

**Agustín G Martinelli**

Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino  
Rivadavia (MACN), Conicet

**Marina B Soares**

Universidad Federal de Rio Grande do Sul (UFRGS)

**Analía M Forasiepi**

Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias  
Ambientales (IANIGLA), Conicet

# Cinodontes triásicos y mamíferos en el tiempo de los dinosaurios

## Cinodontes y mamíferos

Con más de 4500 especies en la actualidad, una gran variedad de configuraciones morfológicas, masas corporales que oscilan entre unos pocos gramos y 2,5 toneladas, y una amplia distribución geográfica, desde las regiones polares a los desiertos tropicales, los mamíferos y sus antepasados acreditan una larga historia evolutiva, que se extiende por más de 300Ma. En el presente

existen tres grandes grupos de mamíferos, los *monotremas* (equidnas y ornitorrincos), los *marsupiales* (comadreja, canguros y koalas) y los *placentarios* (felinos, murciélagos, cetáceos, ratas y humanos, entre muchos otros). Su diversidad en el pasado fue notoriamente mayor e incluyó grupos que no han sobrevivido hasta nuestros días.

Existen hoy mamíferos adaptados a la vida acuática (ballenas, delfines, manatíes, ornitorrincos), voladores (murciélagos), cavadores (armadillos, marmotas), corredores (guepardos, gacelas, caballos); los hay con hábitos

### ¿DE QUÉ SE TRATA?

Cómo eran los mamíferos que coexistieron con los dinosaurios y sobrevivieron a la extinción de estos, y cómo eran sus ancestros inmediatos, los cinodontes, de los que se diferenciaron hace unos 210Ma.

alimentarios sumamente estrictos (osos hormigueros, koalas, pandas), de gran tamaño corporal (elefantes, rinocerontes, ballenas), extremadamente pequeños (musarañas) y con gran desarrollo cerebral (elefantes, delfines, monos, humanos). Con solo mirar el presente, nos cuesta entender su compleja historia evolutiva y sus parentescos. Para dilucidarla, desde hace siglos los científicos estudian su anatomía como medio para construir árboles filogenéticos e interpretar las relaciones de parentesco. Más recientemente, ampliaron esos análisis con datos moleculares, los que dieron nuevo fundamento y a veces modificaron las formas en que los zoólogos los clasifican y la interpretación de cómo evolucionaron.

La historia de los mamíferos se remonta a tiempos geológicos muy remotos. Si partimos de los primeros amniotas, que son los vertebrados cuyo embrión se desarrolla fuera del agua pero en un medio acuoso protegidos por membranas, encontramos que, durante el período carbonífero, hace unos 320Ma, se ramificaron de ellos dos grandes linajes: los saurópsidos y los sinápsidos. Al primer linaje pertenecen animales extinguidos como mesosaurios y dinosaurios, y animales vivientes como aves, tortugas y cocodrilos, entre otros. Al segundo linaje pertenecen los cinodontes, y al de estos, los mamíferos. La línea de descendencia de los sinápsidos se ramificó considerablemente durante el período pérmico (entre hace unos 299 y 252Ma), el último de la era paleozoica, y también hacia fines del Triásico (hace unos 210Ma), el primer período de la era mesozoica, momento en el cual se originaron los mamíferos.

## Cinodontes sudamericanos

Los hallazgos de fósiles de cinodontes en Sudamérica conforman un registro importante, tanto por el número de especies como por el de ejemplares. Fueron realizados principalmente en rocas del Triásico de las provincias argentinas de La Rioja, San Juan y Mendoza, y del estado brasileño de Rio Grande do Sul. Los paleontólogos han clasificado los animales correspondientes a esos fósiles en varios grupos, entre ellos, los cinognátidos, los diademodóntidos, los traversodóntidos y los probainognatios. Al primero pertenece *Cynognathus crateronotus*, encontrado en

rocas del Triásico medio (entre hace 247 y 237Ma) en la región mendocina de San Rafael, un animal de algo más de 1m de largo, de hábitos carnívoros y dotado de fuertes dientes, con aspecto similar a un perro. Del segundo grupo es parte *Diademodon tetragonus*, descubierto en la misma región, que era un animal omnívoro con un conjunto de dientes de morfologías diversas, es decir que presentaba una marcada heterodoncia.

