

Sebastián Apesteguía - Roberto Ares

VIDA EN EVOLUCION

La Historia Natural vista desde Sudamérica

VAZQUEZ MAZZINI  EDITORES

VIDA EN EVOLUCIÓN

Sebastián Apesteguía - Roberto Ares

VIDA EN EVOLUCION

La Historia Natural vista desde Sudamérica

VAZQUEZ MAZZINI  EDITORES

Tapa: Fotografías de los autores

Contratapa: *Mundo devónico* obra del artista Federico Carden

Dirección editorial José Luis Vázquez.

Diseño Fernando Vázquez Mazzini, Cristina Zavatarelli.

Primera Edición, 2010

VAZQUEZ MAZZINI EDITORES

Tinogasta 3171 of. 1 (C1417EHN) - Ciudad Autónoma de Buenos Aires - Argentina

Tel./Fax: (54-11) 4502-7931

info@vmeditores.com.ar

www.vmeditores.com.ar

Distribuidor en Brasil: USEB

Rua Tancredo Neves 156 - Obelisco - Cep.: 96085-520 - Pelotas - RS
Fone: (53) 9983-6824 Fax: (53) 228-3682 E-mail: useb@useb.com.br
Home Page: www.useb.com.br

Distribuidor en Paraguay: Librería Books s.r.l.

Mcal. Lopez 3791 c/Dr. Morra - Asunción - Paraguay
Tel./Fax: (595-21) 603-722 / 605-128 E-mail: bookssrl@telesurf.com.py

Distribuidor en Uruguay: Distribuidora Pablo Ameneiros

Uruguayana 3223 (11800) Montevideo - Uruguay
Tel./Fax: 598-2-204-2756 E-mail: pamenei@adinet.com.uy

Distribuidor en USA: Buteo Books

Tel: 434-263-8671 - Fax: 434-26304842 - Home Page: www.buteobooks.com

Distribuidores en Europa:

England:
Subbuteo Natural History Books
(A división of CJ WildBird Foods Ltd)
Tel: 00 44 (0)870 010 9700 - Home Page: www.wildlifebook.com
España - Barcelona:
Oryx: (La botiga de l'amant de la natura)
Tel: 934185511 - Fax: 934188117 - E-mail: oryx@weboryx.com

Reservados los derechos para todos los países. Ninguna parte de esta publicación, incluido el diseño de la cubierta, puede ser reproducida, almacenada, o transmitida de ninguna forma, ni por ningún medio, sea éste electrónico, químico, mecánico, electro-óptico, grabación, fotocopia, CD ROM, Internet o cualquier otro, sin la previa autorización escrita por parte de la Editorial. Este trabajo refleja, exclusivamente, las opiniones profesionales y científicas de los autores. No es responsabilidad de la Editorial el contenido de la presente obra. Las fotografías publicadas en este libro son de exclusiva propiedad de cada uno de los fotógrafos.

Impreso en Argentina. Se terminó de imprimir el 11 de febrero de 2010, en Verlap S.A. - Provincia de Buenos Aires

© **VAZQUEZ MAZZINI EDITORES, República Argentina - 2010**

Apestequia, Sebastian

Vida en evolución : la historia natural vista desde Sudamérica / Sebastian Apestequia y Roberto Ares. - 1a ed. -

Buenos Aires : Vázquez Mazzini Editores, 2010.

384 p. ; 24x17 cm.

ISBN 978-987-9132-25-8

1. Historia Natural. I. Ares, Roberto II. Título

CDD 508

PRÓLOGO

Las variadísimas manifestaciones de la Naturaleza y su historia evolutiva han sido, y lo seguirán siendo hasta el fin de nuestra especie, motivo de especulaciones científicas y filosóficas que han ocupado gran tiempo de los ilustres hombres que desde Grecia y Arabia a la época actual nos han legado un más que enorme caudal de conocimientos y principios que caracteriza a la elite intelectual de nuestros días. Todos ellos nos expusieron lo que sabían, con coraje suficiente para exponerse a la crítica de sus semejantes, presentes o futuros. No sólo hacía falta conocimiento, sino también el coraje que caracteriza a quien pretende difundir lo que sabe por medio del papel, ese inefable vehículo del saber que atesoramos en bibliotecas públicas o privadas. Aunque el conocimiento acumulado es muy grande, el camino que falta recorrer es mucho mayor aún, especialmente en la historia natural, tan prodigiosamente fértil que incluye, además, a esa prodigiosa especie capaz de analizarse a sí misma y de averiguar sobre sus propios orígenes y, por cierto, del entorno en donde habita.

