

Un vistazo a los mamíferos mesozoicos

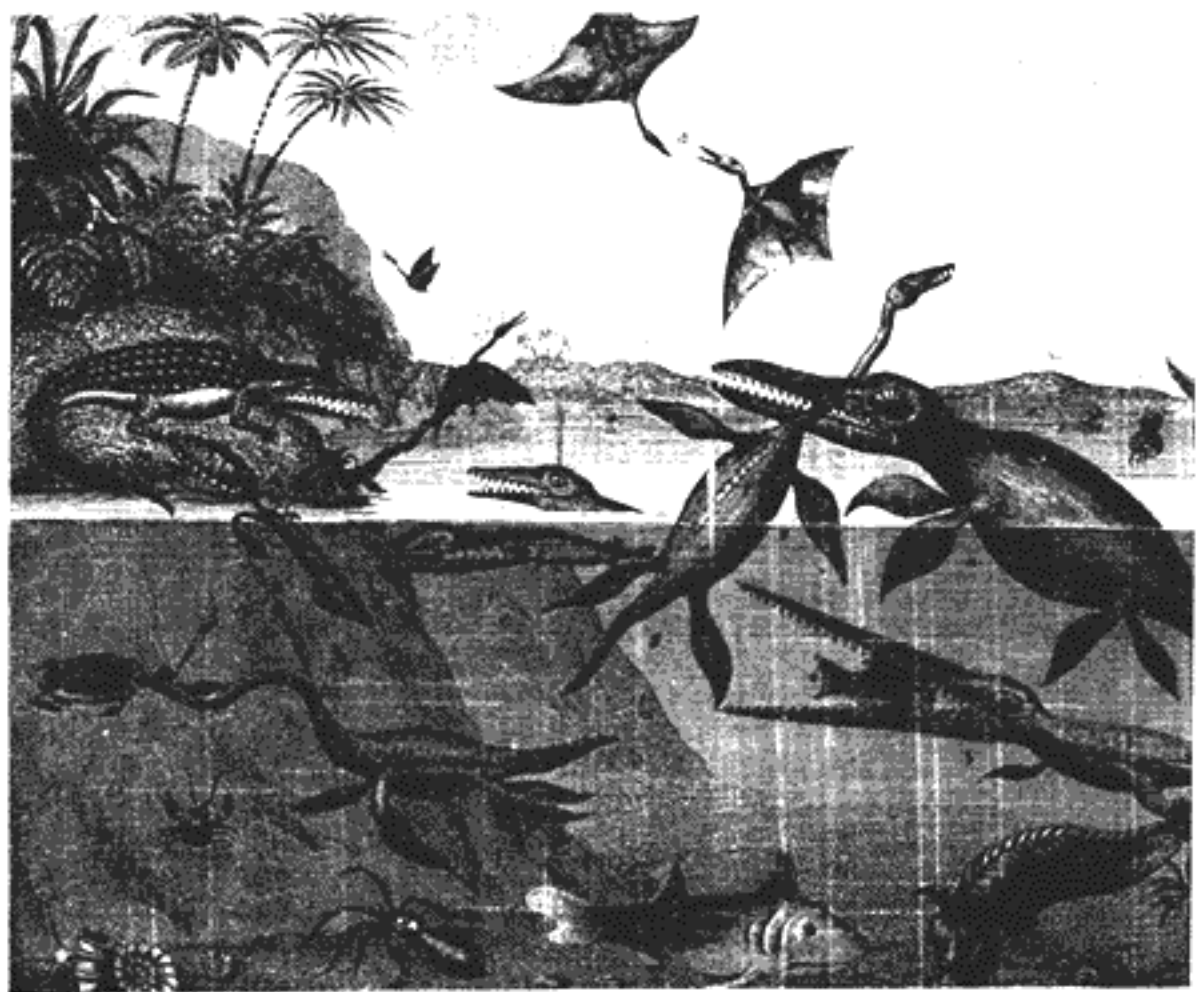
MARISOL MONTELLANO B.*

INTRODUCCION

Al pensar o imaginarnos la vida durante el Mesozoico, lo primero que nos viene a la mente es un paisaje con vegetación exuberante, con helechos arborescentes donde los grandes dinosaurios herbívoros, como brontosaurios y triceratops, están tranquilamente alimentándose y no falta el temible carnívoro tiranosaurio acechando, mientras que un pterosaurio anda volando no muy lejos de ahí. Pero si fuera posible observar dicho paisaje más detenidamente, se encontraría una diversa y abundante microfauna formada por los pequeños mamíferos y otros grupos de vertebrados de pequeña talla.

La Era Mesozoica es conocida como la "Era de los Reptiles" y se divide en tres periodos: Triásico, Jurásico y Cretácico; abarcando de 240 a 64 millones de años. Los mamíferos aparecen en el registro fósil desde el Triásico Tardío, lo que indica que han existido desde hace por lo menos 200 millones de años; siendo el Mesozoico la era en que se desarrollan las dos terceras partes de su historia. El registro fósil de los mamíferos mesozoicos consta principalmente de dientes aislados así como de mandíbulas y de alguno que otro esqueleto.

* Investigadora del Instituto de Geología de la UNAM



Desde su aparición, mamíferos y dinosaurios ocuparon diferentes nichos. El análisis de la morfología dental de los primeros sugiere que, a excepción de los multituberculados y docodontes, estos eran pequeños carnívoros que probablemente se alimentaban de insectos adultos y de sus larvas, así como de otros pequeños vertebrados. Más tarde, durante el Cretácico, una variedad de mar-

supiales y placentados fueron frugívoros y omnívoros. Mientras que los dinosaurios tenían tendencia hacia el gran tamaño, los mamíferos se mantuvieron pequeños; casi todos del tamaño de una musaraña. El mamífero mesozoico más grande que se conoce es un marsupial del tamaño de un tejón, conocido en el Cretácico de Norteamérica.

La literatura sobre los mamíferos mesozoicos es muy escasa y no fue sino hasta el año de 1979 que aparece el libro titulado "*The Mesozoic Mammals: The First Two-Thirds of Mammalian History*", editado y compilado por Lillegraven, Kielan-Jaworowska y Clemens, donde hacen una recopilación de toda la información escrita hasta ese entonces acerca de la biología, paleontología, sistemática, y morfología de los mamíferos mesozoicos.

El conocimiento de la historia de los mamíferos durante el Mesozoico ha avanzado significativamente en la última década debido a varios factores: a) en el método de colecta se ha enfatizado en la búsqueda de localidades de microvertebrados, con lo que se ha recuperado nuevo material fósil y así se han incrementado las colecciones y las posibilidades de descripciones y comparaciones más detalladas; b) la revisión y refinamiento de las técnicas radiométricas han permitido detallar las edades de las rocas donde se encuentran los fósiles y las correlaciones intercontinentales; c) el análisis cladístico de los mamíferos y reptiles mamiferoides ha ayudado a reestructurar la clasificación y a determinar las semejanzas y diferencias entre los grupos.

PALEOGEOGRAFÍA

El reconocimiento de que las masas terrestres fueron y son móviles ha influido en la interpretación y en las soluciones de los problemas de biogeografía. La idea de este resumen, es presentar la distribución de las masas terrestres durante el Mesozoico y enfatizar las conexiones intercontinentales que se establecieron entre ellas así como las posibilidades de migraciones de los vertebrados.

Durante las dos últimas décadas, la geología ha sufrido una revolución profunda, tan significativa como fue la revolución darwiniana en la biología hace más de un siglo. La nueva revolución en la geología mostró, como resultado de la acumulación de evidencias, que los continentes han tenido movilidad y han sido mutables a través del tiempo geológico. En suma, se ha demostrado que la Tierra es un planeta dinámico. La teoría de la tectónica de las placas postula que la corteza terrestre está constituida de varias placas grandes, que constantemente se mueven unas con respecto a las otras. Algunas de estas placas contienen los continentes tal como los conocemos; otras



contienen cuencas oceánicas. Las fronteras entre las placas pueden quedar dentro de las cuencas oceánicas o, en algunos casos, bisectar algunas partes de los continentes.

De acuerdo a esta teoría, hace más de 400 millones de años, en el Paleozoico, existía un solo supercontinente conocido como Pangea. Según parece, estuvo constituido por dos mitades adyacentes, Laurasia en el hemisferio norte y la tierra de Gondwana en el hemisferio sur. Al terminar la era Paleozoica e iniciarse la Mesozoica, hace unos 200 millones de años, este supercontinente empezó a fragmentarse y los fragmentos resultantes, cada uno de ellos transportado en una placa tectónica, comenzaron a derivar, apartándose los unos de los otros.

La ruptura probablemente comenzó en la tierra de Gondwana, cuando Sudamérica se separó de Africa y derivó hacia el oeste, generando así el Atlántico meridional. Casi simultáneamente, otra de las porciones de Gondwana, que posteriormente iba a convertirse en la península indostánica, se separó y se deslizó hacia el norte a lo largo de la costa oriental de Africa, hasta chocar finalmente con Asia. La Antártida y Australia, que permanecieron unidas durante el Mesozoico, se apartaron de sus posiciones originales, próximas al extremo sur de Africa. Por último se separaron y la Antártida se desplazó hacia el sur hasta su posición ac-

tual, mientras que Australia lo hizo hacia el noroeste. Entretanto, Laurasia giraba en relación a la tierra de Gondwana, abriendo un antiguo brazo de mar, el Tethys, que fue el ancestro de una parte del Mediterráneo; y Norteamérica se separaba de la frontera mauritánica de Africa, y por último de Europa, abriendo así el Atlántico septentrional. Estos sucesos ocurrieron a lo largo de un periodo muy prolongado, que en realidad todavía está en proceso.

Según parece, al principio de la evolución de los tetrápodos, la Pangea era una gran masa terrestre continua aún no rota por el proceso de fragmentación que tendría lugar después. Como consecuencia, existían amplias rutas terrestres para la dispersión de las faunas de tetrápodos. Por lo tanto, los anfibios y reptiles de Europa Central, estuvieron estrechamente relacionados con los anfibios y reptiles de Norteamérica. Ciertos fósiles muestran que hubo intercambio de tetrápodos entre Africa Meridional y Sudamérica y Rusia. Una de las evidencias de este intercambio es la fauna de *Lystrosaurus*, distribuido en la tierra de Gondwana. Ha sido colectado en Africa meridional, Sudamérica, en la India, China y Antártida. Una fauna ligeramente posterior, que se distribuyó en Gondwana, está constituida por reptiles mamiferoides como *Cynognathus* y *Kannemeyeria*.