*Cynognathus* y *Diademodon* son fósiles clave para establecer las relaciones entre los estratos fosilíferos de países distantes, ya que sus restos también fueron encontrados en rocas de edad triásica en Sudáfrica, Lesoto, Zambia, Tanzania, Namibia y la Antártida, lo que sugiere, entre otras cosas, una continuidad geográfica en ese remoto pasado.

Los traversodóntidos fueron un grupo de cinodontes herbívoros u omnívoros muy diversificado y con amplia distribución geográfica durante el Triásico medio y superior (entre hace 247 y 201Ma), con adaptaciones dentarias y craneanas comparables con las de algunos mamíferos herbívoros. Se han reconocido más de diez especies de ellos por fósiles encontrados en Mendoza, San Juan, La Rioja y Rio Grande do Sul. Los géneros más comunes son *Massetognathus*, *Luangwa*, *Scalenodon*, *Santacruzodon*, *Menadon* y *Exaeretodon*, cuya presencia en el registro fósil ayuda a establecer



Interpretación del aspecto de *Cynognathus crateronotus*, un cinodonte de hábitos carnívoros del Triásico medio (entre hace 247 y 237Ma) del que se encontraron fósiles en la región de San Rafael, Mendoza. Medía alrededor de 1,20m y tenía una cabeza singularmente grande.

relaciones bioestratigráficas. *Massetognathus* se registró en la Argentina y el Brasil, *Luangwa* en el Brasil y Zambia, *Scalenodon* en el Brasil, la Argentina y Tanzania, *Menadon* en el Brasil y Madagascar, y *Exaeretodon* en la Argentina, el Brasil y la India.

Los probainognatios, por último, forman el grupo de cinodontes a cuyo linaje pertenecen los mamíferos. Fueron muy diversos en el Triásico, con unas veinte especies encontradas en la Argentina y Brasil. Eran animales de tamaño medio a pequeño, carnívoros, insectívoros o herbívoros, de aspecto similar a perros, comadreas o ratones. En este grupo se han reconocido los principales cambios anatómicos del cráneo, la mandíbula, la dentición y el resto del esqueleto que se aprecian en los mamíferos. Esos cambios morfológicos implicaron modificaciones en los sistemas nervioso y circulatorio, tal vez relacionados con la aparición de hábitos crepusculares o nocturnos. Estas modificaciones se aprecian en los fósiles, los que muestran, entre otras cosas, cómo el cerebro y la cavidad ósea que lo contiene incrementaron su volumen, cómo se separa la cavidad oral de la olfatoria, y cómo las narinas internas, que ayudan a controlar la temperatura y humedad del aire inhalado, se hicieron más complejas.

Entre los probainognatios mejor conocidos de Argentina y Brasil se cuentan *Ecteninion*, *Trucidocynodon*, *Chiniquodon*, *Aleodon*, *Bonacynodon*, *Probainognathus*, *Therioherpeton*, *Prozostrodon*, *Chalimnia*, *Riograndia*, *Botucaraitherium*, *Brasilodon* y *Brasilitherium*. Exhiben morfologías distintivas, con formas carnívoras especializadas, como *Chiniquodon* y *Trucidocynodon*. La mayoría eran animales pequeños, con dientes que indican una dieta insectívora o frugívora, como es el caso de *Riograndia*, *Prozostrodon* y *Brasilodon*.

El descubrimiento de algunos de estos pequeños cinodontes fue quizá el acontecimiento que más contribuyó en años recientes a esclarecer el lejano origen de los mamíferos. Fue realizado hace unos veinte años por un equipo de paleontólogos liderado por José Bonaparte, en el que participaron los autores de este artículo. Los trabajos de campo, en Rio Grande do Sul, resultaron en el hallazgo de múltiples fósiles muy bien preservados, entre ellos, cráneos y mandíbulas, e incluso un estribo, el hueso más pequeño del cráneo de los mamíferos, parte del oído medio. Esos hallazgos incluyeron ejemplares de *Brasilodon*, *Brasilitherium* y *Minicynodon*, con características más próximas a los mamíferos que cualquier otro cinodonte conocido hasta el momento.

## Mamíferos mesozoicos de lo que hoy es Sudamérica

Luego de la rápida diversificación o radiación de los cinodontes durante el Triásico, existe un lapso de varios



Interpretación del aspecto de *Exaeretodon*, un cinodonte herbívoro de unos 1,8m de largo del grupo de los traversodóntidos hallado en estratos del Triásico ubicados en la Argentina, el Brasil y la India.



Vista lateral de un fósil del cráneo del cinodonte *Riograndia* hallado en estratos del Triásico en el sur del Brasil. La barra que da la escala mide 1cm.



