

Diego Tirira S. (ed.):  
*Biología, sistemática y conservación de los Mamíferos del Ecuador.*  
Museo de Zoología, Centro de Biodiversidad y Ambiente,  
Pontificia Universidad Católica del Ecuador.  
Publicación Especial 1:7–21, Quito (1998).

## EL ORIGEN DE LOS MAMÍFEROS

*Diego Lombeida J.<sup>1</sup>*

### LA SUCESIÓN FAUNÍSTICA

Los vertebrados colonizaron por primera vez la tierra firme hace aproximadamente 400 millones de años. Desde entonces hasta el presente, tres composiciones faunísticas han dominado la Tierra en forma sucesiva.

La primera composición faunística, el “Conjunto Sinápsido”, surgió a mediados del Carbonífero (~320 millones de años) y declinó a principios del Triásico (~208 m.a.). Esta fauna estaba conformada por los anfibios laberintodontos (Amphibia: Labyrinthodontia), los primitivos reptiles cotilosaurios (Reptilia: Cotylosauria) y sus descendientes los tecodontos (Reptilia: Thecodontia), de cuya línea eventualmente surgirían los miembros dominantes de la siguiente fauna: los dinosaurios.

Sin embargo, el grupo dominante fue uno de los primeros descendientes de los cotilosaurios: los reptiles mamíferoides o sinápsidos (= Synapsida), los cuales dominaron la tierra firme por casi 65 millones de años.

A finales del Pérmico tuvo lugar un fenómeno de “extinción en masa”. Desaparecieron los anfibios laberintodontos, los tecodontos y casi todos los sinápsidos primitivos.

La diversificación de los taxones de sinápsidos sobrevivientes fue eclipsada durante los períodos Jurásico y Cretáceo por la increíble radiación

---

<sup>1</sup> Centro de Biodiversidad y Ambiente, Departamento de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Av. 12 de Octubre y Roca, Apdo. 17–01–2184, Quito, Ecuador ([dlombeida@puceui.puce.edu.ec](mailto:dlombeida@puceui.puce.edu.ec)).

de los reptiles diápsidos, cuyos descendientes, los arcosaurios (dinosaurios/aves y cocodrilos) y los lepidosaurios (serpientes y lagartijas), perduran hasta nuestros días (Fig. 1).

Se sospecha que este fenómeno de extinción en masa fue causado por el cambio climático global hacia unas condiciones más áridas. Como consecuencia, la composición florística cambió drásticamente: las frondosas junglas de helechos con semilla y cícadas fueron reemplazadas por áridos bosques de coníferas.

De cualquier manera, estas extinciones dejaron nichos ecológicos libres que pronto fueron ocupados por los dinosaurios, cuya fauna, "el Conjunto Saurópido", dominaría la tierra firme en los siguientes 130 millones de años.

Las adaptaciones que dieron ventaja a los arcosaurios sobre sus ancestros, los tecodontos, y sobre los sinápsidos, son todavía motivo de especulación.

El origen de los mamíferos se sitúa en algún punto a principios de la Era Secundaria, pero la oportunidad para que pudieran diversificarse no llegaría sino hasta finales del Cretáceo, cuando la caída de un enorme asteroide provocaría la extinción de los grandes dinosaurios.

Los mamíferos ocuparon entonces los nichos ecológicos libres, hasta conformar la tercera fauna dominante en tierra firme: el "Conjunto Mamiferoide", del cual formamos parte los humanos (Vickers-Rich y Rich, 1995).

## ANCESTROS DE LOS MAMÍFEROS

A mediados del Carbonífero se produce una importante diversificación de los cotilosaurios, un grupo basal entre los reptiles. Una de las ramas más precoces fue el taxón Synapsida, el cual agrupa a los mamíferos (tanto actuales como extintos) y a todos los amniotes extintos que están filogenéticamente más cercanos a los mamíferos que a los reptiles (Laurin y Reisz, 1996) (Fig. 1).

Synapsida fue dividida en 2 grupos que morfológicamente reflejan dos estados diferentes en la evolución hacia los mamíferos (Melendez, 1986):

Los pelicosaurios (Pelycosauria), de carácter más basal y cuyo representante más antiguo es un ofiacodóntido hallado en estratos de hace 320 millones de años en Joggins, Nueva Escocia.

Los terápsidos (Therapsida), con taxones más derivados y cuyo representante más antiguo, *Tetraceratops*, fue hallado en Texas en el siglo pasado, en estratos de principios del Pérmico (~270 millones de años) (Laurin y Reisz, 1996).