Al mismo tiempo, faunas de tetrápodos bastante diferentes habitaban el he-

misferio norte, como anfibios laberinto-dontos y los primeros reptiles. Aparentemente pudo haber cierta dicotomía entre las faunas de los segmentos septentrional y austral de la Pangea en esta fase de la historia de la Tierra, pero si esta dicotomía fue real, desapareció con el advenimiento del Triásico Tardío. Para ese entonces, los dinosaurios ya se habían distribuido ampliamente en las masas continentales. Se encuentran dinosaurios similares en todas las porciones de la Pangea (con excepción de Australia y de la Antártida), lo que indica una continua disponibilidad de migración.

Como ya se mencionó, la ruptura de la Pangea había empezado en el Triásico Tardío, y continuó durante el Jurásico. Para ese entonces Sudamérica se estaba separando de Africa, abriéndose el Atlántico meridional, dejando conectadas todavía las porciones septentrionales de los dos continentes. Laurasia experimentaba una rotación en el sentido opuesto al de las manecillas del reloj, separando así la costa oriental de Norteamérica de la costa africana y generando la parte inferior de un Océano Atlántico septentrional; pero éste permaneció cerrado en su extremo superior por la firme unión entre Europa y Norteamérica a lo largo de Groenlandia. La Antártida y Australia estaban aún firmemente unidas y no se habían separado de Africa. Algunos autores describen la Península Indica durante el Jurásico, como una isla que flotaba alejándose de su posición original, pero hay grandes dinosaurios jurásicos y cretácicos en los sedimentos de la India, lo que indica, que de alguna manera, esta tierra mantuvo un firme contacto con el resto del mundo durante estos periodos mesozoicos (Colbert, 1982).

Hacia el Cretácico, las placas seguían desplazándose y Sudamérica estaba virtualmente rodeada por mar; pero es posible que haya retenido una conexión con Africa como lo testifican los dinosaurios que se encuentran en ambos continentes. La parte nororiental de Norteamérica y la parte noroccidental de Europa continuaban unidas. Al mismo tiempo, una rotación había aproximado a las otras extremidades de estos continentes en la región de Bering, de modo que hubo un intercambio de dinosaurios entre la parte occidental de Norteamérica y la parte oriental de Asia. En ese tiempo, un brazo de mar epicontinental se extendía de norte a sur a través de los estados centrales y separaba las regiones oriental y occidental de Norteamérica. Otro brazo de mar epicontinental en la región caucásica dividió a Eurasia en un segmento oriental y uno occidental. Africa probablemente

retuvo su conexión con Eurasia mediante el área hispanomarroquí.

La historia continúa durante el Cenozoico cuando los continentes siguen separándose hasta llegar a su posición actual.

¿QUE ES UN MAMIFERO?

No hay un solo carácter que por sí solo exprese el concepto de mamífero (Kermarck y Kermarck, 1984). Para la mayoría de la gente, mamífero significa un organismo de sangre caliente, con pelo, y que la madre alimenta a su prole con su leche. Tal definición es de poco valor para el estudio paleontológico, pues se necesitan elementos esqueléticos para definirlos. En los representantes modernos, los tres huesecillos del oído interno más la articulación del cóndilo dentario y la fosa glenoidea del escamoso, son las características que se observan como únicas para los mamíferos. Aquí cabe mencionar, que el tiempo de origen de los mamíferos dependerá de los caracteres escogidos. Esto es, si el atributo escogido es la posesión de la articulación dentario-escamoso, entonces el grupo aparece en el Triásico-Jurásico. En cambio, si escogemos el completo desarrollo de los tres huesecillos del oído interno, entonces eso ocurre en el Jurásico Medio. Y si la definición de mamíferos está basada en que la mandíbula está formada por un solo hueso, el dentario, entonces el primer mamífero hace su aparición en el Jurásico Superior.

En las últimas décadas las teorías del origen y la clasificación de los mamíferos han sido cuestionadas, particularmente por aquellos estudiosos que se han dedicado a realizar análisis cladísticos. Esto se debe también, en parte, al descubrimiento y análisis de material craneal y posteraneal colectado en sedimentos de edad Triásica tardía y Jurásica, así como al estudio de la morfología dental de los sinápsidos.

Los estudios de Kermarck y Kermarck (1984) sobre la evolución de los sinápsidos y mamíferos primitivos, sugieren que se necesita un cambio en la interpretación de las relaciones entre estos dos grupos. Tradicionalmente se incluye a los sinápsidos dentro de la Clase Reptilia, pero se ha sugerido, que si la clasificación debe denotar relaciones filogenéticas, deberían ser agrupados dentro de la Clase Mammalia. Actualmente se incluye a los sinápsidos en la Clase Mammalia y no en la Clase Reptilia.

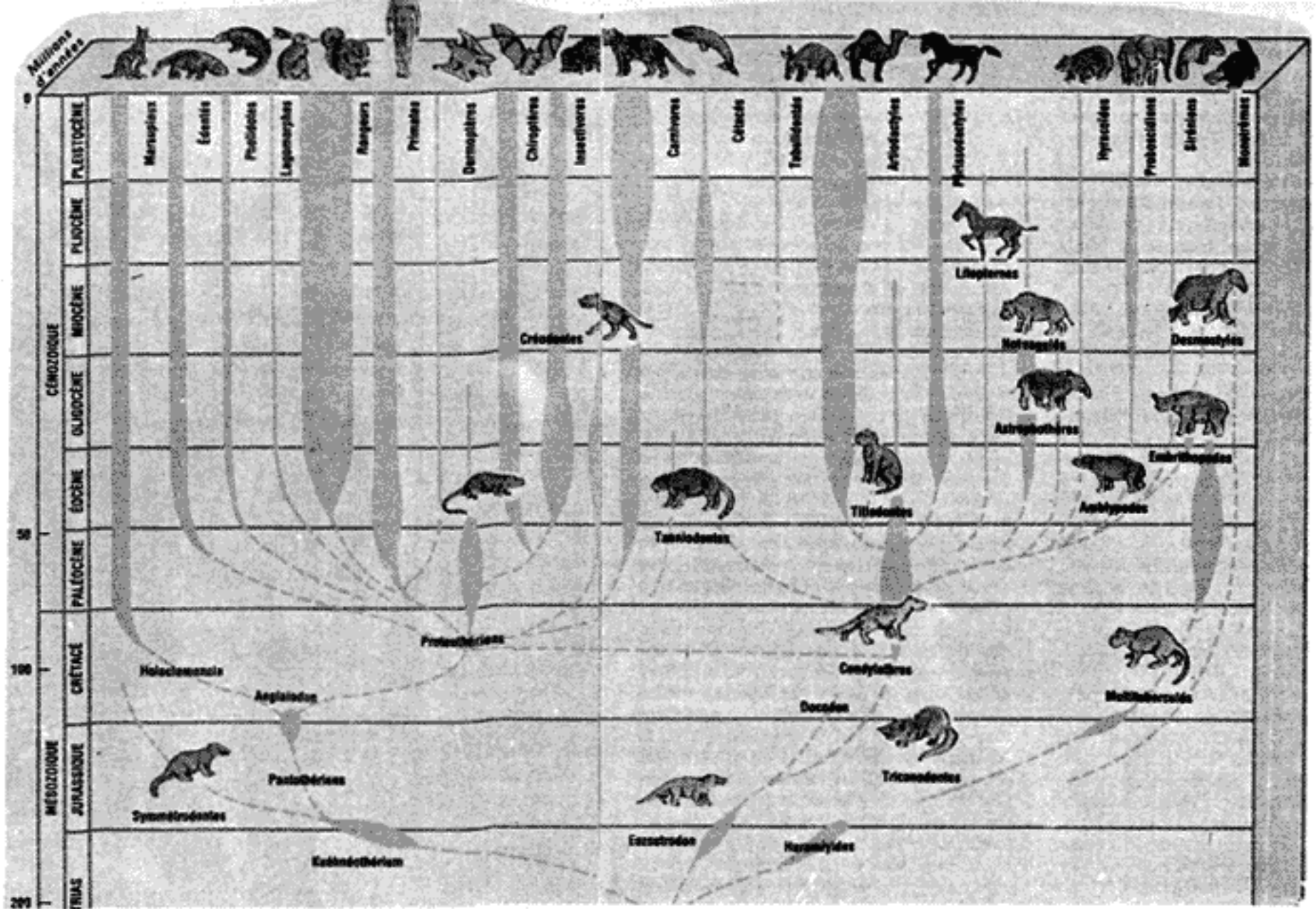
Cuando se pregunta si los mamíferos



son polifiléticos, hay que ser cuidadosos en lo que la pregunta significa. Si estamos diciendo: ¿Estaban los grandes taxa de los mamíferos ya separados y definidos unos de otros cuando cruzaron el límite que escogimos? la respuesta entonces es sí. Pero si preguntamos: ¿Están los grandes taxa de mamíferos más cercanamente relacionados entre ellos que con otros grupos taxonómicos? entonces la respuesta es que no sabemos (Kermarck y Kermarck, 1984).

La utilidad de emplear la evolución de la articulación dentario-escamoso como carácter diagnóstico de la Clase Mammalia, ha sido cuestionada por el descubrimiento de una articulación compleja que se presenta en *Diarthrognathus* y *Morganucodon*, donde no sólo existe la articulación tipo mamífera, sino que existe otra de tipo reptiliana donde el cuadrado y el articular forman parte de la articulación.

Aquí definiremos como diagnóstico de mamífero el que presente una articulación de la mandíbula con el cráneo del tipo dentario-escamoso. Esto es en la transición del Triásico-Jurásico; y los primeros mamíferos son los morganucodontos y kuehneoterios descritos para el Pélico-Liásico de Europa.



Tomado de: Science & Vie

ORIGEN DE LOS MAMIFEROS

El ancestro de los mamíferos se encuentra en los mismos horizontes y localidades en que se encuentran los primeros reptiles *Hylonomus* del Pensilvánico de Joggins, en Nueva Escocia. Durante este periodo, hay una diversificación de los amniotos y ya se distinguen las líneas que están relacionadas con los reptiles y los mamíferos.

A los ancestros de los mamíferos usualmente se les agrupa en la subclase Synapsida; se les conoce como reptiles mamíferos o mamíferos reptiloides y consta de dos subórdenes: los pelicosaurios y los terápsidos. Estos grupos representan radiaciones secuenciales; los primeros van del Pensilvánico al Pérmico y los últimos aparecen en el Pérmico y desaparecen en el Jurásico Medio.