Vista lateral de un fósil del cráneo de un cinodonte *Brasilitherium* hallado en estratos del Triásico en el sur del Brasil. La barra que da la escala mide 1cm.



millones de años en que el registro fósil sudamericano brinda escasa información sobre los mamíferos mesozoicos, incluso se conoce menos sobre ellos que sobre los cinodontes que los antecedieron. La explicación de este fenómeno radica en varios factores. Uno es que los mamíferos jurásicos y cretácicos eran en su mayoría muy pequeños, lo que dificulta dar con ellos en el campo y hace a menudo necesario recurrir a técnicas especiales de búsqueda, como el lavado y tamizado de los sedimentos, para encontrar dientes y pequeños huesos aislados. Asimismo, los fósiles diminutos no suelen atraer tanta atención durante el reconocimiento en el terreno como los de grandes vertebrados, entre ellos los dinosaurios. Otro factor es la fragilidad del esqueleto de los mamíferos mesozoicos en comparación con sus parientes cinodontes, en perjuicio de su preservación. A pesar de eso, en las últimas décadas el conocimiento sobre los mamíferos mesozoicos de Sudamérica creció considerablemente y se convirtió en referencia crucial sobre los mamíferos de Gondwana. Ello se debe a descubrimientos realizados principalmente en la Argentina, más algunos en Bolivia y el Brasil.



Interpretación del aspecto de *Botucaraitherium*, un cinodonte del grupo de los probainognatios encontrado en estratos del Triásico en el sur del Brasil. Se estima que medía unos 10cm.



Trabajos de campo en el sitio Linha São Luiz, próximo a la ciudad de Faxinal do Soturno, Rio Grande do Sul, en el que se encontraron numerosos fósiles de cinodontes, entre ellos, *Brasilodon*, *Brasilitherium* y *Riograndia*, evolutivamente próximos a los mamíferos.



Mandíbula izquierda del mamífero australosfénido *Henosferus*, excavada en estratos del Jurásico sobre el río Chubut, en Cerro Cóndor, a unos 180km al sudeste de Esquel. La barra que da la escala mide 1cm.



Cráneo de *Vincelestes* visto desde arriba o en vista dorsal. Es uno de los mamíferos mesozoicos de mayor tamaño y mejor conocido. Data del Cretácico inferior (de hace entre 145 y 101Ma). Sus restos fósiles fueron excavados en el sudoeste de Neuquén. Se estima que el animal medía unos 30cm de largo, más una larga cola de unos 20cm. La barra que da la escala indica 2cm, lo que significa unos 7,5cm como largo del cráneo.

En Cerro Cóndor, sobre el río Chubut y a unos 180km al sudeste de Esquel, el paleontólogo Guillermo W Rougier condujo, durante la última década, varias excavaciones de las que resultó información relevante acerca de los mamíferos del período jurásico de la era mesozoica. Los fósiles corresponden a por lo menos cuatro especies de esos mamíferos, de tres grupos diferentes (*Australosphenida*, *Eutriconodonta* y *Amphilestidae*). Dos géneros del primer grupo (*Asfaltomylos* y *Henosferus*) contribuyeron marcadamente a avanzar en el conocimiento sobre el origen y la evolución de los molares tribosfénicos, es decir aquellos caracterizados por su forma compleja, con cúspides cor-

tantes y cuencas que permiten tanto cortar como moler los alimentos, como aparecen en los actuales mamíferos placentarios y marsupiales.

Los australosfénidos poseían una mandíbula en la que se advierten vestigios de estructuras similares a las de los cinodontes, pero tenían molares tribosfénicos. Esta contraposición de caracteres primitivos en la mandíbula y derivados en la dentición permitió relacionar a dichas especies fósiles con el tercer gran grupo de mamíferos actuales, los monotremas. La adquisición de los molares tribosfénicos en los australosfénidos, los marsupiales y los placentarios se dio de manera independiente, como lo explica un artículo de CIENCIA HOY (18, 104, 2008) citado entre las lecturas sugeridas.

Otros mamíferos jurásicos descubiertos en la Argentina, que por su dentición se llaman *eutriconodontes*, exhiben molares con tres cúspides cónicas alineadas en sentido antero-posterior. Sus especies incluyen a *Argentoconodon* y a *Condorodon*. De *Argentoconodon* se conocen diversos restos fósiles que muestran adaptaciones en el esqueleto por las cuales habría podido planear de manera semejante a las ardillas voladoras; habría estado cercanamente emparentado con *Volaticotherium*, un animal fósil encontrado en 2008 en China cuya antigüedad se estimó en unos 164Ma.