Así, Apesteguía y Ares se sumergen en los más remotos tiempos de nuestro planeta y en los primigenios compuestos de carbono para darnos su versión, nutrida por centenares de autores anteriores, de la evolución de los vertebrados, plantas, hongos, insectos, tiempos geológicos, acontecimientos tectónicos, clima, extinciones, cladismo y otros tantos complejos temas que han formado, y forman, parte del enorme enjambre de factores que han contribuido al pasado y presente de nuestro planeta.

Una destacada virtud de *H. sapiens* es la de proyectarse en la atención de los jóvenes inquietos, ávidos de conocimientos, cualidad que en particular Sebastián cumple muy eficazmente, no solo por medio de este entusiasmante libro, sino en su taller y estudio de paleovertebrados de la Fundación Azara.

La actualización de conocimientos que brinda este libro, en una secuencia ordenada y con un lenguaje didáctico, accesible, es resultado del rápido progreso de las disciplinas involucradas que en gran parte no son publicadas por medios accesibles, sino solo por publicaciones especializadas de muy escasa circulación en nuestro país.

Por ello, la síntesis de los conocimientos actuales sobre los más atractivos temas biológicos-evolutivos que han logrado reunir y sintetizar los autores son de especial valor para todo ese amplio espectro de estudiantes universitarios que solo llegan a disponer de apuntes no muy actualizados para informarse, con frecuencia muy superficialmente, de muchos temas complejos como el concepto de especie, las extinciones en masa, el surgimiento de dinosaurios y aves, y tantos otros temas ampliamente desarrollados aquí.

Por ello, este libro cumplirá una sentida necesidad en nuestro medio, estimulando vocaciones y alentando sobre la interminable riqueza temática de las ciencias geo-biológicas en continuo desarrollo actual y global, con amplia participación de nuestro país tanto por sus aportes documentales como por los estudios científicos que se desarrollan permanentemente.

Dr. José F. Bonaparte

Investigador Superior de CONICET (retirado).

El principal paleontólogo argentino en el estudio
de los vertebrados mesozoicos,

con 135 publicaciones científicas y 3 libros de divulgación.

PREFACIO

El hombre común se hace preguntas sobre la naturaleza que lo rodea, y los científicos (hombres comunes, al fin y al cabo) trabajan a tiempo completo para responderlas. Todo el conocimiento incorporado a nuestro bagaje intelectual durante los años de enseñanza ha sido alguna vez producido por algún científico, recordado u olvidado; no son verdades caídas del cielo.

En nuestro país como en el resto del mundo, se le exige al científico que dé cuenta de sus investigaciones en los ámbitos “adecuados”, congresos, revistas especializadas, etc., por lo que generalmente el resto de la población, sin duda la enorme mayoría, se queda sin conocer esas respuestas de boca de quien las genera. En los últimos años, afortunadamente, esto ha ido cambiando, y muchos científicos profesionales hoy entienden que no es posible seguir sosteniendo esta actividad si no es difundiendo los resultados de sus trabajos; no es un lujo o un pasatiempo de quien ya se ha cansado de hacer investigación “seria”, sino una obligación a un reclamo justo de quienes, con sus impuestos, garantizan la continuidad de esta maravillosa profesión. No se puede investigar sin divulgar, y así lo han entendido Sebastián y Roberto.

El natural y por momentos exagerado interés de los chicos por los dinosaurios ha llevado a algunos científicos profesionales a producir libros. Por supuesto, el interés por la evolución y la paleontología no es sólo de los más pequeños, y los divulgadores deben siempre encontrar la forma de expresar sus conocimientos en un lenguaje que esté al alcance de un público amplio y con intereses diversos. El trabajo de Sebastián y Roberto ha sabido encontrar magníficamente ese equilibrio.

Como paleontólogo, encontré en este libro a uno de esos especímenes raros, tanto como algunas de las criaturas prehistóricas mencionadas en sus páginas, en donde se conjuga hábilmente erudición y amenidad; disfruté mucho leerlo, y seguramente vos lector, también lo harás, tengas la edad que tengas.