Los pelicosaurios más primitivos se diferencian de los amniotos primitivos por su gran tamaño, proporción de la dentición y el cráneo, lo que sugiere una dieta carnívora y la presencia de una apertura temporal lateral. Fueron los amniotos más comunes del Pensilvánico y Pérmico inferior. En su apariencia se parecen a las grandes lagartijas como iguanas, aunque sus extremidades son más cortas. Se sugiere que de los *Sphenacodontidae*,

un grupo de pelicosaurios como *Dimetrodon* y *Sphenacodon*, que vivieron en el Pensilvánico Superior, dieron lugar a los terápsidos. *Dimetrodon* es el que distinguimos por una "vela" dorsal sostenida por las espinas neurales y que funciona como regulador térmico. Los registros fósiles de los pelicosaurios provienen principalmente de Sudáfrica, Rusia, Norteamérica y Europa.

Los terápsidos más antiguos se conocen desde el Pérmico de Rusia y Sudáfrica, donde se distinguen ya varios grupos. Los terápsidos, se dividen en dos grupos: los teriodontos que son principalmente carnívoros y los anomodontos, que son herbívoros.

Los teriodontos presentan especializaciones en los dientes, estos están comprimidos lateralmente y presentan una serie longitudinal de cúspides. Se observan cambios en el mecanismo de masticación, así como en la musculatura de la mandíbula, y el hueso dentario se aproxima al escamoso, como un estado inicial en la formación de la articulación que se presenta en los mamíferos. Algunos grupos desarrollan un paladar secundario, sufren cambios en el complejo de vértebras atlas-axis, así como en las cinturas pélvica y escapular y en los miembros apendiculares. Por las características anteriores, dentro de los teriodontos,

los chiniquodontos del Triásico Medio de Sudamérica, presentan afinidades con la línea que da origen a los mamíferos.

Un grupo triásico de los terápsidos herbívoros, los tritylodontos, se asemejan al patrón mamífero en el esqueleto postcranial, pero difieren en la pérdida de los caninos y los dientes anteriores; en los dientes superiores presentan tres hileras de cúspides y en los inferiores dos hileras.

En los terápsidos ya se observa un incremento del metabolismo, el cual está sugerido por el desarrollo de un paladar secundario y otras características del tórax.

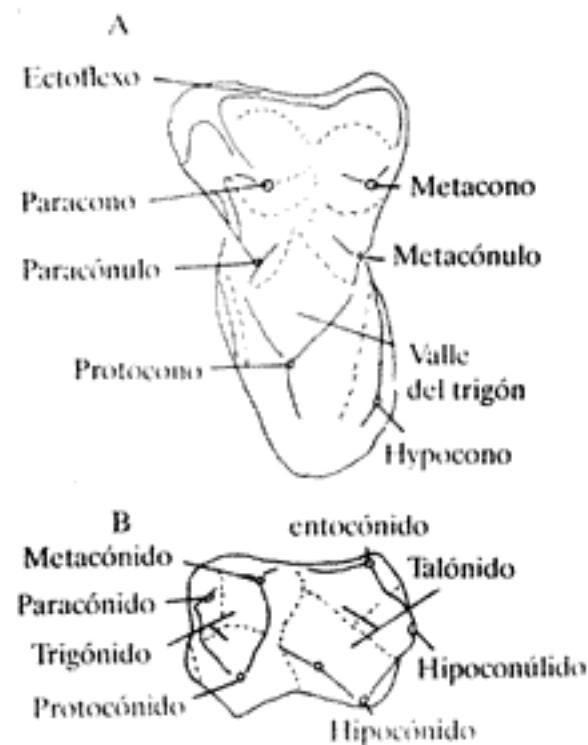
BIOLOGIA DE LOS MAMIFEROS PRIMITIVOS

En contraste con los terápsidos, el dentario y el escamoso de los mamíferos forman la principal articulación del cráneo y la mandíbula, aunque en los primeros mamíferos la articulación reptiliana se preserva. Los incisivos, caninos y premolares son reemplazados una sola vez y los molares ninguna. Presentan un patrón de oclusión en el que la mandíbula se mueve medialmente al igual que dorsalmente y la oclusión de los molares superiores e inferiores ocurre en un lado del cráneo a un tiempo.

Las proporciones y tamaño del cuerpo de los primeros mamíferos se parece a la de los insectívoros modernos, por lo que se sugiere que su modo de vida y fisiología hayan sido similares. Eran endotérmicos, lo cual hace necesaria la presencia de pelo e implica el desarrollo de glándulas sebáceas y sudoríparas. Tenían un metabolismo más alto que el de los sinápsidos. Por su pequeña talla, probablemente se vieron forzados a dar a luz a prole que nacía en un estado inmaduro de desarrollo y eran totalmente dependientes de la leche materna, necesitaban protección y calor. Se alimentaban de insectos y pequeños vertebrados; probablemente eran de hábitos nocturnos, esta idea se basa en que en los mamíferos primitivos actuales hay una predominancia de bastones en vez de conos (Walls, 1942). El cerebro era relativamente más grande que el de los reptiles del mismo tamaño, lo que puede atribuirse a la integración de los sentidos auditivo, olfativo y táctil.

DISTRIBUCION Y DIVERSIDAD

En esta sección se hará una breve revisión de los principales grupos de mamíferos



Terminología usada en los molares tribosfénicos. Vista oclusal A) molar superior izquierdo; B) molar inferior izquierdo.

que vivieron en el Mesozoico. En la Tabla 1 y Figura 1 se resumen la clasificación y distribución de las familias de mamíferos durante esa era.

Triásico tardío-Jurásico Temprano (Rético-Liásico). Durante el Triásico Superior y Jurásico Temprano hay un rico registro de mamíferos primitivos. Durante este periodo, los caracteres fisiológicos y esqueléticos que distinguen a los marsupiales y placentados evolucionan. El registro fósil del Rético-Liásico abarca 15 millones de años, en contraste, no hay registro de fósiles en los siguientes 20-30 millones de años, sino hasta el Jurásico Medio (Batoniano).

Los morganucodontos son los mamíferos primitivos mejor conocidos, pues se han recuperado cráneos y esqueletos completos. Se les ha descubierto en China, Europa, Sudáfrica y Norteamérica. La dentición está ya diferenciada en incisivos, caninos, premolares y molares. Su fórmula dental es $5/4, 1/1, 4/4, 4/4$. La mandíbula de *Morganucodon* es típicamente mamífera en vista lateral, con un dentario ocupando la mayor parte de la superficie; se presentan los procesos coronoides y condilar para la articulación con el cráneo. Los molares están comprimidos lateralmente y las cúspides están a lo largo de una línea. El esqueleto postcranial fue descrito por Jenkins y Parrington (1976), mide 10 cm de largo; pesaba aproximadamente 20-30 gramos y las extremidades eran esbeltas. En la columna vertebral se observa una diferenciación de las vértebras.

Existen grupos de mamíferos, no tan bien conocidos, que han sido reportados en sedimentos del Triásico Superior-Jurásico Inferior de Sudamérica, Europa, India, China, Norteamérica. *Sinocodon*, colectado en China, se considera que representa un estado evolutivo primitivo, donde los dientes anteriores son reemplazados y son similares en morfología a *Morganucodon*, pero el patrón de oclusión es diferente. Sin embargo, parece ser menos primitivo que *Morganucodon* en las características de la fosa glenoidea, la cual es más profunda y con una reducción de los huesos posdentarios.

En Sudáfrica se han colectado restos de *Megazostrodon*, que es similar a *Morganucodon* en la estructura postcranial pero con oclusión dental diferente, esto es, los dientes superiores e inferiores ocluyen alternándose.

En Norteamérica, *Dinnetherium* difiere de *Morganucodon* en el patrón oclusal, además presenta una rotación de la

mandíbula a lo largo de su eje durante la oclusión.

Estos géneros retienen la estructura básica de la dentición, parecida a la de los ancestros terápsidos, en la cual las cúspides están arregladas en línea.

Existen otros grupos donde el patrón de oclusión es diferente, por ejemplo, en la línea que se conoce como Theria, las principales cúspides están arregladas en triángulo con ángulo obtuso. La cúspide central de los molares superiores está situada lingualmente y en los inferiores se dirige hacia la parte bucal.

En esta línea se encuentra *Kuehneotherium*, colectado en Gales, donde también se ha colectado *Morganucodon*; probablemente los esqueletos de estos dos géneros hayan sido muy similares y sea difícil diferenciarlos. La mandíbula retiene la depresión donde se alojan los huesos extradentarios, al igual que en *Morganucodon*, lo que sugiere que existe una doble articulación con el cráneo. Su fórmula dental es $P ?5-6?/4-6?, M ?4/4-5$. Este género es importante en la evolución de la línea que lleva a los mamíferos más avanzados.

Durante el Triásico Superior se encuentran los haramidos, que se conocen por dientes aislados solamente. Las coronas de los dientes son amplias con múltiples cúspides arregladas en el margen. Su posición taxonómica es discutida, pero sus posibles afinidades con los multituberculados hace incluirlos con los mamíferos (Hahn 1973). De hecho es el primer grupo de mamíferos que se conoce; se descubrió mientras se preparaba un dinosaurio colectado en Halberstadt, Alemania, que probablemente es de edad pre-Rético (Kühne, 1968).

Entre las localidades más importantes, que han producido gran cantidad y diversidad de material de mamíferos, está Saint Nicolas de Port en Francia, estudiada por Sigogneau-Russell (1978) donde haramidos, morganucodontos, kuehneotherios han sido colectados. Localidades en otras partes de Europa como Suiza, Bélgica y Alemania han producido una diversidad parecida.

En la India se han reportado tres tipos diferentes de kuehneotherios (Datta, Yadagiri y Rao, 1978). La presencia de esta familia en la India amplía la distribución geográfica de los mamíferos primitivos hacia Gondwana.

Jurásico Medio y Superior. Hasta hace poco tiempo, nuestro conocimiento

	200	190	180	170	160	150	140	130	120	110	100	90	80	70	millones de años
	TRIASICO Superior	JURASICO			CRETACICO										
		Inferior	Medio	Superior	Inferior		Superior								
Multituberculata															NORTEAMERICA
Triconodonta															
Doconodonta															
Symmetrodonta															
Eupantotheria															
Marsupialia															
Eutheria															
Therio de grado metaterioeuterio															
Haramiyidae															EUROPA
Triconodonta															
Doconodonta															
Symmetrodonta															
Eupantotheria															
Eutheria															
Therio de grado metaterioeuterio															
Multituberculata															ASIA
Triconodonta															
Eupantotheria															
Eutheria															
Therio de grado metaterioeuterio															
Triconodonta															AFRICA
Eupantotheria															
Multituberculata															SUDAMERICA
Triconodonta															
Eupantotheria															
Marsupialia															
Eutheria															
Paratheria															

Distribución geográfica y temporal de los órdenes y subclases de mamíferos.

de la diversidad de mamíferos del Jurásico Medio estaba reducida a una sola localidad en Inglaterra. Otras localidades se han descubierto recientemente en Gran Bretaña, pero nuestro conocimiento de la fauna del Jurásico Medio sigue siendo muy pobre.