Para finales del Jurásico los primitivos sinápsidos han desaparecido. En cuanto a los mamíferos (ahora incluidos en el taxón Synapsida), el más

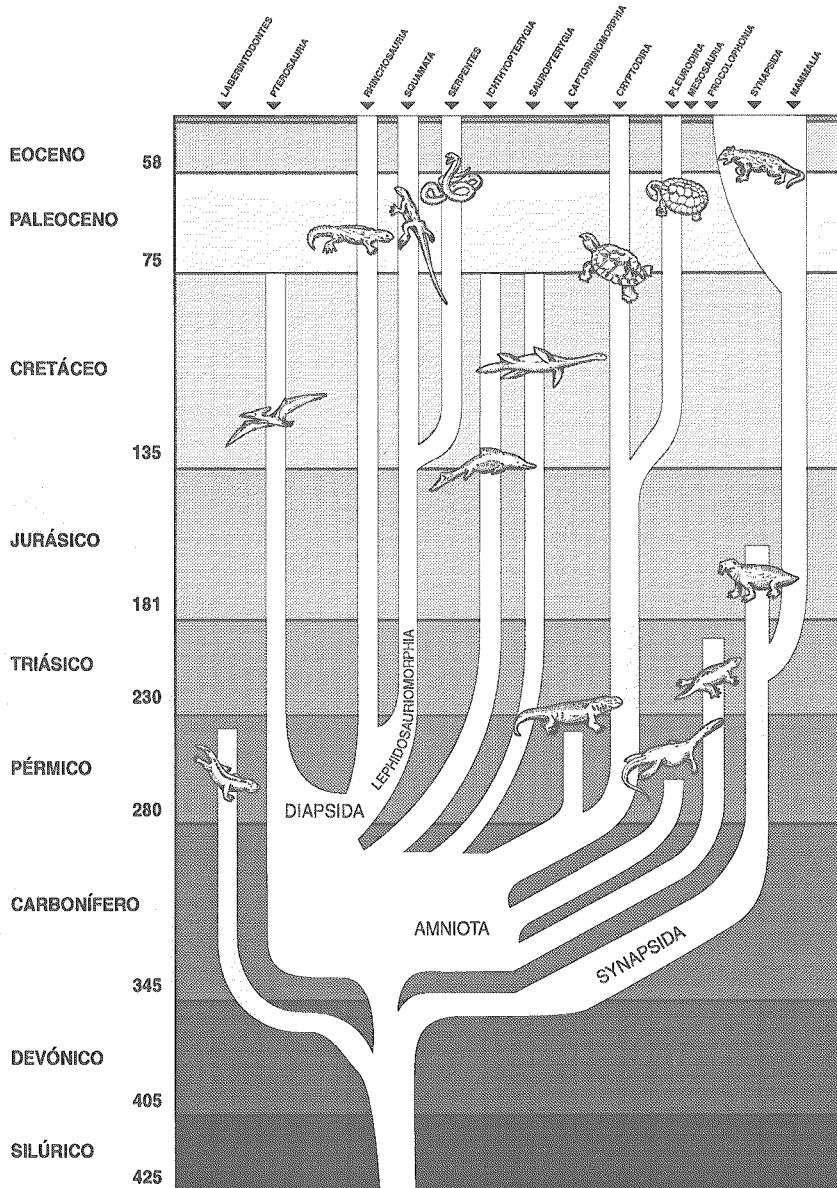


FIGURA 1. Arbol filogenético de los reptiles y mamíferos (Tomado y modificado de Vickers-Rich y Rich, 1995).

primitivo data del Jurásico (Rowe, 1988), e incluye a los taxa supervivientes: los monotremas (Monotremata), con unas pocas especies restringidas a la Región Australiana, el ornitorrinco (*Ornithorhynchus anatinus*) y los equidnas (*Tachyglossus aculeatus* y *Zaglossus* sp.), los mamíferos marsupiales (Marsupialia) y los placentarios (Eutheria).

## LOS PELICOSAURIOS

La sistemática de los pelicosaurios ha sido objeto de importantes reevaluaciones. Antes se los consideraba divididos en 3 subórdenes, uno basal, los ofiacodóntidos, y dos derivados, uno de formas herbívoras, los edafosaurios, y otro con animales carnívoros, los esfenacodóntidos.

Con la aplicación de conceptos de filogenética sistemática se ha cuestionado a muchos de los “subórdenes” y “familias” consideradas originalmente, puesto que al parecer no se trata de grupos monofiléticos. La hipótesis que se presenta a continuación, tampoco es definitiva. Ésta se basa en los trabajos de Reisz (1986), Hopson (1991), Reisz et al. (1992), Berman et al. (1995) y Laurin y Reisz (1996) (Fig. 2).

Los Caseosauria, tenían cráneos con largos orificios nasales y un tabique nasal externo; su rostro era puntiagudo, formado por los procesos dorsales de los premaxilares (Fig. 3A).

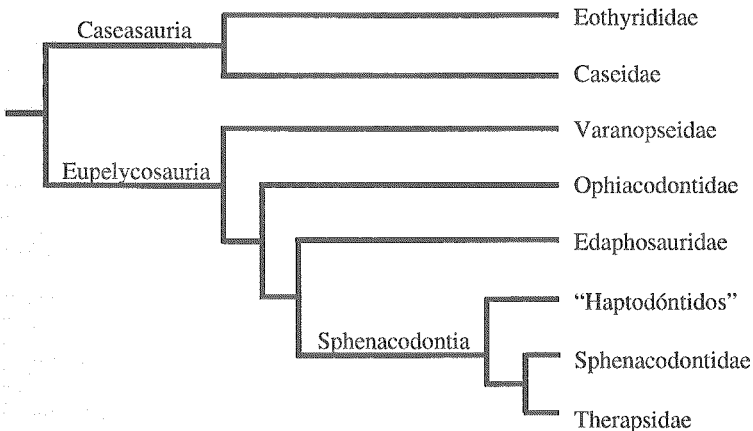


FIGURA 2. Hipótesis sobre la filogenia de los primeros sinápsidos (Tomado y modificado de Laurin y Reisz, 1996).