El hecho de reunir en un solo libro las últimas teorías sobre la evolución biológica y geológica (las grandes respuestas de Darwin), y la descripción completa de las mayores transformaciones evolutivas del planeta (nuestro aporte como paleontólogos y continuadores de la obra del autor de *El Origen de las Especies*), con ejemplos tomados en su mayoría de nuestra región, hace que este libro sea imprescindible.

Dr. Leonardo Salgado

Investigador Independiente de CONICET.

Paleontólogo argentino especializado en el estudio de los dinosaurios saurópodos.

Autor de numerosos artículos científicos e interesado en epistemología e historia de la ciencia.

PALABRAS PRELIMINARES

Las ideas se asemejan a las bolillas de una lotería. Giran y giran, junto con muchas otras, alrededor de las actividades de cada día, sin detenerse demasiado, hasta que un buen día, por un hecho fortuito, se ponen en foco y surgen al exterior.

Vida en Evolución nació como proyecto editorial en el año 2007 cuando José Luis Vázquez (de Vázquez Mazzini Editores) comentara un libro sobre la evolución de la vida escrito (como casi siempre) en el norte de nuestro planeta. En ese instante, una idea que daba vueltas desde hace décadas en el cerebro de uno de los autores (R. A.), ya casi condenada a no ver la luz jamás, se metamorfoseó convirtiéndose en un desafío (algo así como “ella o yo” o “a mí no me vas a ganar”).

Luego llegó la interacción con el otro autor (S. A.) quien comenzó a volcar en las páginas un caudal de novedades científicas, un ordenamiento del conocimiento biológico y una actualización de los temas más controvertidos de las ciencias naturales. Su condición de paleontólogo potenció la visión temporal y la obra comenzó a crecer en volumen, equiparando el nuevo aporte al trabajo inicial. Por ello decidimos que aunque un nombre debe ir primero que el otro, eso solo refleja el orden alfabético, no la importancia de la contribución.

Desde la metamorfosis hasta que el libro emergió de su crisálida transcurrieron más de dos años de empecinado desafío conjunto de los editores y los autores. Durante ese lapso se cumplieron los 200 años del nacimiento de Darwin y de la publicación de la Filosofía Zoológica de Lamarck, y los 150 años de la publicación del Origen de las Especies, obra fundadora de la moderna Teoría de la Evolución. Estos acontecimientos tuvieron también incidencia en el libro.

Vida en Evolución tiene como objetivo el relato de lo que hoy conocemos sobre la evolución de la vida en la Tierra (la Historia Natural). Normalmente, este tipo de textos son escritos en Europa o Norteamérica, y en ellos los ejemplos del sur, si los hay, son apenas notas de color. Creemos que una visión sudamericana de los sucesos que han ocurrido a nivel global es fundamental para integrar el conocimiento de la ciencia en general con los aportes logrados desde nuestra posición (cambiante) en el planeta. Sudamérica no siempre fue el sur de América, no siempre tuvo esta forma o estas costas o la cadena de los Andes. Sus rocas guardan recuerdos de muchas peripecias hermosas y traumáticas.

La geología y paleontología son las herramientas que utilizamos para interpretar esos recuerdos, pero no son suficientes, se necesitan todas las ramas de la biología para comprender cómo funcionan las cosas. Los genes, las interacciones dentro de las poblaciones y también pinceladas de etología que nos permitan comparar la conducta de los animales actuales con los datos muy fragmentados de los seres del pasado.

Vida en Evolución es un relato en movimiento. Como en un film, el relato se puede observar como una sucesión de fotografías. En general, los capítulos constan de dos partes. En la primera se trabaja con las fotografías (los protagonistas de la historia) y en la segunda se narra el movimiento que une a los protagonistas (“la evolución en acción”).

Cuando fue posible se enfatizó en los protagonistas “sudamericanos”, pero como no todo ocurrió por nuestros lares, y como una gran parte del conocimiento de las ciencias naturales proviene de países con mayores recursos para esos estudios, hubo que recurrir a actores de otros lugares del planeta para completar la historia.

De ese modo, llegamos a las cuatro palabras claves plasmadas en el título de este libro: Vida (pero no aislada, ya que las rocas son el sustrato de la vida, las páginas del libro del tiempo); Evolución (porque es el marco indispensable para interpretar las características de la vida); Historia Natural (que es el concepto general que describe

a las formas de la vida) y Sudamérica (que es el cristal de nuestra lupa, nuestro punto de observación, la pupila de la iguana de la tapa).