Es notoria la diversidad y abundancia de los fósiles de mamíferos que datan del período geológico siguiente, el Cretácico. Los principales registros corresponden al norte de la Patagonia, el mejor conocido de los cuales hasta el momento es *Vincelestes*, un mamífero distantemente relacionado con los marsupiales y los placentarios. Tenía una forma de dentición llamada pretribosfénica, anterior a la tribosfénica, y fue encontrado en la formación geológica La Amarga, en Neuquén, por paleontólogos del Museo Argentino de Ciencias Naturales dirigidos por el mencionado Bonaparte. Proviene de estratos del mismo nivel que *Amargasaurus*, un conocido dinosaurio saurópodo, con espinas vertebrales bifurcadas.

Hacia el final del Cretácico, las formas predominantes que conocemos de mamíferos eran los *meridioléstidos* y los *gondwanaterios*. Los primeros constituyen un grupo muy diverso que incluye desde animales muy pequeños, como *Cronopio* y *Leonardus*, con dentición insectívora, hasta otros de mayor tamaño, de aspecto robusto y hábitos herbívoros y omnívoros, como *Mesungulatum* y *Coloniatherium*. Solo se conocen dientes aislados y fragmentos craneanos de la mayoría de estas especies, salvo del *Cronopio*, hallado en estratos de hace unos 98Ma de la formación geológica Candeleros, en La Buitrera, Río Negro, del que se conocen varios cráneos muy bien preservados. Era pequeño, con el hocico largo y estrecho y un par de caninos hipertrofiados. Su dentición era simple, con coronas triangulares posiblemente adaptadas a una alimentación insectívora. Distintas especies



omnívoras y herbívoras de meridionales están bien documentadas en las formaciones Los Alamos y Allen, Río Negro, y La Colonia, Chubut. Sus fósiles más representativos son *Mesungulatum*, *Coloniatherium* y *Reigitherium*, y una forma del Cenozoico temprano, *Peligrotherium*, de la formación geológica Salamanca, Chubut. Estos animales adquirieron dientes transversalmente más anchos, con mayor superficie de contacto (u oclusión) con los dientes de la otra mandíbula (o antagónicos).

El primer gondwanaterio descrito correspondió a un fósil encontrado en la mencionada formación geológica Salamanca, después del cual se hicieron nuevos hallazgos en lugares como la Patagonia, Madagascar, la Antártida y la India. Con excepción de *Vintana*, de Madagascar, solo se han encontrado dientes y fragmentos mandibulares aislados. Con la información disponible hasta el momento, el grupo resulta sumamente enigmático pues sus rasgos dentales se asemejan en grado extremo a los de los roedores, a pesar de no estar emparentados. Su relación con otros mamíferos es por el momento controvertida.

De cualquier manera, se distinguen dos grandes grupos de gondwanaterios: los feruglioteriidos y los sudameriidos. Los primeros incluyen a *Ferugliotherium* y *Trapalcotherium*, mientras que los segundos fueron más abundantes, sobrevivieron a la extinción de fin del Cretácico y llegaron al Cenozoico. Sus formas mejor conocidas por fósiles encontrados en la Argentina son *Gondwanatherium*, del Cretácico superior, y *Sudamerica*, del Paleoceno. Las formas encontradas en Madagascar e India datan del Cretácico, y las halladas en la Antártida, del Cenozoico. La presencia de estos herbívoros de molares hipsodontes –altos, de crecimiento continuo y con un coronamiento (o superficie oclusal) plano, apto para aplastar y moler plantas abrasivas– ha generado varias preguntas sobre su dieta específica, el ambiente en que vivieron y su vegetación predominante. Los gondwanaterios son los primeros mamíferos con hipsodoncia, morfología que más tarde, en el Cenozoico, va a caracterizar a varios grupos nativos de mamíferos sudamericanos.