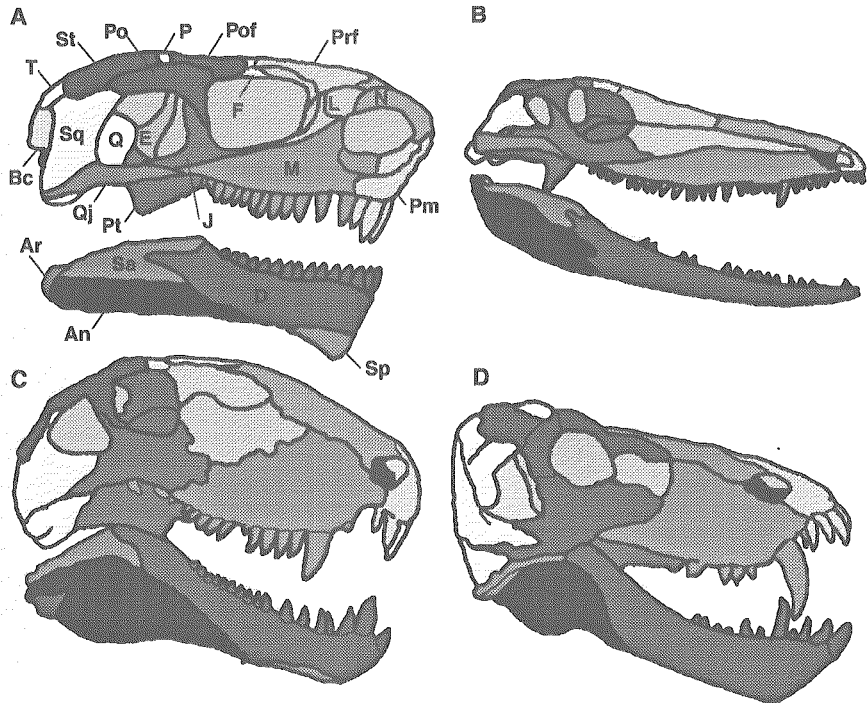


FIGURA 3. Cráneos de sinápsidos en vista lateral: A. *Cotylorhynchus*, caseido del Pérmico inferior; B. *Varanosaurus*, ofiacodóntido del Pérmico inferior; C. *Dimetrodon*, esfenacodóntido del Pérmico inferior; D. *Titanophoneus*, terápsido del Pérmico superior (Tomado de Maddison y Maddison, 1996; dibujos originales: A. Laurin y Reisz, 1996; B. Berman et al., 1995; C. Romer y Price, 1940; D. Orlov, 1958). (Abreviaturas: An: angular, Ar: articular, Bc: bóveda craneana, D: dentario, E: epipterigoides, F: frontal, J: yugal, L: lacrimal, M: maxilar, N: nasal, P: parietal, Pm: premaxilar, Po: postorbital, Pof: postfrontal, Prf: prefrontal, Pt: pterigoides, Q: cuadrado, Qj: cuadratoyugal, Sa: suprangular, Sp: esplénial, Sq: escamoso, St: supratemporal, T: tabular).

La familia Eothyrididae, agrupa a los géneros *Eothyris* y *Casea* (antes parte de la familia Caseidae). Estas son formas claramente depredadoras, caracterizadas por la presencia de un gran diente caniniforme en la parte anterior de la mandíbula.

La familia Caseidae representa la última radiación de las formas herbívoras de los pelicosaurios. Poseían también orificios nasales externos grandes, pero más altos que los observados en los Eothyrididae. Presentaban dientes posteriores marginales con una hilera longitudinal de cúspides, característicos de los animales herbívoros. Su fórmula falangeal variaba entre 2-3-4-4-3 a 2-2-2-3-2.

El taxón Eupelycosauria es el grupo basal del cual derivarían los grupos superiores. En el cráneo se observa que los supratemporales son muy largos y delgados. Por otro lado, los frontales forman alrededor de un tercio de la órbita ocular (Fig. 3B-D).

El taxón hermano de los ofiacodóntidos y de las formas superiores, es la familia Varanopsidae. Estos animales mostraban caracteres primitivos: un cráneo bajo, con el borde occipital del escamoso reducido. Los caninos estaban poco desarrollados, con una dentición marginal compuesta por dientes muy curvados y aplanados centrolateralmente. La articulación mandibular se sitúa al mismo nivel que la arcada dentaria. El arco zigomático era estrecho.

El taxón hermano de los Varanopsidae, el clado que contiene a los ofiacodóntidos (Ophiacodontidae), edafosaurios (Edaphosauridae) y esfenacodóntidos (Sphenacodontia), presenta algunas características derivadas únicas (sinapomorfías), ausentes en los grupos anteriores: el hueso yugal pasa a formar parte importante del borde ventral del cráneo, además el escamoso es parte estructural del arco zigomático (Fig. 3B-D).