Uno de los escollos con que tropezamos en *Vida en Evolución* y que arrastramos a lo largo de todo el relato es la escala de tiempo. El tiempo es una dimensión, para medirlo se utilizan calendarios, relojes y átomos con núcleos que al desintegrarse permiten dataciones exactas. También métodos relativos, que toman como referencia eventos geológicos, extinciones o restos fósiles de algún organismo particular que sirven de guía.

Con todo desenfado hablamos de millones de años como quien habla de lo ocurrido ayer o la semana pasada. Nadie puede imaginar un millón de años. Ni siquiera los científicos. Tal vez quienes manejan millones de pesos pueden comparar lo que puedan hacer con un peso o lo que pueden hacer con un millón de ellos. Pero para la mayoría, esta unidad de medida está lejos de la escala humana, donde los años se cuentan por decenas o a lo sumo centenas, o por miles cuando hablamos de historia antigua. Por ello fue tan difícil reconocer la antigüedad del planeta.

Sin embargo las preguntas comenzaron a acumularse ¿Pudieron los grandes procesos geológicos desarrollarse en pocos milenios? ¿Pudieron formarse mares, elevarse montañas y cordilleras, para luego erosionarse hasta casi desaparecer? Hoy, la evidencia aportada por las rocas del fondo del mar, la radiactividad, la tectónica, los meteoritos y la evolución coinciden en que nuestro planeta tiene varios miles de millones de años.

A lo largo de todo el libro, donde abusamos descaradamente de los millones de años, utilizamos la sigla Ma (millones de años) para referirnos a ellos. Esto nos permite decirlo sin que nos mareen los ceros (Es más accesible mostrar 250 Ma que 250.000.000 de años).

Para ayudarnos, pensemos que cada generación humana comprende unos 20 años: supongamos que pudiéramos conocer en vida a nuestros abuelos, padres, hijos y nietos, con lo cual reuniríamos a cinco generaciones en unos 100 años. Suena mucho, ¿no? Bueno, necesitamos 10.000 de esos ciclos de 100 años para llegar a un millón de años, unas 50.000 generaciones humanas. Hace todo ese tiempo que los humanos salimos de África y nos dispersamos por el mundo; 65 veces ese tiempo ocurrió la extinción de los dinosaurios (65 Ma). Por otro lado, las rocas más antiguas conocidas, procedentes de Australia, tienen unos 4.300 Ma y las extraterrestres (de meteoritos), unos 4.600 Ma. La antigüedad del Universo se calcula en 13.400 Ma.

En este esquema, si se compara la duración total de nuestro planeta, unos 4.600 millones de años, con las 24 horas del día, la existencia de la humanidad apenas abarcaría los últimos 15 segundos, y los egipcios habrían construido sus pirámides hace un segundo. Aunque la nomenclatura parece estar resuelta para referirse a estos tiempos tan largos, interpretar qué es 1 Ma será un problema insoluble para nuestras mentes.

El otro problema al que nos enfrentamos es el de la terminología. ¿Cómo hablar de evolución sin recurrir a palabras importantes e impronunciables como la sistemática filogenética, la tectónica de placas, la acción de los genes Hox o las maravillosas formas de taxones como los diplocáulidos, los elpistostegalios o los disorofoides? A pesar de la insistencia del editor en reducir los nombres o explicarlos en cada aparición, en muchos casos ha sido inevitable incluirlos.

Escribir un libro de divulgación científica, o “de alcance” como preferimos llamarlo los autores, es un reto para quienes estamos acostumbrados a manejarnos con una terminología científica. Pero por otro lado, que este tipo de libros los realicen quienes ya recorrieron el camino de explicar algunos de los conceptos difíciles aquí involucrados, ayuda a que los mismos sean vertidos con menos errores.

Cuando leemos un libro de literatura nos parece algo intemporal, que no cambiará con los años, pues la literatura no tiene fecha de vencimiento en el envase. Sin embargo las publicaciones científicas, y también las de alcance –*Vida en Evolución* lo es– se van desactualizando lentamente y su período de vida tiene un límite. En algunas disciplinas (pensemos en tecnología, por ejemplo) la desactualización es muy rápida, mientras en otras (como las ciencias básicas, física o química) el tiempo de validez es mayor.