En cambio, localidades del Jurásico Superior son más numerosas; se han descubierto en diversos lugares de Europa. Dentro de las más productivas están las minas de carbón en Guimarota y Porto Pinheiro en Portugal (Kühne, 1961, 1968). También existen localidades importantes en Norteamérica, China, España y Escocia.

Las faunas fósiles documentan la sobrevivencia de morganucodontos, kuehneotherios más allá del Jurásico Superior; para el Jurásico Medio, casi todos las familias conocidas en Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Norteamérica ya habían hecho su aparición. También para el Jurásico Medio se encuentran los primeros registros de varios grupos que se mencionan a continuación.

Los docodontos son el grupo de más corta vida y el menos diverso de todos los grupos de mamíferos mesozoicos; son conocidos del Jurásico Medio y Superior e incluyen cuatro géneros en Norteamérica y Europa. Sus ancestros no se han re-

conocido y no han dejado descendientes. El patrón molar que distingue a los docodontos de los otros mamíferos, es que los molares inferiores son rectangulares con una hilera de cúspides bucales y las cúspides linguales son más cortas; éstas probablemente evolucionaron de un cingulo lingual. Los molares superiores están más expandidos transversalmente. Su fórmula dental es I 2/3, C 1/1, P 3/3-4, M 6+?/7-8. La mandíbula retiene una depresión, lo que indica una articulación con el cráneo de tipo reptiliana.

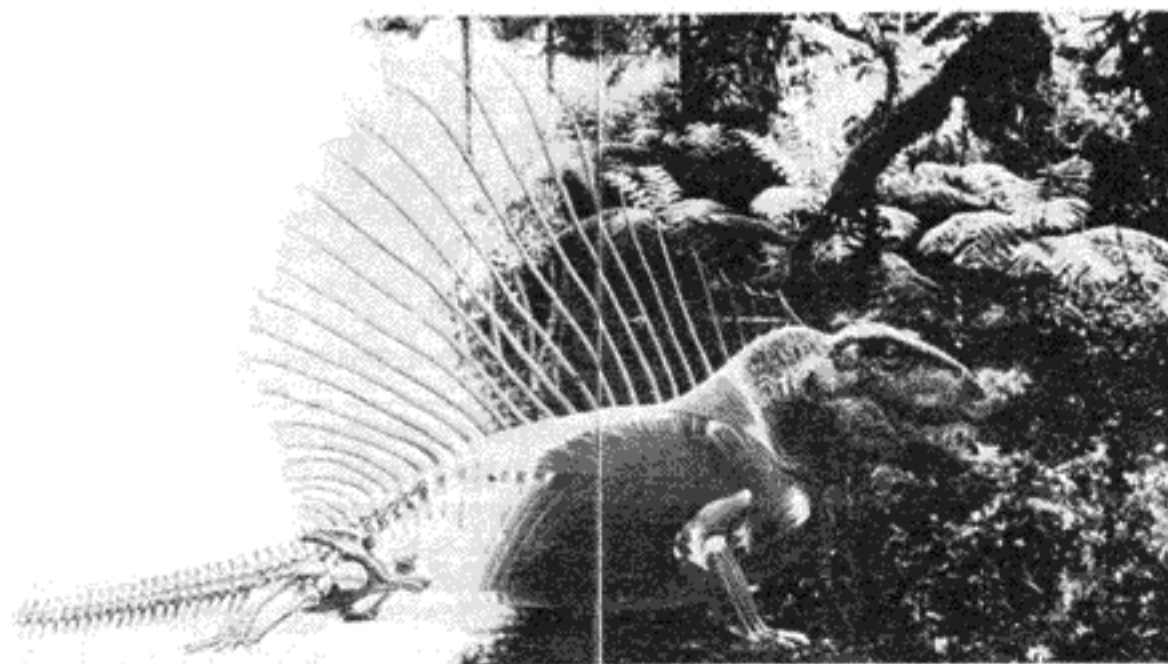
Los anfiléstidos conservan un patrón de dentición como los morganucodontos, con una sola hilera de cúspides. Fórmula

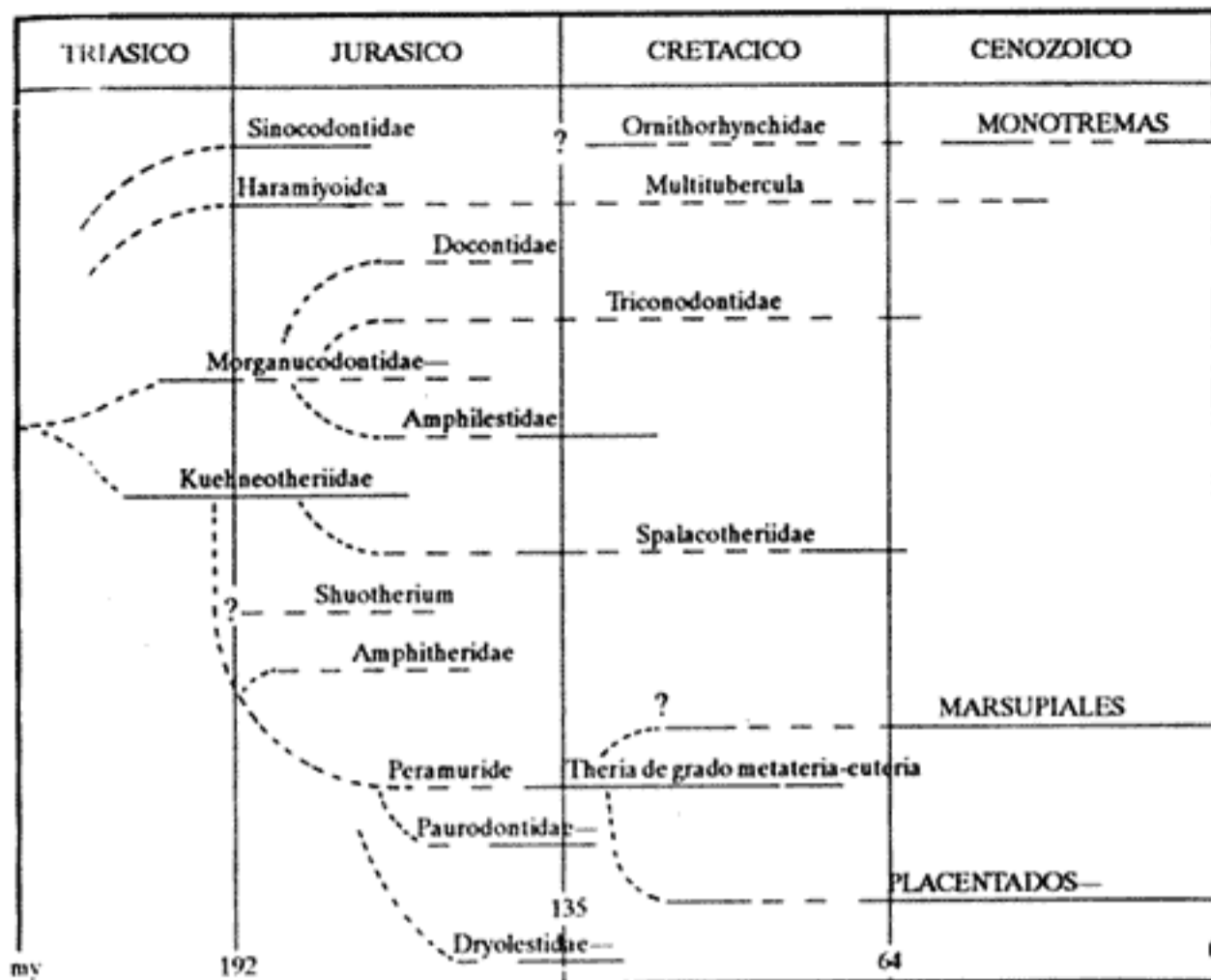
dental I 2/3-4, C 2/1, P 2/4, M 2/5. Muestra reemplazo de los molares. Se han colectado esqueletos en sedimentos del Jurásico Medio-Superior y Cretácico Inferior de Mongolia y Norteamérica (Figura 1). El cuerpo tenía 35 cm de largo sin cola y era tan grande como una zarigüeya actual. Desarrollaron una fosa supraespinosa en la clavícula, que es típica de los terios.

Los triconodontos son conocidos desde el Jurásico superior y sobrevivieron hasta el Cretácico superior. El hecho de que las cúspides principales estén arregladas en un patrón lineal es un carácter primitivo. Sin embargo, el hecho de que las cúspides sean de una altura uniforme los hace más especializados. Su fórmula dental es I 2/2, C 1/1, P 4/4, M 5/5. Algunos autores incluyen a *Morganucodon* dentro de este grupo (Jenkins y Crompton, 1979). Los triconodontos cretácicos llegan a alcanzar grandes tamaños como el de una zarigüeya. Se les ha colectado en Europa, China, Mongolia, Norteamérica y Sudamérica (Figura 1).

Los multituberculados son el grupo más numeroso del Mesozoico; se les conoce como los roedores del Mesozoico. Los primeros multituberculados provienen del Jurásico Superior. Su tamaño varía desde un pequeño ratón hasta una marmota. La apariencia de roedores es debida a que presentan un par de incisivos largos, procumbentes, seguidos por un diastema. En los multituberculados los premolares inferiores se modifican, éstos se comprimen lateralmente y forman como una navaja. Los molares tienen dos o tres hileras de cúspides usadas para moler.

Clemens y Kielan-Jaworowska (1979) atribuyen el gran éxito de este grupo durante el Mesozoico Superior y Cenozoico Inferior a la radiación de las angiospermas, que resultaron ser un recurso ali-





Interpretación actual de las relaciones de los mamíferos mesozoicos. Tomado de Carroll, 1988.

menticio muy explotado por ellos. A finales del Cretácico algunas líneas de multituberculados se extinguieron, pero otras sobrevivieron hasta el Oligoceno. Su extinción se debió a la competencia con los herbívoros placentados tales como roedores, primates y condilartros (Van Valen y Sloan 1966). La distribución geográfica de este grupo comprende Asia y Norteamérica. Es el grupo de mamíferos con un promedio de vida geológica más alto (Jurásico hasta el Oligoceno) esto es, aproximadamente 100 millones de años. Es además el grupo más diverso del Mesozoico, comprendiendo 11 familias y 50 géneros.