Los ofiacodóntidos son un grupo de formas primitivas. Abundaron a finales del Carbonífero para desaparecer durante el Pérmico medio. Poseían un cráneo grande, bajo y alargado; la región anterorbital tenía mínimo el doble de longitud que la postorbital (Figs. 3B y 4B). Algunas autapomorfías del cráneo son: el nasal es más largo que el frontal; el proceso paraoccipital es corto, sin contacto con el escamoso o el cuadrado (Fig. 5B). La mandíbula es alargada, con muchos dientes agudos, pero caninos poco diferenciados (Fig. 3B). Otra característica importante fue su cola desarrollada.

La familia Edaphosauridae estaba representada por formas herbívoras. En tamaño variaron desde 50 cm hasta más de 3 m. Poseían un cráneo bajo, corto y pequeño con relación al cuerpo. La articulación mandibular estaba situada debajo de la arcada dentaria debido posiblemente a la fuerte musculatura del hueso. Los dientes marginales eran redondeados y uniformes, además, presentaban dientes en la región palatina y en la parte inferior de la mandíbula; por otro lado, desarrollaron una cresta dorsal (vela) formada por alargamientos

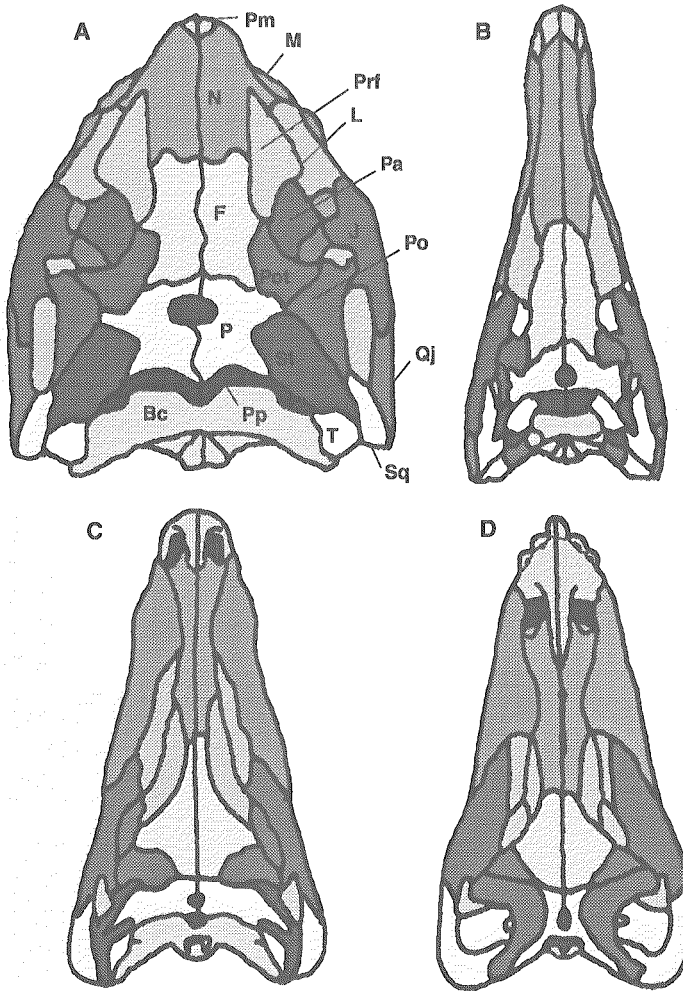


FIGURA 4. Cráneos de sinápsidos en vista dorsal: A. *Cotylorhynchus*, caseido del Pérmico inferior; B. *Varanosaurus*, ofiacodóntido del Pérmico inferior; C. *Dimetrodon*, esfenacodóntido del Pérmico inferior; D. *Titanophoneus*, terápsido del Pérmico superior (Tomado de Maddison y Maddison, 1996; dibujos originales: A. Laurin y Reisz, 1996; B. Berman et al., 1995; C. Romer y Price, 1940; D. Orlov, 1958). (Abreviaturas: Bc: bóveda craneana, F: frontal, J: yugal, L: lacrimal, M: maxilar, N: nasal, P: parietal, Pa: palatino, Pm: premaxilar, Po: postorbital, Pof: postfrontal, Pp: postparietal, Prf: prefrontal, Qj: cuadratoyugal, Sq: escamoso, St: supratemporal, T: tabular).

de las apófisis neurales de las vértebras, con características muy particulares: las apófisis neurales cervicales estaban inclinadas hacia delante, mientras que las apófisis neurales posteriores se inclinaban hacia atrás; además, las apófisis en sección transversal, proximalmente son comprimidas lateralmente, en tanto que distalmente son circulares. Por último, presentan tubérculos laterales.

Sphenacodontia está representada por formas carnívoras que aparecieron en el Carbonífero superior. Alcanzaron su mayor diversificación durante el Pérmico inferior, para desaparecer a principios del Triásico. En la superficie interna del maxilar evidencian un engrosamiento a modo de contrafuerte del diente caniniforme. Por otro lado, los dientes premaxilares están implantados en alvéolos más profundos que en los taxones primitivos.