¿Qué validez temporal tendrá la información contenida en este libro? Seguramente muchos conocimientos se irán modificando lentamente (por ejemplo, los apartados denominados “La evolución en acción”), pero los protagonistas, en cambio, cambiarán mas rápido. Cambiarán la clasificación, los nombres, y nuevos protagonistas y descubrimientos exigirán un lugar destacado en la vitrina. Por ello sugerimos no dar excesiva importancia a los protagonistas, sino mas bien a los conceptos, que seguramente serán mas duraderos, en este mundo dinámico donde el aprendizaje y el conocimiento también lo son.

Es necesario reconocer que los autores no se sienten satisfechos con todo lo planteado en *Vida en Evolución*. Muchos actores importantes quedaron sin espacio y muchas preguntas sin respuesta, y lo que es peor aún, muchas preguntas ni siquiera pudieron ser formuladas.

Tal vez sea interesante proponerle al lector que no deje de preguntarse al leer: “¿Cómo habrá evolucionado...?” o “¿Cuál será el origen de ...?” y llene los puntos suspensivos con los casos que más le atraigan. Sin duda encontrará todo un mundo de temas para pensar. Pero cuidado, porque aunque todos los caminos del pensamiento son posibles, no todas las rutas son de fácil tránsito. Por ejemplo, coloque la palabra “amor” en ambas preguntas y se encontrará con innumerables prejuicios y feroces cancerberos que impiden recorrer algunos de los caminos necesarios para responderlas.

Cierta vez Sally Dietrich (coautora del libro *Birds of the Pampa* de esta editorial) comentó que al llevar su libro a su tierra natal, un pequeño pueblo de Colorado (EEUU), provocó la sorpresa de sus paisanos ante la “descarada” visión evolucionista (y no creacionista) en el estudio de las aves de dicho libro.

En otra ocasión, en una entrevista radial con motivo del descubrimiento de un nuevo dinosaurio, el periodista Marcelo Zlotogwiazda preguntó a uno de los autores (S. A.): “¿Y como cierra Dios con todo esto? Asumo que no sos creyente, ¿no?”

Pues bien, nosotros describimos objetos existentes en la naturaleza, acciones y hechos que esos objetos nos muestran, y finalmente esbozamos una interpretación sobre cómo se pudo llegar a ese resultado sin la participación de ningún agente sobrenatural. Así es la ciencia, y por ello, es falible, podemos estar equivocados. El mismo método científico hace que todos sus postulados sean solamente propuestas que intentan explicar el funcionamiento de la naturaleza. Por ello, una hipótesis, y aún algo más grande y generalizador como una teoría, pueden caer bajo el peso de una nueva evidencia. Esta es la base subyacente del pensamiento científico.

El paleontólogo argentino Florentino Ameghino dijo: “Cambiaré de opinión tantas veces y tan a menudo como adquiera conocimientos nuevos; el día que me aperciba que mi cerebro ha dejado de ser apto para los cambios, dejaré de trabajar. Compadezco de todo corazón a los que después de haber adquirido y expresado una opinión, no pueden abandonarla más”. O lo dicho por el paleontólogo norteamericano H. F. Osborn en 1910 como primeras palabras de un trabajo sobre la descripción de la mano de los dinosaurios saurópodos: “Todo lo que dije hasta ahora...estaba mal...”. Esta es la actitud más difícil de incorporar para un científico, y tal vez la más valiosa.

Rápidamente en algunos casos, más lentamente en otros, el pensamiento de los científicos cambiará de caballo en medio del río y tomará un nuevo rumbo. Porque nadie tiene la verdad, “somos apenas mortales, falibles, perdidos en apenas un grano de polvo en el espacio” según el poeta y matemático iraní Omar Khayyam (1048-1131).