En comparación con los estudios de otras faunas mesozoicas o cenozoicas, los realizados sobre los ma-



Interpretación del aspecto del gondwanaterio *Sudamerica*, del que se han encontrado restos fósiles en la Patagonia y la Antártida. Apareció hacia fines del Cretácico superior, hace unos 66Ma, y sobrevivió a la extinción masiva de especies que se produjo entonces. Un adulto habría medido unos 40cm de largo.

míferos del Mesozoico sudamericano son más recientes y escasos. En los últimos años, el caudal de descubrimientos se incrementó notablemente y está proporcionando nuevos vestigios de información sobre su diversidad, sus características biológicas, su evolución, sus relaciones de parentesco y su distribución global. Los mamíferos fueron componentes minoritarios de los ecosistemas dominados por los dinosaurios, aunque su impronta en aquel pasado remoto permite entender la evolución del grupo, incluyendo la de nuestra propia especie. **CH**

## Cinodontes sudamericanos citados

<i>Cynognathidae</i> (cinognátidos)	<i>Cynognathus</i>
<i>Diademodontidae</i> (diademodóntidos)	<i>Diademodon</i>
<i>Traversodontidae</i> (traversodóntidos)	<i>Exaeretodon</i> <i>Luangwa</i> <i>Massetognathus</i> <i>Menadon</i> <i>Santacruzodon</i> <i>Scalenodon</i>
<i>Probainognathia</i> (probainognatios)	<i>Aleodon</i> <i>Bonacynodon</i> <i>Botucaraitherium</i> <i>Brasilitherium</i> <i>Brasilodon</i> <i>Chalimnia</i> <i>Chiniquodon</i> <i>Ecteninion</i> <i>Minicynodon</i> <i>Probainognathus</i> <i>Prozostrodon</i> <i>Riograndia</i> <i>Therioherpeton</i> <i>Trucidocynodon</i>

## Mamíferos mesozoicos sudamericanos citados

<i>Australosphenida</i> (australosfépidos)	<i>Asfaltomylos</i> <i>Henosferus</i>	
<i>Cladotheria</i> (cladoterios)	<i>Vincelestes</i>	
<i>Amphilestidae</i> (anfiléstidos)	<i>Condorodon</i>	
<i>Eutriconodonta</i> (eutriconodontes)	<i>Argentoconodon</i>	
<i>Meridiolestida</i> (meridioléstidos)	<i>Coloniatherium</i> <i>Cronopio</i> <i>Leonardus</i> <i>Mesungulatum</i> <i>Peligrotherium</i> <i>Reigitherium</i>	
<i>Gondwanatheria</i> (gondwanaterios)	<i>Ferugliotheridae</i> (ferugliotéridos) <i>Sudamericidae</i> (sudamericidos)	<i>Ferugliotherium</i> <i>Trapalcotherium</i> <i>Gondwanatherium</i> <i>Sudamerica</i>

Los dibujos que ilustran este artículo fueron realizados por Jorge Blanco.

## LECTURAS SUGERIDAS

**BONAPARTE JF y MIGALE LA**, 2015, *Protomamíferos y mamíferos mesozoicos de América del Sur*, Museo de Ciencias Naturales Carlos Ameghino, Mercedes.

**KIELAN-JAWOROWSKA Z, CIFELLI RL & LUO Z-X**, 2004, *Mammals from the Age of Dinosaurs. Origins, evolution and structure*, Columbia University Press.

**LUO Z-X**, 2007, 'Transformation and diversification in the early mammalian evolution', *Nature*, 450: 1011-1019.

**MARTINELLI AG, FORASIEPI AM y ROUGIER GW**, 2008, 'Australosfépidos. Parientes cercanos de los enigmáticos monotremas', *Ciencia Hoy*, 18, 104: 52-62.

**ROUGIER GW**, 1995, 'Los mamíferos mesozoicos', *Ciencia Hoy*, 6, 32: 30-42.

**ROUGIER GW et al.**, 2012, 'The Miocene mammal *Necrolestes* demonstrates the survival of a Mesozoic non-therian lineage into the late Cenozoic of South America', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109: 19871-19872.



### Agustín G Martinelli

Doctor en ciencias, UFRGS.  
Investigador adjunto en el MACN, Conicet.  
[agustin\\_martinelli@yahoo.com.ar](mailto:agustin_martinelli@yahoo.com.ar)



### Marina B Soares

Doctora en ciencias, UFRGS.  
Profesora asociada, UFRGS.  
Directora del Museo de Paleontología Irajá Damiani Pinto, UFRGS.  
[marina.soares@ufrgs.br](mailto:marina.soares@ufrgs.br)



### Analía M Forasiepi

Doctora (PhD) en ciencias, Universidad de Louisville, Kentucky.  
Investigadora adjunta en el IANIGLA, Conicet.  
[aforasiepi@mendoza-conicet.gob.ar](mailto:aforasiepi@mendoza-conicet.gob.ar)