El primer clado de este grupo, los haptodontinos, son en realidad formas que anteriormente se consideraban una subfamilia dentro de los Sphenacodontidae. Posteriormente se ha sugerido que se trata de un grupo parafilético (Laurin, 1993).

Los Sphenacodontidae poseen caracteres más derivados que también se encontrarán en los terápsidos: poseían un cráneo alto y estrecho, con la articulación mandibular situada claramente debajo del nivel de la arcada dentaria superior. El borde posterior del cráneo está curvado hacia abajo y adelante, en dirección de la articulación mandibular, similar a la orientación presente en los terápsidos (Fig. 3C–D).

Algunas autapomorfías en el cráneo son: en el prefrontal aparece una concavidad cerca del borde anterodorsal de la órbita; hay una gran superficie de contacto entre el postorbital y el escamoso; en el nasal aparece un proceso ventral-narinal (Fig. 3C). El proceso paraoccipital se extiende ventrolateral y posteriormente, un carácter convergente con el de algunos terápsidos (Fig. 5C–D). Por último, los dientes vomerinos han desaparecido, en tanto que las raíces del diente caniniforme se extienden hasta presionar a la coana.

La estructura del paladar es la base a partir de la cual los terápsidos desarrollarán el paladar secundario. Por otro lado, el cuerpo es menos macizo y los huesos de las articulaciones son más alargados y ligeros que en otros sinápsidos. En algunos Sphenacodontidae, las apófisis neurales se alargaron para sostener un pliegue de la piel en forma de vela, que probablemente tenía funciones termorreguladoras, el género más conocido es *Dimetrodon*.

## LOS TERÁPSIDOS

El segundo grupo de Synapsida es el de los terápsidos (Therapsida). Este clado comprende numerosas ramas con relaciones filogenéticas no muy claras (Fig. 6). El neurocráneo está firmemente suturado a la parte posterior de los elementos dérmicos del cráneo. En cuanto a la dentición, se observa que no hay más de 12 dientes post-caninos (Fig. 5D). Por último, desaparecen los dentículos en el ectopterigoides.



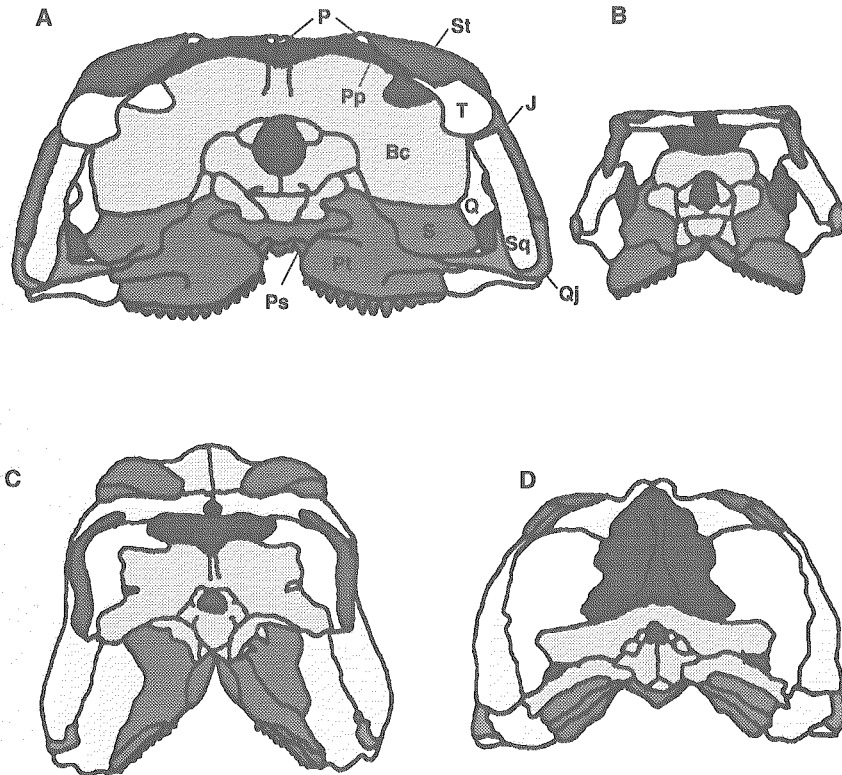


FIGURA 5. Cráneos de sinápsidos en vista occipital: A. *Cotylorhynchus*, caseido del Pérmico inferior; B. *Varanosaurus*, ofiacodóntido del Pérmico inferior; C. *Dimetrodon*, esfenacodóntido del Pérmico inferior; D. *Titanophoneus*, terápsido del Pérmico superior (Tomado de Maddison y Maddison, 1996; dibujos originales: A. Laurin y Reisz, 1996; B. Berman et al., 1995; C. Romer y Price, 1940; D. Orlov, 1958). (Abreviaturas: Bc: bóveda crancana, J: yugal, L: lacrimal, P: parietal, Pp: postparietal, Ps: paraesfenoides, Pt: pterigoides, Q: cuadrado, Qj: cuadratoyugal, S: estapes, Sq: escamoso, St: supratemporal, T: tabular).

