna de mamíferos dominada por marsupiales y placentarios.

***Gondwanatheria* (+ *Multituberculata*)**

Uno de los componentes más extraordinarios de la fauna de fines del Mesozoico e inicios del Paleógeno de América del Sur fue el grupo de los gondwanaterios, entre cuyas especies hay formas aún poco conocidas que podrían estar cercanamente relacionadas a los multituberculados, un grupo herbívoro de radiación mayormente laurásica.

Los gondwanaterios eran mamíferos de aspecto similar a un coipo. Algunos de ellos tenían dientes de coronas altas (como *Gondwanatherium patagonicum* del Cretácico) o de crecimiento continuo (como *Sudamerica ameghinoi* del Paleoceno), similar a los roedores, lo que sugiere la ingesta de alimentos abrasivos. Las mandíbulas eran altas, con un espacio (diastema) entre el último incisivo y los molariformes (carecían de caninos). Otras especies tenían dientes de coronas bajas, como *Ferugliotherium windhausenii* y *Trapalcotherium matuastensis* del Cretácico de Río Negro y *Magallanodon baikashkenke*, del Cretácico del sur de Chile. Algunos autores han sugerido que

Ferugliotherium y *Trapalcotherium* pertenecen a los Multituberculata. Aún se conoce poco sobre estas especies, lo que genera incertidumbres que plantean controversias sobre su clasificación. Por su parte, las otras especies rodentiformes (*Gondwanatherium patagonicum* y *Sudamerica ameghinoi*) se agrupan entre los Gondwanatheria y estos junto con los Multituberculata conforman un grupo mayor, conocido como los Allotheria (ver Figura 4). Las relaciones filo-



Ilustración: Reconstrucción por J. L. Blanco.

Figura 13. *Cronopio dentiactus*.



Ilustración: Reconstrucción por J. L. Blanco.

Figura 14. Paisaje de Los Alamitos durante el Cretácico Tardío, donde se pueden apreciar dinosaurios saurodópodos (Titanosauridae), terópodos (Abelisauridae), ornitópodos (Hadrosauridae), aves (Enantiornithes), peces (peces pulmonados, pejelagartos y bagres), anuros y tortugas de agua dulce, así como los mamíferos comentados en el texto (se ilustran de izquierda a derecha: dos individuos de *Gondwanatherium patagonicum*, *Leonardus cuspidatus* y *Mesungulatum housseyi*).

genéticas entre ellos, de todos modos, son un tema de actual debate.

Es interesante destacar que a los gondwanaterios de América del Sur se le suman fósiles excepcionales del Cretácico de Madagascar que incluye esqueletos de *Adalatherium hui* y *Vintana sertichi*, además de *Lavanify miolaka*, conocido solo por su dentición. Además se conocen gondwanaterios en el Cretácico de la India (*Bharatherium bonapartei*) y Tanzania (*Galulatherium jenkinsi*), así como material indeterminado del Cenozoico de la Antártida y el Neotrópico de América del Sur, que completan un panorama de su amplia distribución geográfica.

En síntesis, los gondwanaterios fueron un grupo de mamíferos con aspecto de roedores que se diversificó hacia final del Mesozoico en el supercontinente de Gondwana, tal como lo evidencian los fósiles hallados en América del Sur, India, Madagascar y África, y que sobrevivió a la extinción de finales del Mesozoico.

20 Un potencial que nos espera

La historia del conocimiento de los mamíferos mesozoicos en América del Sur data de unas pocas

décadas, cuando en 1983 el Dr. Bonaparte y su equipo de trabajo descubrieron en el Cretácico Tardío de la localidad rionegrina de Los Alamitos el primer diente fósil de un Dryolestoidea. Sin bien en 1960 el Dr. Casamiquela había reportado la presencia de huellas mamalianas para el Jurásico de Laguna Manatiales, y luego el Dr. Leonardi en 1981 para el Cretácico del estado de San Pablo, su asignación a un grupo específico es inconclusa por tratarse de trazas fósiles.

Los restos de mamíferos mesozoicos en América del Sur y de sus sobrevivientes cenozoicos se conocen en la Argentina, Chile, Antártida, Bolivia, Brasil y Perú, sumando unas 30 especies, aunque la mayoría de éstas se conocen a partir de materiales de la Patagonia Argentina.

A diferencia de otras regiones del planeta, el evento de extinción del final de la Era Mesozoica parece haber tenido un efecto menos catastrófico en las comunidades de mamíferos de América del Sur. Así, las faunas cenozoicas muestran relictos de grupos que habían sido dominantes en el Mesozoico, tal vez habitando en ambientes marginales y conviviendo con los mamíferos marsupiales y placentarios. El registro fósil conocido