Otro grupo importante es el de los Symmetrodonta, caracterizado por la apariencia simétrica de los molares superiores e inferiores, los cuales están dominados por el trigón y con un talónido poco desarrollado (Figura 2). Los dientes son triangulares, si el ángulo es agudo se le considera dentro de los Spalacotheriidae y se les encuentra desde el Jurásico Medio hasta el Cretácico Superior en Norteamérica, Asia y Europa. Asimismo, los que forman ángulos obtusos, como *Kuehneotherium*, forman un grupo dentro de los Kuehneotheriidae que existe desde el Triásico Superior. Los Amphodontidae también presentan un ángulo obtuso y se les ha colectado en sedimentos del Jurásico Superior de Norteamérica.

Kuehneotherium es importante, como ya se había mencionado, desde el punto de vista de la filogenia de los grupos de mamíferos llamados terios, pues se aproxima a la configuración teria por la presencia de un talónido incipiente en la parte posterior de los molares inferiores,

y los molares ocuyen uno con otro al igual que en los terios.

La principal línea evolutiva hacia los marsupiales y placentados está representada por los Eupantotheria, donde el talónido en los molares inferiores está más desarrollado. Los molares superiores e inferiores tienen forma de un triángulo agudo y los superiores son mucho más anchos que los inferiores; la mandíbula inferior desarrolla un proceso angular notorio. Este grupo aparece en el Jurásico Medio y comprende cuatro familias: Amphitheriidae, Paurodontidae, Dryolestidae y Peramuridae. Los Peramuridae son los más importantes para la filogenia de los mamíferos, pues se les considera como los más cercanos a los ancestros de los terios; el talónido está ya muy bien desarrollado y está rodeado de las tres cúspides que más tarde se encuentran en los terios, sin embargo en los molares superiores no está todavía desarrollado el protocono (McKenna, 1975). Los eupantoterios están relacionados con los simetrodontos y probablemente sean descendientes de *Kuehneotherium*.

En Tanzania se ha descubierto una mandíbula sin dientes que corresponde a un eupantoterio (Dietrich, 1927). En Santa Cruz, Argentina, se han identificado unas huellas de pisadas que se sugieren pertenecen a mamíferos y se les ha designado como *Ameghinichnus* (Casamiquela, 1961).

En el Jurásico Superior los primeros mamíferos se habían diversificado y llegaron a ser capaces de explotar diferentes tipos de recursos alimenticios, por lo

que se observan dientes adaptados a desgarrar carne, a triturar plantas, a cortar cutícula de artrópodos, etc.

Cretácico Inferior. Al principio del Cretácico los grandes grupos de mamíferos tenían amplias distribuciones. La evolución de las angiospermas provocó cambios en las faunas de invertebrados, dinosaurios, etc. Hacia mediados del Cretácico se observa una mezcla de grupos tales como simetrodontes, triconodontes, multituberculados junto con mamíferos que ya habían alcanzado la dentición tribosfénica. Al mismo tiempo se observa una extinción de varios grupos.

Las localidades fosilíferas del Cretácico Inferior son escasas y los especímenes son raros y difíciles de coleccionar.

El desarrollo de los molares en un patrón tribosfénico, se alcanza por medio del desarrollo definitivo del talónido en los molares inferiores y de la presencia de un protocono en los molares superiores (Figura 2). Este tipo de dientes se presenta en mamíferos del Cretácico Inferior (Neocomiano-Albiano) de Europa, Norteamérica y Asia (Daszeveg y Kielan-Jaworowska, 1984). Los géneros más antiguos colectados con estas características son *Aegialodon* y *Pappotherium*.

Todos los mamíferos cenozoicos con molares tribosfénicos son marsupiales o placentados, dependiendo del patrón de reemplazamiento de su dentición, número de molares y premolares, osificación del cráneo, etc. Los marsupiales pueden ser reconocidos por su fórmula dental I 5/4, C 1/1, P 3/3, M 4/4; mientras que la de los euterios o placentados es I 3/3, C 1/1, P 4/4, M 3/3.

Los primeros dientes tribosfénicos conocidos del Cretácico no pueden ser reconocidos como marsupiales o placentados, pues presentan una mezcla de caracteres que no permite incluirlos en ninguno de los dos grupos. Estos especímenes han sido agrupados en un



grupo informal, conocido como terios de grado metaterio-euterio. Se ha interpretado que representan un grupo ancestral que existió antes de la divergencia de los dos infraórdenes o que pueden representar distintas líneas de terios que coexistieron con los primeros placentados y marsupiales (Clemens y Lillegraven, 1986).

Diferentes autores han clasificado dientes aislados colectados en el Albiano (Cretácico Inferior) de Texas como terios de grado metaterio-euterio o como pertenecientes a un infraorden específico. Tal es el caso de *Holmesina*, que ha sido considerado como metaterio por Slaughter (1981) y Fox (1980), en cambio Patterson (1956) y Butler (1978) lo consideran como terio de grado metaterio-euterio.

Recientemente en Sudamérica, en la Formación La Amarga, Provincia de Neuquén, Argentina, se ha descubierto una mandíbula inferior con dentición completa junto con elementos posterales, se le ha designado como *Vincelestes* y es considerado por Bonaparte (1986) como una nueva familia de los Eupantoterio.

Dientes aislados han sido colectados en el Cretácico Inferior de Mongolia y han sido designados como *Prokennalestes*, *Prozalambdalestes*. Estos son considerados como los primeros euterios reportados, pero no han sido descritos o ilustrados, sólo han sido listados como parte de una fauna de mamíferos (Beliajeva, Trovimov y Reshetov, 1974).

Cretácico Superior. Las localidades del Cretácico superior son numerosas y han producido gran cantidad de material fósil, tanto en Europa, en Sudamérica y en Norteamérica, como en Asia. Hay que hacer notar que se observan diferencias en la composición faunística en los diferentes continentes. En Norteamérica los multituberculados y marsupiales son muy abundantes y los euterios escasos; en cambio, en Asia los euterios y los multituberculados son numerosos, sólo se conoce un espécimen de marsupial; en Europa se tiene el registro de un euterio.

El primer registro indudable de marsupiales o metaterios es en Norteamérica, en sedimentos del Campaniano y Maastrichtiano, en el sur de Canadá y oeste de Estados Unidos (Fox, 1979, Clemens, 1966). Clemens reconoce tres familias para el Cretácico Superior, agrupadas en la Superfamilia Didelphoidea que incluye a las zarigüeyas actuales. Restos de marsupiales en Norteamérica se encuentran hasta el Mioceno, dentro del cual se extinguen. Los marsupiales migran hacia Europa durante el Eoceno y de ahí al

norte de África durante el Eoceno y Oligoceno (Crochet, 1984; Bown y Simons, 1984).

En Sudamérica se han descubierto dos localidades muy ricas e importantes de edad maastrichtiana: la de Laguna Umayo, en Perú, descrita por Grambast, et al. (1967), Sigé (1971, 1972) y cerca de Tiupampa en Bolivia (Marshall, de Mui-zon y Sigé, 1983). De la primera se han descrito tres tipos diferentes de marsupiales y un placentado, el notoungulado *Perutherium*. La edad de la localidad boliviana es dudosa, pero se han descrito cinco especies de marsupiales y dos de placentados.

El lugar de origen y las rutas de dispersión de los marsupiales continúa en debate. Hay quienes apoyan que se originaron en Norteamérica, pues es donde se encuentra el registro más antiguo del infraorden; otros opinan que el Cretácico Superior de Sudamérica es tan poco conocido y que la radiación y diversidad de marsupiales a principios de Paleoceno Inferior es tan grande, que la única manera de explicarlo, es que el origen del grupo es austral. La verdad es que no hay suficiente evidencia definitiva para apoyar una u otra teoría (Marshall, 1980). Una cosa que hay que hacer notar, es que los grupos de marsupiales que se encuentran en Norte y Sudamérica en el Cretácico tardío, están relacionados, y que estos continentes se separaron durante el Cretácico Superior y el intercambio faunístico se redujo en gran medida hasta el surgimiento del puente de Panamá, con el que se inicia el intercambio faunístico a finales del Terciario.

Otras localidades del Cretácico Superior en Sudamérica se han reportado en Argentina (Bonaparte, 1986a). En la Formación Los Alamitos se han colectado varias especies de mamíferos: *Mesungulatum houssayi* y *Groebertherium*, los cuales representan nuevas familias dentro de los eupantoterios drioléstidos. También se ha colectado un nuevo tipo de triconodonto y probablemente uno de multituberculado, representado por *Ferugliotherium*. *Gondwanatherium* representa un espécimen muy interesante, ya que parece estar relacionado con los Xenarthra (Edentata) del Paleoceno y está asignado a la infraclase Paratheria (Bonaparte, 1986). La composición faunística de Argentina es muy diferente a la que existe en Perú y Bolivia, esto puede deberse a que esta fauna sea más antigua o a razones ecológicas (Bonaparte, 1986b).

Los placentados o euterios son filogenéticamente distinguibles desde el



Tomado de: Time Life

Cretácico Inferior, pero los registros más antiguos, identificados positivamente como euterios, provienen del Santoniano-Campaniano (Cretácico Superior) de Mongolia y han sido descritos en una serie de artículos por Kielan-Jaworowska (1984 y otros). Cuatro géneros se conocen de cráneos completos y esqueletos completos en algunos casos: *Kennalestes*, *Asioryctes*, *Barunlestes* y *Zalambdalestes*. Su fórmula dental es 5/4, 1/1, 4/4, 3/3, que representa la condición primitiva de los euterios. Los dos primeros están relacionados con los *Tupaia*. Los otros parecen representar líneas más especializadas.

De edad maastrichtiana, en el oeste de Canadá y Estados Unidos se encuentran localidades muy ricas en fósiles (Archibald, 1977, Clemens, 1966, 1984). Varios géneros de euterios se han descrito de estas faunas: *Cimolestes*, *Procerberus*, *Gypsonictops* cuyos dientes retienen un patrón general como el de *Kennalestes* y *Asioryctes*.

Paranyctoides se considera que representa el primer insectívoro (Fox, 1984). *Protungulatum* es el condilartro mejor conocido, los descendientes de los condilartros incluyen a los órdenes modernos de Artiodactyla, Perissodactyla, Tubulidentata, Proboscidea, Sirenia, Hyracoidea, Cetacea y otros grupos ya extintos. Además está *Purgatorius* que representa la línea de los primates.