La primera rama es Eotheriodontia = Phtinosuchia. Este grupo presenta una evolución paralela a la de los *Theriodontia*, a partir de ancestros pelicosaurios.

El "suborden" Anomodontia está constituido por taxones con una tendencia evolutiva hacia la especialización herbívora, más que por un avance hacia la condición mamífera. Sin embargo, muestran ya ciertos rasgos mamiferoides como son la fórmula falangeal reducida a 2-3-3-3-3 y la ausencia del hueso coronoide en la parte interna de la mandíbula. Dentro de este grupo, los Dicinodontia forman la rama que tuvo mayor éxito en cuanto a longevidad, diversificación y distribución geográfica.

Los primeros dicinodontos aparecen en el Pérmico medio en Africa del sur, convirtiéndose en el grupo de herbívoros dominante del Pérmico superior. Con la transición al período Triásico comienza su declive. En tamaño, oscilaron entre los 30 cm hasta casi 3 m de longitud.

En general se observa una tendencia hacia el aumento de talla. La arquitectura del cráneo es muy particular: la parte facial es corta, mientras que la región postorbitaria es larga, con fosas temporales muy desarrolladas y abiertas en la parte superior del cráneo. En la parte inferior del cráneo existe un paladar secundario más o menos completo, formado por los maxilares, los palatinos y por los premaxilares que están soldados en un único hueso. El aparato masticador también está muy especializado: en la región anterior del premaxilar no hay dientes y -exceptuando algunas formas primitivas- carecen de postcaninos o solamente hay un par de fuertes caninos superiores (ausentes en las hembras).

Los dicinodontos eran plantígrados de cuerpo macizo, con uñas fuertes y aplanadas al final de extremidades fuertes pero cortas

El "suborden" Theriodontia está formado por taxones de animales carnívoros con tendencia hacia el nivel estructural mamífero:

Los Gorgonopidae aparecen en el Pérmico medio y alcanzan su mayor diversificación en el Pérmico superior, para extinguirse a principios del Triásico. La mayoría provienen de Africa del Sur y Rusia.

El cráneo tiene todavía muchos elementos típicos de los reptiles primitivos: conservan bien diferenciados los prefrontales, postfrontales, postorbitales y cuadratoyugales. El borde superior de la fosa temporal está formado (como en los pelicosaurios) por el postorbitario y el escamoso. Hay un orificio pineal y un cóndilo occipital único formado por el basioccipital.

No hay paladar secundario, aunque los prevomerianos están fusionados formando una barra alargada a cuyos lados se abren las coanas. El pterigoides y palatino presentan dentículos. Tienen precaninos y postcaninos poco diferenciados, cónicos y puntiagudos, separados por un fuerte colmillo. Las cinturas son primitivas: conservan todos los elementos menos el cleitrum. El carpo tiene 9 a 10 elementos y a veces un rudimento del prepollex (6to dígito).

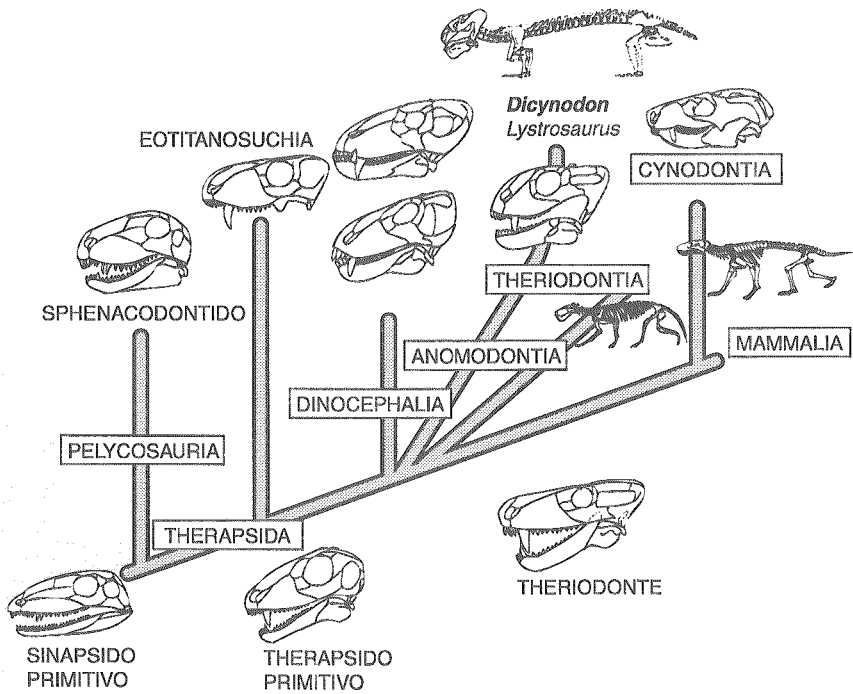


FIGURA 6. Relaciones filogenéticas entre los principales grupos de reptiles sinápsidos (Tomado de Vickers-Rich y Rich, 1995).