Pues bien, este libro no fija posición sobre ninguna creencia religiosa. Relata la Historia Natural haciendo uso de evidencias que no aluden a ningún control inteligente. Por ello, si el lector posee firmes creencias religiosas podrá optar por ver la mano de su deidad en cada una de las maravillas de este mundo. Sin embargo, muchas de las visiones religiosas pueden entrar en conflicto con la evidencia. Nuestro planeta es dinámico, ahora mismo, mientras lees esto, las especies se originan, se transforman y se extinguen. Es inevitable, no podemos detener la extinción normal de las especies, porque es un proceso natural. Solo DEBEMOS reducir las que causamos nosotros. A la vez, los continentes se mueven bajo tus pies y desaparecen bajo los de otros, levantando unas montañas y destruyendo otras. Todo esto sobre un planeta que va a morir. No mañana, pero sí algún día, devorado por la dinámica del Sol. Para ese entonces, hace mucho se habrá extinguido en la Tierra la vida. Tal vez hayamos colonizado para entonces otro planeta y sigamos existiendo modificados por la deriva génica. Aunque en realidad perdimos tanto tiempo y dinero en guerras que ya no hay tiempo para invertirlo en la colonización espacial. El futuro nos alcanza y no hay promesas de eternidad en la naturaleza. Todo es dinámico y se transforma. Como dijo Heráclito: “Todo fluye, nada permanece”, o mejor aún, como dijera Schopenhauer: “El cambio es la única cosa inmutable”.

Sebastián Apesteguía

Investigador Adjunto CEBBAD (CONICET)

Fundación de Historia Natural ‘Félix de Azara’ - Univ. Maimónides

Roberto Ares

ares.roberto@gmail.com

AGRADECIMIENTOS

A José Luis Vázquez, Fernando Vázquez Mazzini, Cristina Zavatarelli de Vázquez Mazzini Editores, por el intenso trabajo desarrollado para arribar a estos resultados. Esto va mucho más allá de obtener una obra más para publicar. Va en el sincero esfuerzo porque pueda ser útil y correcta a muchos niveles, muchísimo más allá de que sea atractiva para ser comprada.

A José Bonaparte y a Leonardo Salgado por ofrecerse generosamente a escribir elogiosos prólogos para esta obra que, provenientes de personas como ellos, que han dado siempre mucha importancia a las actividades de alcance, honran la presente obra.

A Cecilia Díminich, Ignacio Soto, Pablo Gallina y Federico Gianechini, por haber leído y corregido distintas partes de la misma, aportando generosamente sus conocimientos y perspectivas.

A Mariano Magnussen por proveer las fabulosas huellas de los megaterios de Pehuen Có, hoy desaparecidas.

A Alejandro Laspiur por maravillosas fotos.

A Jorge A. González por permitirnos reproducir alguna de sus ilustraciones.

A Gabriel Lio, Giovanni Ríos Cordero, Adrián Giacchino, Damián Chandler, Andrea Paola Mora, Galo Soler Illia, y Juan Manuel Cruses por ayudarnos a conceptualizar la tapa.

A la gente de Cerro Policía, en especial El Manzano, por haber colaborado en la investigación que redundó en la información que aquí se vuelca.

A Carlos Muñoz, porque esa investigación se logra también con su ayuda.

A la gente de El Oso, Canal Encuentro y Canal 7, porque apuestan a la difusión de las ciencias.

En este libro se han usado fotografías de los autores tomadas en diferentes museos. En cada caso hemos querido dejar constancia de ello mediante la sigla que lo identifica.

Se ha publicado también una obra del artista Federico Carden denominada "Mundo Devónico", 90 x 150 cm en la técnica acrílico sobre tela y expuesta en el Museo de La Plata.

Índice

Prólogo	5
Prefacio	7
Palabras preliminares	9
Agradecimientos	13
Parte 1. Las herramientas para comprender el cambio	19
1. La fuerza de la selección natural y de las extinciones en masa	21
1. Especies que se transforman	21
1.1. Antes de Darwin	21
<i>Pasado vs. presente, dos puntos de partida para la interpretación</i>	22
1.2. El aporte de Darwin	26
1.3. Después de Darwin	27
2. El arbusto de la vida	31
2.1. Las especies	31
2.2. Hacer y leer un cladograma	34
<i>Caos y fractalidad en la Naturaleza</i>	35
<i>Problemas con el Cladograma</i>	39
Anexo: La evolución en acción	41
Las extinciones en masa	41
<i>Mas acá de Lamarck y la deriva continental</i>	49
2. Los continentes en danza	51
1. EPPUR SI MUOVE,	51
2. La tectónica de placas	56
3. Lo pasado, medido	63
1. La medición del tiempo	63
2. El Reloj Molecular	66
<i>El método de Carbono-14</i>	67
<i>Eras y períodos geológicos</i>	70
Parte 2. Planeta vida	73
4. La larga etapa de evolución unicelular	75
1. El Big Bang y la vida	75
1.1. El origen del universo y la Tierra	75
1.2. El origen de la vida.	78
2. El avance de la vida	80
2.1. Los procariotas: Arqueas y bacterias	80
2.2. La explosión vital	82
3. La evolución en acción	85
3.1. El origen del sexo	86
3.2 El impacto de los predadores y el origen de los animales	87
Anexo: La evolución en acción	89
Gaia y el paleoclima	89