Los carnívoros creodonta y un grupo que incluye primates, musarañas, insectívoros y murciélagos, divergen de una primera radiación cuyo ancestro se parece a *Asioryctes* y *Kennalestes*.

Todavía se especula mucho sobre las relaciones ancestro- descendiente de los

géneros cretácicos y los grupos cenozoicos. ¿Qué grupos dieron lugar a qué? Hay mucho debate y discusión al respecto.

México. En la Formación El Gallo, en Baja California Norte, se colectó una mandíbula derecha con premolares y molares; fue designado *Gallolestes pachymandibularis* por Lillegraven en 1976. A este mamífero se le ha considerado como un euterio *incertae sedis*. Junto con este mamífero, los multituberculados *Mesodma* y *Stygimys* han sido reconocidos, así como también el marsupial *Pedionomys*. Esta fauna es considerada de una edad Campaniana (Cretácico Superior).

En el Noroeste de México, en sedimentos Jurásicos de Tamaulipas, se descubrió *Bocatherium mexicanum*, que representa un nuevo género de la familia Tritylodontidae (Clark y Hopson, 1985). Hay que recordar que son los últimos sobrevivientes de una gran radiación de mamíferos reptiloides. El material consta de un cráneo que mide 5 cm. y es el tritylodonte más pequeño de la familia. Muestra adaptaciones herbívoras. Muestra afinidades con *Bienotheroides* de China, y *Stereognathus* de Gran Bretaña. Este registro representa el primer mamífero reptiloide y el vertebrado terrestre más antiguo conocido para México.

INTERRELACIONES DE LOS MAMÍFEROS MESOZOICOS

Kueneotherium y otros mamíferos terios primitivos pueden ser reconocidos como grupo monofilético con base en las características dentales compartidas. En cambio, es más difícil establecer las interrelaciones entre los mamíferos Atheria. Se ha pensado que representan grupos que están caracterizados por un nivel de evolución más primitivo. El conjunto entero puede ser incluido en la Subclase Prototheria, que también incluye a los monotremas, pero es imposible establecer si es un grupo natural o no. Casi todas las características que comparten las familias incluidas en este suborden son primitivas para todos los mamíferos.

Morganucodontos, anfiléstidos, y triconodontos están incluidos en el Orden Triconodonta por presentar las cúspides de los molares arreglados en una secuencia lineal (Jenkins y Crompton, 1979). Este es el patrón primitivo (plesiomorfo) para todas las líneas de mamíferos y es similar al presentado por los cinodontos carnívoros. Las familias Triconodontidae, Amphilestidae y Dinnetheriidae se pueden definir por sus características

apomórficas, pero no podemos hacer lo mismo con los morganucodontos.

La presencia tan temprana y la morfología tan distintiva de los dientes de los harámidos, sugieren que son filogenéticamente distintos a los otros mamíferos. Si los harámidos están relacionados con los multituberculados, los caracteres derivados del esqueleto que más tarde comparten con los morganucodontos, apoyarían un origen común a nivel de mamífero. Pero si los multituberculados no están relacionados con los harámidos, entonces los multituberculados evolucionaron de un morganucodonte Triásico o Jurásico. Los docodontos pueden haber evolucionado independientemente a un nivel similar (Figura 3).

La historia de los mamíferos es básicamente una historia de la evolución de la dentición. Los ancestros de los terios, o sea, los que poseen dientes tribosfénicos, se pueden reconocer desde *Kueneotherium* en la transición Triásico-Jurásico. Este es el grupo básico que está relacionado con los eupantoteria que son los más cercanos a la línea que dió lugar a los Theria (Figura 3).

Entre los mamíferos actuales, los monotremas *Ornithorhynchus*, *Tachyglossus* y *Zaglossus* son únicos en las características primitivas de su sistema reproductivo; dejan huevos y tienen una configuración reptiliana de los ductos reproductores. Al mismo tiempo, también poseen características anatómicas y fisiológicas de mamíferos, como la posesión de pelo, la temperatura de su cuerpo y amamantan a su prole. Griffiths (1978) sugiere que los monotremas comparten más un ancestro común con los marsupiales y placentados que con los reptiles. Su cráneo está altamente especializado y los equidnas, por ejemplo, no tienen dientes; en cambio platypus tiene dos superiores y tres inferiores, pero los reemplaza por un "pico" especializado durante su madurez. Su cintura escapular es similar a la de los anodontos (sinápsidos). El registro fósil más antiguo proviene del Oligoceno-Mioceno, aunque Archer *et al.*, en 1985, descubrieron en Australia un posible monotremata en sedimentos del Cretácico superior.

Su posición filogenética está en debate. Entre las teorías que existen para explicar su relación con otros grupos está la de Kermack y Kermack (1984) que sugiere que están relacionados con los no terios, como los multituberculados. En cambio, Kemp (1982, 1983) sugiere que comparten un ancestro común

con los terios hacia, el Jurásico Superior. Pero no se ha podido llegar a ningún acuerdo sobre el tema.

TRANSICION DEL CRETÁCICO-TERCIARIO

¡Y los dinosaurios se extinguieron de la Tierra! Este suele ser el resumen o la conclusión de los eventos que ocurrieron en el límite de Cretácico-Terciario, hace 64 millones de años.

Los mamíferos muestran un patrón mezclado de extinción y sobrevivencia en el límite Cretácico-Terciario. Los representantes de tres grandes grupos de mamíferos, multituberculados, marsupiales y placentados dominaron las faunas del Maastrichtiano (Clemens, 1984).

Durante la transición, cuatro de once géneros y dos de ocho familias de multituberculados se extinguieron. Sin embargo en el Paleoceno Inferior, las líneas sobrevivientes se diversificaron y llegaron a ser una parte importante de la fauna del Paleoceno de Norteamérica. Con respecto a los marsupiales, dos de las tres familias cretácicas se extinguieron en las faunas holárticas. Aparentemente los marsupiales no sufren una declinación drástica en los continentes australes, si juzgamos por las subsecuentes radiaciones en Australia y Sudamérica.

Por el otro lado, los mamíferos placentados euterios cruzaron el límite sin ninguna reducción significativa en el número de especies. De cuatro familias, una se extinguió, y de nueve géneros, uno se extinguió. La mayor radiación que culminó con la dominancia en el Terciario Inferior empezó en el Cretácico Superior.

Foto: Loren McInyre



TABLA 1
Clasificación y distribución de
familias de mamíferos en el
Mesozoico

Clase Mammalia
"Prototheria"
 Subclase Allotheria
 Orden Multituberculata
 Suborden Plagiaulacoidea
 Pauchoffatiidae Jta-Cte: E
 Plagiaulacidae Jta-Cte: E; Jta-Cte?: NA; Cte: A
 Suborden Ptilodontoides
 Neoplagiulacidae Cta: NA
 ?Neoplagiulacidae Cta: A, NA
 Ptilodontidae Cta: NA
 Cimolodontidae Cta: NA
 Suborden Taeniolabidoidea
 Taeniolabidae Cta: A, NA
 Eucosmodontidae Cta: A, NA
 Chulsanbaataridae Cta: A
 Sloanbataridae Cta: A
 Suborden *incertae sedis*
 Simolomyidae Cta: NA
 ?Multituberculata *incertae sedis*
 Haramiyidae RL: E

Subclase Eotheria
 Orden Tricodonta
 Morganucodontidae RL-Jm: E; RL: Af, A
 Amphilestidae Jm: E; Jta: NA
 Tricodontidae Jta-Cta: NA; Jta: E; Cte: A; Cta: SA
 ?Tricodontidae *incertae sedis* ("Sinoconodontidae") RL: A

Orden Docodonta
 Docodontidae Jta: NA, E

"Theria"
 Infraclase Pantotheria
 Orden Symmetrodonta
 Kueneotheriidae RL: E
 Amphidontidae Jta: NA; Cte: A
 Spalacotheriidae Cte-Cta: NA; Jta-Cte: E
 Spalacotheriidae Jm: E; Jta: Na

Orden Eupantotheria
 Amphitheriidae Jm: E
 Peramuridae Jta: E; Jta: Af; Cte: A?
 Paurodontidae Jta: NA, E
 Driolestidae Jm-Cta: E; Jta: NA; Cta: SA
 ?Mesungulidae Cta: SA
 ?Vincelestidae Cte: SA

Infraclase Metatheria
 Orden Marsupialia
 Didelphidae C? - Cta: NA; Cta: SA
 Pediomyidae Cta: NA, SA?
 Stagodontidae Cta: NA

Infraclase Eutheria
 Ordenes inciertos o discutidos en el Mesozoico
 Endotheriidae Cte: A
 Leptictoidae, nov. fam. Cta: NA, A?
 Palaeoryctidae Cta: A, NA
 Zalambdalestidae Cte? - Cta: A
 ?Paromomyidae Cta: NA
 Arctocyonidae Cta: NA

Infraclase ?Paratheria
 Gondwanatheriidae Cta: SA

Theria de grado metatherio-eutherio
 Aegialodontidae Cte: E, A, NA
 Pappotheriidae Cte: NA
 Deltaetheriidae Cta: A, NA?
 Familia incierta Cte: NA

Símbolos usados en la distribución cronológica: te, inferior; m, medio; ta, superior; T, Triásico; RL, Rético-Liásico; J, Jurásico; C, Cretácico.