Por otro lado, los Terocephalia, forman una serie evolutiva más que un conjunto homogéneo de taxones. Los primeros, procedentes del Pérmico medio, comparten caracteres primitivos con los gorgonópidos, mientras que en las formas posteriores hay un paso hacia los bauriamorfos, que si bien se agrupan en un taxón distinto, filogenéticamente se consideran como el estadio más derivado de la línea de los terocéfalos. Se caracterizan por un cráneo masivo donde el parietal forma la mayor parte del borde de la fosa temporal, separando al postorbitario del escamoso. La arcada zigomática y la barra postorbitaria son anchas. Los postfrontales casi siempre están presentes, los preparietales ausentes; el cuadrado y el cuadratoyugal son pequeños y están unidos al escamoso.

No hay paladar secundario, aunque en las formas más derivadas (Whaitsiidos) la banda palatina central está deprimida. La región occipital generalmente es ancha y baja, con cóndilo occipital simple. La mandíbula es masiva

con un dentario grande que se prolonga en un proceso coronóide por encima del suprangular. Muy heterodontos, con 1 o 2 caninos bien diferenciados que separan hasta 7 incisivos de los postcaninos que generalmente son pequeños o inexistentes. Los géneros más primitivos conservan un cleitrum en la cintura escapular; la cintura pélvica tiene un foramen obturador pequeño. La fórmula falangeal es 2-3-3-3-3.

Los Bauriamorpha, existieron desde el Pérmico medio hasta el Triásico inferior. Poseían un cráneo ligero, con la región facial larga y redondeada, las fosas temporales aparecen reducidas y no hay postfrontal. La arcada zigomática y la barra postorbitaria son delgadas, pudiendo faltar esta última. El orificio pineal está reducido o ausente. El paladar secundario está formado o casi formado. El dentario es largo y estrecho, con un proceso coronóide bien desarrollado. La dentición es menos heterodontia que la de los terocéfalos, sin embargo, los caninos son cortos y los postcaninos presentan superficies trituradoras (tricúspidos). Se supone que el esternón estaba poco osificado pues no se ha fosilizado. La escápula forma una lámina larga y estrecha; el foramen obturador es pequeño. La fórmula falangeal es 2-3-3-3-3.

Los Cinodontia fueron el grupo más numeroso de terápsidos. Aparecieron a finales del Pérmico superior, para alcanzar su apogeo en el Triásico medio y finalmente extinguirse durante el Triásico superior. Estos animales fueron carnívoros, oscilaron en tamaño entre una rata y un lobo. El cráneo es alargado, con la región temporal ancha y las fosas temporales grandes y abiertas en la parte superior, aunque separadas por una cresta sagital estrecha formada mayoritariamente por los parietales (entre éstos huesos se abría el foramen pineal). El cóndilo occipital generalmente es doble. El paladar secundario estaba completamente formado, exceptuando algunas formas primitivas. El dentario forma la mayor parte de la mandíbula. Heterodontos muy especializados, los dientes postcaninos generalmente eran tricúspidos y en las formas más derivadas se había formado una superficie oclusal trituradora. Curiosamente, la fórmula falangeal es primitiva, de tipo reptiliano: 2-3-4-5-3 (4).

Los Tritylodontia posiblemente surgieron a partir de una rama de reptiles cinodontos durante el Triásico superior. Sus cráneos fosilizados presentan caracteres propios de los mamíferos, como el paladar secundario perfectamente formado y la desaparición de la barra postorbitaria. Los huesos prefrontales, postfrontales y el foramen pineal están ausentes; en la región interparietal presentan una cresta sagital de aspecto mamíferoide; los frontales y palatinos se unen para formar un tabique mesial interorbitario, en tanto que el epipterigoides se expande incorporándose a la cavidad cerebral, que sin embargo es de pequeño tamaño con relación al cráneo. La mandíbula está compuesta casi totalmente por el dentario. De éste surge un proceso coronóide grande y un proceso articular que se dirigen a una cavidad glenoidea en el escamoso, aunque

sin contactar con ella, es decir, se mantiene la articulación reptiliana cuadrado/articular.

En cada hemimandíbula hay 2 o 3 incisivos, siendo el segundo superior caniniforme; aunque carecen de caninos, presentando un largo diastema después del último incisivo. Los dientes yugales (6 o 7) tienen varias raíces. Los molares superiores tienen 3 hileras longitudinales de cúspides arqueadas en forma de media luna. Los inferiores, con una raíz anterior y otra posterior, tienen solamente 2 hileras con 3 cúspides cada una, orientadas en sentido inverso que las superiores.

Otro taxón de los terápsidos es Ictidosauria, infraorden que ha sido hipotéticamente emparentado con los bauriamorfos. El género tipo, *Diarthrognathus*, proviene del Triásico superior de África del Sur y entre los terápsidos, este taxón es el más parecido estructuralmente a un mamífero. El carácter más particular es su articulación doble: el escamoso tiene una cavidad glenoidea donde se articula un proceso articular del dentario. Esta articulación funcional de tipo mamiferoide está muy junta a la articulación reptiliana formada por el articular (situado en la parte posterior del dentario) y el cuadrado (unido al escamoso).