5. Los reinos inmóviles: hongos y plantas	93
1. El oculto mundo de las plantas	93
1.1. El verdín del borde y el origen de las plantas	96
<i>Gigantes del Carbonífero</i>	98
1.2. Por una semilla.	104
<i>El "arbusto de la vida" y las plantas con flor</i>	105
1.3. Las plantas con flor	107
2. La evolución en acción	110
2.1. Hojas, transpiración y endotermia	110
2.2. La reproducción asistida.	113
2.3. La coevolución con los animales	114
6. El origen de la diversidad animal	119
1. Un impulso explosivo hace 600 Ma.	119
2. Revolución animal	121
<i>Ediacarontes</i>	124
<i>La corta y maravillosa vida de Burgess Shale</i>	127
<i>Los Trilobites</i>	130
7. Los insectos y otros animales articulados	133
1. A paso de hormiga	133
1.1. El origen de los insectos	134
1.2. Diversificación de los insectos	135
<i>Las arañas y sus telas (origen y diversidad)</i>	139
2. La evolución en acción	141
2.1. El origen de las alas y el vuelo	141
2.2. La termorregulación	145
2.3. La metamorfosis	146
<i>Insectos en ámbar</i>	147
Anexo: La evolución en acción	149
La evolución de la vida social. Las hormigas.	149
<i>Según la Teoría de Juegos es mejor ser amables, indulgentes y recíprocos</i>	152
8. Los primeros vertebrados en el agua	153
1. Todos los peces en 100 Ma	153
1.1. Vertebrados sin mandíbulas	153
1.2. Los Placodermos	156
1.3. Peces cartilagosos y óseos	157
2. La evolución en acción	160
2.1. El origen del cuerpo pisciforme	161
2.2. Sentidos y agregación.	165
<i>Dos reliquias de la evolución</i>	167
<i>El origen y la evolución de la conducta</i>	170
2.3. Un hermoso mundo en colores	173
Parte 3. Mayoría de edad para los Tetrápodos	175
9. Pisando firme: los tetrápodos en tierra	177
1. Como pez fuera del agua	177
1.1. Primeras bocanadas de aire: Los peces pulmonados	177
1.2. La vida al borde del agua. Los tetrapodomorfos	182
1.3. Desorientado como laberintodonte fuera de su charca	184

2. La evolución en acción	191
<i>La historia de los anfibios en el sur de América</i>	193
2.2. Una nueva estructura del cuerpo	197
10. El impulso inicial y arrollador de los amniotas	205
1. Antracosaurios, los hijos del carbón	206
2. Diadectomorfos, porque la comida es lo importante	207
3. Seymouriamorfos, los hermanitos no reconocidos	207
4. Amniotas	208
5. El origen de los amniotas	210
5.1. El huevo amniota	210
5.2. La postura y la locomoción	213
5.3. Evolución del corazón y los pulmones	215
5.4. El oído	216
6. Aire de familia: ancestros de mamíferos	217
7. Cabezas compactas: Los primeros reptiles	222
<i>Los dados vuelven a rodar (250-220 Ma)</i>	223
8. El suceso de los diápsidos	227
Anexo: La evolución en acción	233
Origen y Diversidad de los reptiles modernos: tortugas, lagartos, cocodrilos y aves	233
11. Reptiles del mesozoico en el mar y el aire	243
1. Reptiles en el mar	243
1.1. Los ictiosaurios	244
1.2. Los plesiosaurios	249
1.3. Mosasaurios	252
2. En el aire los Pterosaurios	253
2.1. Origen y evolución	254
2.3. Alimentación y reproducción	259
12. Tierra de dinosaurios	265
1. Dinosaurios sudamericanos	265
<i>La probabilidad de los dinosaurios</i>	270
2. La evolución en acción	272
2.1. Gigantismo con muchos problemas.	272
2.2. ¿Eran de sangre caliente?	278
<i>Marcas en el terreno</i>	281
2.3. El estilo de vida	287
2.4. La extinción de los dinosaurios	291
Anexo: La evolución en acción	293
Conducta reproductiva y cuidado parental.	293
Parte I: La reproducción de los dinosaurios.	293
13. Las aves inventan la belleza	299
1. Origen y evolución	299
1.2. La dispersión de las aves	304
<i>Los Fororracos</i>	306
<i>Argentavis, la magnífica</i>	310
2. La evolución en acción	312
2.1. El origen de las plumas y el vuelo	312
2.2. ¿Cómo llegar cerca de los límites?	315