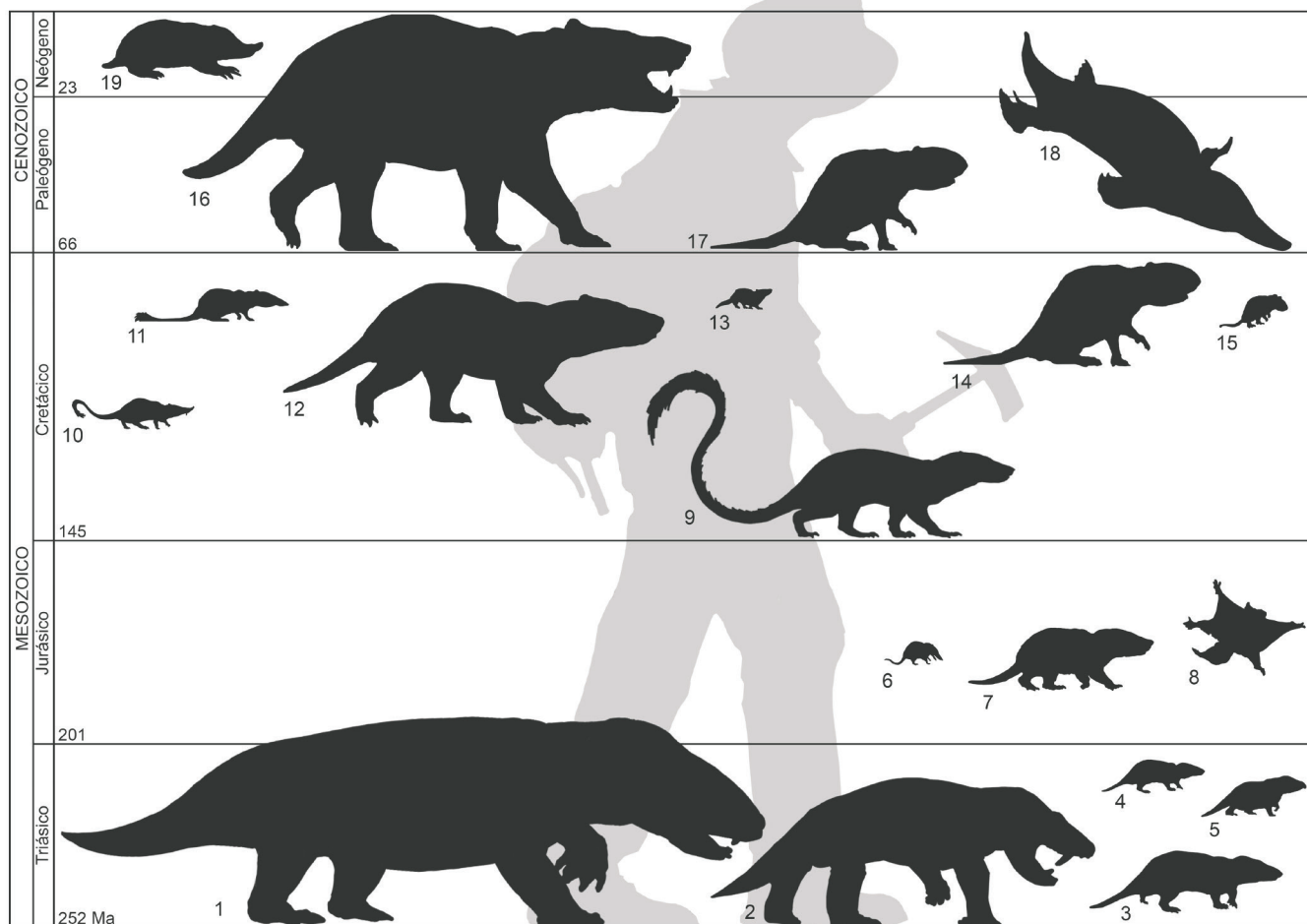


Ilustración: Reconstrucción por J. L. Blanco.

Figura 15. Siluetas representando los distintos tamaños corporales y morfologías de los linajes mesozoicos de mamíferos en América del Sur y las formas triásicas cercanamente emparentadas. Triásico: 1. *Exaeretodon argentinus*; 2. *Pascualgnathus polanskii*; 3. *Probainognathus jenseni*; 4. *Brasilodon quadrangularis*; 5. *Chalimnia musteloides*. Jurásico: 6. *Henosferus molus*; 7. *Condorodon spanios*; 8. *Argentoconodon fariatorum*. Cretácico Temprano: 9. *Vincelestes neuquenianus*. Cretácico Tardío: 10. *Cronopio denticutus*; 11. *Leonardus cuspidatus*; 12. *Coloniatherium cilinskii*; 13. *Reigitherium bunodontum*; 14. *Gondwanatherium patagonicum*; 15. *Ferugliotherium windhausenii*. Paleógeno: 16. *Peligrotherium tropicalis*; 17. *Sudamerica ameghinoi*; 18. *Monotrematum sudamericanum*. Neógeno: 19. *Necrolestes patagonensis*.

sugiere que los gondwanaterios habrían sobrevivido en el continente hasta el Eoceno (~50 Ma), mientras que los driolestoideos hasta el Mioceno (~20 Ma). Entre los sitios paleontológicos de relevancia cabe mencionar la localidad Paleocena de Punta Peligro de la provincia de Chubut en la que se han registrado marsupiales, placentarios (como hoy día), más monotremas, driolestoideos y gondwanaterios (estos últimos como relictos de tiempos mesozoicos). Esta asociación de mamíferos con tal diversidad taxonómica es única en el mundo.