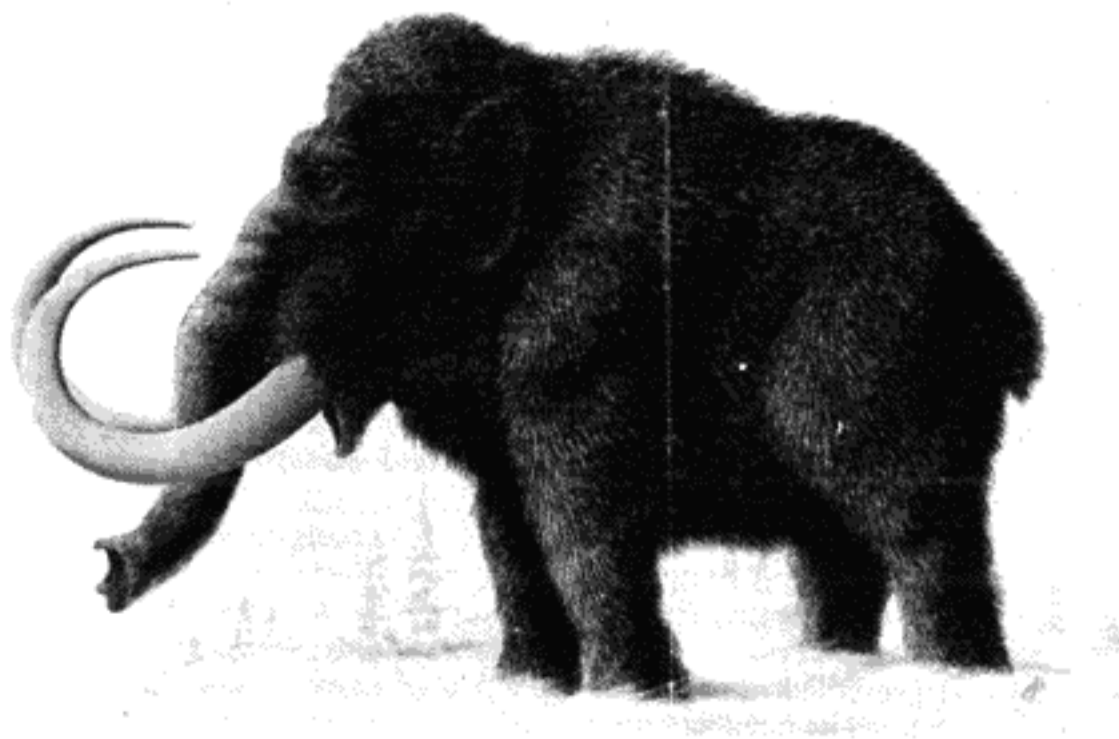
Símbolos usados para la distribución geográfica: A, Asia; Af, Africa; E, Europa; NA, Norteamérica; SA, Sudamérica

(Tabla tomada de Clemens, Lillegraven y Kielan-Jaworowska, 1979)

Las extinciones del Cretácico no están relacionadas con el tamaño del cuerpo o el tiempo de vida del organismo, o si eran endotérmicos o ectotérmicos. Tampoco se puede determinar si las extinciones fueron producidas por el incremento de la tasa de extinción o por el decremento de la tasa de origen, o por ambas.

Existen evidencias proporcionadas por fuentes como la paleobotánica y la micropaleontología, de que la temperatura global empezó a descender a la pérdida de equabilidad del clima.

Es difícil aceptar la teoría catastrofista que postula que un meteorito cayó a la Tierra hace 64 millones de años, ocasionando la extinción de los dinosaurios, además de otros grupos de vertebrados e invertebrados. La mezcla de factores climáticos más la aparición y diversificación de las angiospermas, ocasionaron grandes cambios en las composiciones faunísticas de vertebrados. ⊕



Tomado de: Time Life

BIBLIOGRAFIA

- Archer, M., *et al.*, 1985. First Mesozoic mammals from Australia. An early cretaceous monotreme. *Nature* 318: 353-366.
- Archibald, J. D., 1977. Fossil Mammalia and testudines of the Hell Creek Formation, and the geology of the Tullock and Hell Creek formations, Garfield County, Montana (Ph. D. thesis), Berkeley, California.
- Beliajeva, E. E., *et al.*, 1974. General stages in evolution of late Mesozoic and early Tertiary mammalian faunas in central Asia. In H. H. Kramarenko, N. (ed.) *Mesozoic and Cenozoic faunas and biostratigraphy of Mongolia: Moscow, Joint Soviet-Mongol. Paleont. Exped.* p 19-45.
- Bonaparte, J. 1986. A new and unusual late cretaceous mammal from Patagonia. *Jour. Vert. Pal.* 6(3): 264-279.
- Bonaparte, J. 1986a. Sobre *Mesungulatum houssay* y nuevos mamíferos cretácicos de Patagonia, Argentina. IV Congreso de Paleontología, Mendoza, Argentina.
- Bonaparte, J. 1986b. The Late Cretaceous Fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. VII The Mammals submitted to *Bull. Mus. Hist. Nat., Paris*.
- Bown, T. M., y M. J. Kraus. 1979. Origin of the tribosphenic molar and metatherian and eutherian dental formulae. En: Lillegraven, J., *et al.*, (eds) *Mesozoic Mammals: The First Two-Thirds of Mammalian History*. Univ. Calif. Press. p. 172-181.
- Bown, T. M., y E. L. Simons. 1984. First record of marsupials (Metatheria: Poly-protodonta) from the Oligocene in Africa. *Nature*, 308:447-449.
- Butler, P. 1978. A new interpretation of the mammalian teeth of tribosphenic pattern from the Albian of Texas. *Breviora*. 446: 1-27.
- Carroll, R. L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. Ed. Freeman. pp 698.
- Casamiquela, R. M. 1961. Sobre la presencia de un mamífero en el primer elenco (Icnológico) de vertebrados del Jurásico de la Patagonia. *Noticia: Physis* 22:225-233.
- Clark, J. M. y J. A. Hopson. 1985. Distinctive mammal-like reptile from Mexico



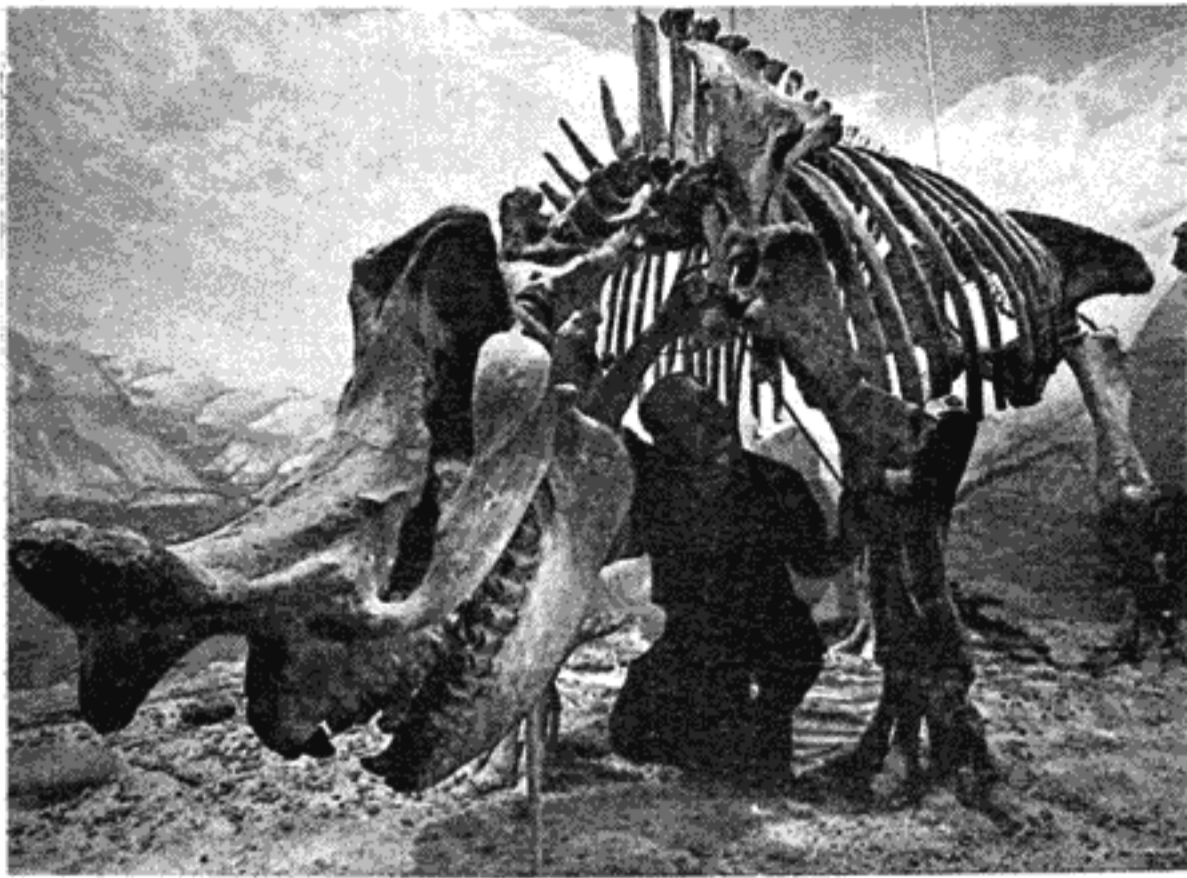
- and its bearing on the phylogeny of the Tritylodontidae. *Nature* 315: 398-400.
- Clemens, W. A. 1966. Fossil mammals of the type Lace Fm., Wyoming. Part II Marsupialia. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* 62: 1-122.
- Clemens, W. A. 1984. Evolution of the terrestrial vertebrate fauna during the Cretaceous-Tertiary transition. In: Elliot, D. K. (ed) *Dynamics of Extinction*. Wiley. p. 63-85.
- Clemens, W. A. y Z. Kielan-Jaworowska. 1979. Multituberculata. En: Lillegraven, *et al.* (eds) *Mesozoic Mammals: The First Two-Thirds of Mammalian History*. Univ. Calif. Press. p. 99-149.
- Clemens, W. A. y J. Lillegraven. 1986. New Late Cretaceous, North American advanced therian mammals that fit neither the marsupial nor eutherian molds. En: R. Flanagan and J. Lillegraven (eds). *Vertebrates, Phylogeny and Philosophy*. Contr. Geol. Univ. Wyoming Sp. Pap. 3, p.55-86.
- Colbert, E. D. 1982. La vida sobre los continentes a la deriva. En: Belousov, V., *et al.*, (eds). *El redescubrimiento de la Tierra*. CONACYT. p. 253-264.
- Crochet, J. Y. 1984. *Garatherium mahboubii* no. ge., nov. sp., marsupial de l'Eocene inferieur d'el Kohol (Sud-Oranais, Algérie) *Ann. Paleont.* 70: 275-294.
- Dashzeveg, D., y Z. Kielan-Jaworowska. 1984. The lower jaw of an aegialodontid mammal from the Early Cretaceous of Mongolia. *Zool. J. Linn. Soc.* 82: 217-227.
- Datta, P., *et al.* 1978. Discovery of Early Jurassic micromammals from the upper Gondwana sequence of Pranhita Godovari Valley, India. *Geol. Soc. India J.* 19: 64-68.
- Drietrich, W. O. 1927. *Branchatherium* n. g., ein Proplacentalier aus dem obersten Jura des Tendaguru in Deutsch-Ostafrika. *Zbl. Min. Geol. Paläont. (B)*, 423-426.
- Fox, R. C. 1979. Mammals from the Upper Cretaceous Oldman Fm. Alberta. II *Pediomys* Marsh (Marsupialia). *Can. J. Earth Sci.* 16: 103-113.
- Fox, R. C. 1980. *Picopsis pattersoni* n. gen. and sp., an unusual theria from the Upper Cretaceous of Alberta, and the classification of primitive tribosphenic mammals. *ibid.* 17: 1489-1498.
- Fox, R. C. 1984. *Paranyctoides maleficus* (new species), an early eutherian mammal from the Cretaceous of Alberta. En: P. H. Mengel (ed), *Papers in Vertebrate Paleontology Honoring Robert Warren Wilson*. Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. Paper 9:9-20.
- Grambast, L. *et al.* 1967. *Perutherium altiplanense* nov. gen., nov. sp., premier Mammifère mesozoïque d'Amerique du Sud. *Acad. Sci. Paris. C.R. ser. D*, 264:707-710.
- Griffiths, M. 1978. *The Biology of the monotremes*. Academic Press. London.
- Hahn, G. 1973. Neue Zähne von Haramiyiden aus der deutschen Ober-Trias und ihre Beziehungen zu den Multituberculaten. *Palaeontographica, Abt. A* 142: 1-15.