En este grupo, sin embargo, la articulación ha sufrido una inversión con respecto a los reptiles, puesto que el cuadrado es cóncavo, mientras que el articular forma un cóndilo. Esta es la condición mamiferoide de este carácter, representada por la articulación entre el yunque (= cuadrado) y el martillo (articular) del oído medio. Cabe mencionar, sin embargo, que los ictidosaurios presentan una dentición menos especializada que la de los tritilodontos.

Como se puede ver, los terápsidos tuvieron su apogeo entre el Pérmico medio y el Triásico medio. En el Triásico superior y principios del Jurásico, son ya muy escasos, sobreviven los cinodontos tritilodontos como *Oligokyphus*, cuyos restos se han encontrado en África, América y Europa; y los ictidosaurios como *Diarthrognathus*, proveniente de África del Sur, que son anatómicamente los más cercanos a los mamíferos modernos.

En cuanto a los monotremas, su condición ovípara y su parcial endotermia, aparte de que su esqueleto presenta características más primitivas que las de los sinápsidos del Triásico, han reforzado la hipótesis que los relaciona con los multituberculados del Mesozoico, por tanto, una rama muy anterior a la de los mamíferos marsupiales y placentarios (Fig. 7).

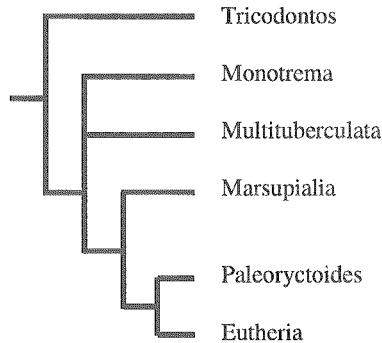


FIGURA 7. Hipótesis sobre la filogenia Therapsida (Maddison y Maddison, 1996).

Se puede resumir las tendencias evolutivas encontradas en los *Synapsida* en lo siguiente:

- La característica que da nombre al grupo proviene de la ventana en la región temporal. En las formas primitivas ésta era pequeña, situada en la parte lateral del cráneo, delimitada dorsalmente por los huesos postorbitario y escamoso y ventralmente por el escamoso y el yugal (Fig. 3A–B). En los taxones derivados, esta ventana se fue haciendo mayor y se desplazó hacia la bóveda craneal (Fig. 3C–D).
- Se observa una tendencia a la formación del paladar secundario.
- Tendencia hacia una especialización en los dientes (heterodontia): los primeros dientes en diferenciarse fueron los caninos, a partir de ellos, se diferenció una dentición pre y post-canina.
- La primitiva estructura reptiliana de los miembros, con los elementos proximales dirigidos horizontalmente con respecto al tronco, fue cambiando hacia la más eficiente posición cuadrúpeda: los huesos se alargaron y experimentaron una rotación que los puso en posición vertical y ventral con relación al tronco.

#### LITERATURA CITADA

- Berman, D. S., R. R. Reisz, J. R. Bolt y D. Scott. 1995. The cranial anatomy and relationships of the synapsid *Varanosaurus* (Eupelycosauria: Ophiacodontidae) from the early Permian of Texas and Oklahoma. *Annals of the Carnegie Museum* 64:99–133.
- Hopson, J. A. 1991. Systematics of the nonmammalian Synapsida and implications for patterns of evolution in synapsids. Pp. 635–693 *en*: H.

- P. Schultze y L. Trueb (eds.), *Origins of the higher groups of tetrapods. Controversy and Consensus*. Cornell University Press. Ithaca.
- Laurin, M. 1993. Anatomy and relationships of *Haptodus garnettensis*, a Pennsylvanian synapsid from Kansas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13:200–229.
- Laurin, M. y R. R. Reisz. 1996. The osteology and relationships of *Tetraceratops insignis*, the oldest known therapsid. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16:95–102.
- Maddison, D. R. y W. P. Maddison. 1996. The tree of life. Un proyecto de distribución por Internet sobre filogenia y biodiversidad. <http://phylogeny.arizona.edu/tree/phylogeny.html>.
- Melendez, B. 1986. *Paleontología. Tomo II: Vertebrados*. Paraninfo. Madrid. 504 pp.
- Orlov, Y. A. 1958. Primitive dinocephalians on the Isheeva fauna (Titanosuchi). *Transactions of the Paleontological Institute of the Academy of Sciences of the USSR* 72:1–113.
- Reisz, R. R. 1986. Pelycosauria. *Encyclopedia of Paleoherpertology* 17A:1–102.
- Reisz, R. R., D. S. Berman y D. Scott. 1992. The cranial anatomy and relationships of *Secodontosaurus*, an unusual mammal-like reptile (Pelycosauria: Sphenacodontidae) from the early Permian of Texas. *Zoological Journal of the Linnean Society* 104:127–184.
- Romer, A. S. y L. I. Price. 1940. Review of the Pelycosauria. *Geological Society of America, Special Papers* 28. New York.
- Rowe, T. 1988. Definition, diagnosis and origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8:241–264.
- Vickers-Rich, P. y T. H. Rich. 1995. *The Great Russian Dinosaurs Exhibition Catalogue 1993–1995. The ICI Australia Catalogue*. North Melbourne. 80 pp.

*Recibido en febrero de 1997*