En años recientes se ha incrementado notablemente el número de hallazgos de mamíferos mesozoicos en América del Sur. Este hecho se vincula con la implementación de técnicas específicas de búsqueda; en este caso, a favor de material milimétrico que haya quedado preservado en el registro fósil. Nuevas herramientas de estudio (como la implementación de tomografías computadas de alta resolución (ver

el artículo "Un vómito revelador" en el número 30 de nuestra revista¹) y nuevas metodologías de análisis (como los análisis de isótopos estables) tienen el potencial de brindar información única (morfológica, filogenética, ecológica) para mejorar el conocimiento sobre la biota de los tiempos remotos. Nuevos materiales y métodos, trabajos en los extensos afloramientos de rocas mesozoicas y una vibrante comunidad paleontológica en varios países de América del Sur plantea un panorama auspicioso para la disciplina en los próximos años. ¡No habrá escasez de preguntas y desafíos para las próximas generaciones de paleontólogos!

¹ Para más referencias se puede leer el artículo en el Número 30 de nuestra revista, Un "vómito" revelador - Muzzopappa et al., Desde la Patagonia, Difundiendo Saberes, 17(30): 2-10.

Agradecimientos

Agradecemos a Jorge L. Blanco por las reconstrucciones artísticas que ilustran esta nota realizadas con paciencia y esmero hasta obtener un resultado de común interés, y a los dos evaluadores que contribuyeron con sus comentarios a mejorar este artículo.

Glosario

Biota: conjunto de los organismos vivos que habitan una misma área.

Filogenia: rama de la ciencia que estudia las relaciones de parentesco entre los distintos seres vivos. Se basa en la hipótesis de que todos los organismos comparten un ancestro común.

Ichnogéneros e Ichnoespecies: nombres que se utilizan para denominar las trazas (marcas) producidas por un ser vivo, como ser una pisada, la marca de una mordida, una madriguera, entre otros. Por ejemplo, las huellas dejadas por un mamífero del Jurásico de la Patagonia Argentina (del que no se conoce su esqueleto) fueron llamadas *Ameghinichnus patagonicus*.

Linaje fantasma: linaje que, se infiere, estaba presente en un lapso geológico de tiempo. Esta inferencia se basa en las relaciones filogenéticas de ese taxón y otros cercanamente emparentados, aun cuando no existan datos del registro fósil. Su presencia se presume; por ello es un "fantasma", pero nuevos hallazgos pueden convertirlo en "real".

Taxón: organismos emparentados y agrupados en las clasificaciones sistemáticas (puede referirse a una especie o cualquier otro grupo taxonómico, como una familia). Son taxones los grupos monofiléticos, (que agrupan el ancestro en común y todos sus descendientes).

Vicarianza: proceso por el cual se originan taxones relacionados a partir de la fragmentación geográfica de poblaciones ancestrales comunes. La separación de grandes masas continentales es considerada como una causa frecuente de vicarianza.

Resumen

La Era Mesozoica, también llamada la "Era de los Dinosaurios", entre 252 y 66 millones de años antes del presente, es mayormente conocida por el reinado de los grandes dinosaurios en la tierra, los pterosaurios en el cielo y los reptiles acuáticos en los mares. Sin embargo, en ese tiempo se originaron y prosperaron varios otros animales, entre ellos los mamíferos, formas arcaicas del linaje al que pertenecemos. Poco se conoce sobre la compleja historia evolutiva de los primeros mamíferos en América del Sur. La mayoría de ellos pertenecen a grupos totalmente extintos, como los triconodontes, australosfénidos, gondwanaterios, multituberculados, driolestoideos y una especie emparentada a los marsupiales y placentarios vivientes. En este artículo te invitamos a recorrer el mundo arcaico de los primeros mamíferos que habitaron nuestro continente, al pie de los grandes dinosaurios.

Para ampliar este tema

- Forasiepi A.M., Martinelli A.G., y Blanco J.L. (2007). *Bes-tiario fósil: Mamíferos del Pleistoceno de la Argentina*. Buenos Aires, Argentina: Albatros.
- Martinelli A.G., Forasiepi A.M., y Rougier G.W. (2008). Australosfénidos. Parientes cercanos de los enigmáticos monotremas. *Ciencia Hoy*, 18 (104): 52–62.
- Martinelli A.G., Soares M.B., y Forasiepi A.M. (2018). Cinodontes triásicos y mamíferos en el tiempo de los dinosaurios. *Ciencia Hoy*, 27 (159): 52–58.
- Martinelli A.G., Soto-Acuña S., Goin F.J., Kaluza J., Bostelmann J.E., Fonseca P.H.M., Reguero M.A., Leppe M., y Vargas, A.O. (2021). New cladotherian mammal from southern Chile and the evolution of mesungulati- tid meridiolestidans at the dusk of the Mesozoic Era. *Scientific Reports* 11: 7594.
- Rougier, G.W., Martinelli, A.G., y Forasiepi, A.M. (2021). *Mesozoic Mammals from South America and Their Forerunners*. Springer Earth System Sciences.