BIBLIOGRAFIA

- Archer, M., *et al.*, 1985. First Mesozoic mammals from Australia. An early cretaceous monotreme. *Nature* 318: 353-366.
- Archibald, J. D., 1977. Fossil Mammalia and testudines of the Hell Creek Formation, and the geology of the Tullock and Hell Creek formations, Garfield County, Montana (Ph. D. tesis), Berkeley, California.
- Beliajeva, E. E., *et al.*, 1974. General stages in evolution of late Mesozoic and early Tertiary mammalian faunas in central Asia. In H. H. Kramarenko, N. (ed.) *Mesozoic and Cenozoic faunas and biostratigraphy of Mongolia: Moscow, Joint Soviet-Mongol. Paleont. Exped.* p 19-45.
- Bonaparte, J. 1986. A new and unusual late cretaceous mammal from Patagonia. *Jour. Vert. Pal.* 6(3): 264-279.
- Bonaparte, J. 1986a. Sobre *Mesungulatum houssay* y nuevos mamíferos cretácicos de Patagonia, Argentina. IV Congreso de Paleontología, Mendoza, Argentina.
- Bonaparte, J. 1986b. The Late Cretaceous Fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. VII The Mammals submitted to *Bull. Mus. Hist. Nat., Paris*.
- Bown, T. M., y M. J. Kraus. 1979. Origin of the tribosphenic molar and metatherian and eutherian dental formulae. En: Lillegraven, J., *et al.*, (eds) *Mesozoic Mammals: The First Two-Thirds of Mammalian History*. Univ. Calif. Press. p. 172-181.
- Bown, T. M., y E. L. Simons. 1984. First record of marsupials (Metatheria: Polyprotodonta) from the Oligocene in Africa. *Nature*, 308:447-449.
- Butler, P. 1978. A new interpretation of the mammalian teeth of tribosphenic pattern from the Albian of Texas. *Breviora*. 446: 1-27.
- Carroll, R. L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. Ed. Freeman. pp 698.
- Casamiquela, R. M. 1961. Sobre la presencia de un mamífero en el primer elenco (Icnológico) de vertebrados del Jurásico de la Patagonia. *Noticia: Physis* 22:225-233.
- Clark, J. M. y J. A. Hopson. 1985. Distinctive mammal-like reptile from Mexico



- and its bearing on the phylogeny of the Tritylodontidae. *Nature* 315: 398-400.
- Clemens, W. A. 1966. Fossil mammals of the type Lace Fm., Wyoming. Part II Marsupialia. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* 62: 1-122.
- Clemens, W. A. 1984. Evolution of the terrestrial vertebrate fauna during the Cretaceous-Tertiary transition. In: Elliot, D. K. (ed) *Dynamics of Extinction*. Wiley. p. 63-85.
- Clemens, W. A. y Z. Kielan-Jaworowska. 1979. Multituberculata. En: Lillegraven, *et al.* (eds) *Mesozoic Mammals: The First Two-Thirds of Mammalian History*. Univ. Calif. Press. p. 99-149.
- Clemens, W. A. y J. Lillegraven. 1986. New Late Cretaceous, North American advanced therian mammals that fit neither the marsupial nor eutherian molds. En: R. Flanagan and J. Lillegraven (eds). *Vertebrates, Phylogeny and Philosophy*. Contr. Geol. Univ. Wyoming Sp. Pap. 3, p.55-86.
- Colbert, E. D. 1982. La vida sobre los continentes a la deriva. En: Belousov, V., *et al.*, (eds). *El redescubrimiento de la Tierra*. CONACYT. p. 253-264.
- Crochet, J. Y. 1984. *Garatherium mahboubii* no. ge., nov. sp., marsupial de l'Eocene inferieur d'el Kohol (Sud-Oranais, Algérie) *Ann. Paleont.* 70: 275-294.
- Dashzeveg, D., y Z. Kielan-Jaworowska. 1984. The lower jaw of an aegialodontid mammal from the Early Cretaceous of Mongolia. *Zool. J. Linn. Soc.* 82: 217-227.
- Datta, P., *et al.* 1978. Discovery of Early Jurassic micromammals from the upper Gondwana sequence of Pranhita Godovari Valley, India. *Geol. Soc. India J.* 19: 64-68.
- Drietrich, W. O. 1927. *Branchatherium* n. g., ein Proplacentalier aus dem obersten Jura des Tendaguru in Deutsch-Ostafrika. *Zbl. Min. Geol. Paläont. (B)*, 423-426.
- Fox, R. C. 1979. Mammals from the Upper Cretaceous Oldman Fm. Alberta. II *Pediomys* Marsh (Marsupialia). *Can. J. Earth Sci.* 16: 103-113.
- Fox, R. C. 1980. *Picopsis pattersoni* n. gen. and sp., an unusual theria from the Upper Cretaceous of Alberta, and the classification of primitive tribosphenic mammals. *ibid.* 17: 1489-1498.
- Fox, R. C. 1984. *Paranyctoides maleficus* (new species), an early eutherian mammal from the Cretaceous of Alberta. En: P. H. Mengel (ed), *Papers in Vertebrate Paleontology Honoring Robert Warren Wilson*. Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. Paper 9:9-20.
- Grambast, L. *et al.* 1967. *Perutherium altiplanense* nov. gen., nov. sp., premier Mammifère mesozoïque d'Amerique du Sud. *Acad. Sci. Paris. C.R. ser. D*, 264:707-710.
- Griffiths, M. 1978. *The Biology of the monotremes*. Academic Press. London.
- Hahn, G. 1973. Neue Zähne von Haramiyiden aus der deutschen Ober-Trias und ihre Beziehungen zu den Multituberculaten. *Palaeontographica, Abt. A* 142: 1-15.



Jenkins, F. A. y F. Parrington. 1976. The postcranial skeletons of the Triassic mammal *Eozostrodon*, *Megazostrodon* and *Erythrotherium*. *Phil. Trans. Roy. Soc., London*, B 273: 387-431.

Jenkins, F. A. y A. W. Crompton. 1979. Triconodonta. En: Lillegraven, J. *et al.* (eds) *Mesozoic Mammals: The First Two-Thirds of Mammalian History*. Univ. Calif. Press. p. 74-90.

Kemp, T. S. 1982. *Mammal-like reptiles and the origin of mammals*. Academic Press.

Kemp, T. S. 1983. The relationships of mammals. *Zool. J. Linn. Soc.* 77: 353-384.

Kermarck, D. M. y K. A. Kermarck. 1984. *The evolution of mammalian characters*. Croom Helm Lts. p. 149.

Kielan-Jaworoska, Z. 1984. Evolution of the therian mammals in the Late Cretaceous of Asia. Part V. Skull structure in *Kennalestes* and *Asioryctes*. En: Kielan-Jaworoska (ed) *Results of the Polish-Mongolian Palaeontological Expedition*. Part X. *Palaeontologia Polonica* 46: 107-117.

Kielan-Jaworoska, Z. 1984. Evolution of the therian mammals in the Late Cretaceous of Asia. Part VI. Endocranial cast of eutherian mammal. *ibid.* 46: 157-171.

Kielan-Jaworoska, Z. 1984. Evolution of the therian mammals in the Late Cretaceous of Asia. Part X. Synopsis. *ibid.* 46: 173-183.

Kühne, W. 1961. A mammalian fauna from the Kimmeridgian of Portugal. *Nature* 192:274-275.

Kühne, W. 1968. History of discovery, report on the work performed procedure, technique and generalities. Contribuição para a fauna do Kimmeridgiano da Mina de Lignito Guimarota (Leiria, Portugal). Parte Memoria 14 (n. s.) dos Servicos Geológicos de Portugal, Lisboa.

Lillegraven, J. A. 1976. A new genus of therian mammal from the Late Cretaceous "El Gallo Formation", Baja California, México. *J. Paleont.* 50: 437-443.

Lillegraven, J. A. *et al.*, 1979. *Mesozoic Mammals. The First Two-Thirds of Mammalian History*. Univ. Calif. Press.

Marshall, L. G. 1980. Marsupial paleobiogeography. En: Jacobs, L. (ed). *Aspects of Vertebrate History*. Museum of Northern Arizona Press. p. 345-386.

Marshall, L. G. *et al.* 1983. Late Cretaceous mammals (Marsupialia) from Bolivia. *Géobios* 16: 739-745.

McKenna, M. C. 1975. Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. En: Lockett, W. y F. Szalay (eds) *Phylogeny of the primates*. Plenum Press. p. 21-46.

Patterson, B. 1956. Early Cretaceous mammals and the evolution of mammalian molar teeth. *Fieldiana (Geol.)* 13: 1-105.

Sigé, B. 1971. Les Didelphoidea de Laguna Umayo (Formation Vilquechico, Crétacé supérieur, Pérou), et le peuplement marsupial d'Amérique du

Sud. Acad. Sci. Paris. C.R. ser. D. 273: 2479-2481.

Sigé, B. 1972. La faunule de mammifères du Crétacé supérieur de Laguna Umayo (Andes péruviennes). *Mus. Nat. Hist. Nat. Bull. 3er ser.* 99, *Sciences de la Terres* 19: 375-409.

Sigogneau-Russel, D. 1983. A new therian mammal from the Rhaetic locality of Saint-Nicolas-du-Port (France). *Zool. J. Linn. Soc.* 78: 175-186.

Slaughter, B. 1981. The Trinity therians (Albian, Middle Cretaceous) as marsupials and placentals. *J. Paleont.* 55: 682-683.

Van Valen, L. y R. Sloan. 1966. The extinction of the multituberculates. *Syst. Zool.* 15: 261-278.

Walls, G. 1942. The vertebrate eye and its adaptive radiation. *Bull. Hanbrook Inst. Sci. (Bloomfield Hills)* 19:1-785.

Foto: Stanley Breeden