2.3. La evolución de las migraciones	321
Anexo: La evolución en acción	324
Conducta reproductiva y cuidado parental	324
Parte II: La complejidad reproductiva de las aves	324
14. Una segunda oportunidad para los mamíferos	331
1. Dos olas de diversificación	331
1.1. La primera oportunidad.	331
1.2. La segunda oportunidad	335
<i>Los mamíferos pampeanos</i>	337
2. La evolución en acción	351
2.1. Todo un menú de características	351
2.2. La reproducción y crianza.	352
2.3. La evolución del cerebro	354
2.4. El sentido de ecolocalización	355
Anexo: La evolución en acción	358
Un pequeño paso para la Humanidad	358
Epílogo	373
¿Por qué usted y yo somos diferentes?	373
¿Qué ocasiona las diferencias?	374
¿Cómo funciona la evolución?	374
El Origen y fin de las especies	375
Evolución HOY	376
¿Qué es, en definitiva, la evolución?	377
Bibliografía	379

Parte 1

Las herramientas para comprender el cambio

La selección natural y las extinciones en masa

La deriva continental y la tectónica de placas

La medición y segmentación del pasado

El concepto de la transformación de una especie en otra fue esbozado por muchos autores pero sus detalles sólo fueron planteados, bien explicados y profusamente ejemplificados por Charles Darwin. Los conceptos introducidos por Darwin revolucionaron la visión sobre la Historia Natural, pero fueron posibles gracias a los conocimientos acumulados por siglos y enriquecidos con posterioridad. La Selección Natural es el más conocido de los conceptos, pero es solo uno de ellos. Las discusiones acerca de las especies, la genética comparada y la clasificación mediante relaciones de sangre o parentesco graficadas en cladogramas permitieron avanzar sobre el conocimiento del arbusto de la vida. Las extinciones en masa son otra fuerza de cambio relevante que afecta en muy poco tiempo a un número importante de especies y crea nuevos hábitats que serán ocupados por otras especies durante la explosión de diversidad que comúnmente sigue a las extinciones.

1

La fuerza de la selección natural y de las extinciones en masa

1. Especies que se transforman

1.1. Antes de Darwin

El laureado historiador Daniel Boorstin denomina a un capítulo de uno de sus libros "La Invención de las Especies". ¿Qué es una especie? la respuesta no es definitiva aún y si no podemos responder a una pregunta tan elemental, ¿cómo podemos pretender reconstruir la evolución de las especies?. Justamente, lo apasionante de esta aventura son las dificultades.

El camino que se sigue para conocer la historia de la vida es lento, con frecuentes retrocesos (a diferencia de la naturaleza que no retrocede jamás), lleno de zonas de sombra y plagado de suposiciones que tal vez puedan confirmarse en el futuro. A pesar de todo esto, las dudas y alternativas le ponen un sabor especial a este relato.

Para clasificar a los grupos de seres vivos, debieron crearse umbrales que muchas veces son arbitrarios. ¿Cuántas son las especies? ¿En cuántos órdenes o familias se las puede agrupar? ¿A qué familia pertenece una especie en particular? O mejor aún: ¿Porqué una familia no es una superfamilia o un orden? Estas preguntas pueden tener diferentes respuestas hoy, diez años atrás o dentro de diez años.

Sin embargo, a pesar de las marchas y contramarchas, el conocimiento científico ha experimentado un avance sustancial, hace 400 o 500 años la situación era más incierta, y en el futuro se podrá decir lo mismo de nuestro conocimiento.

Un nuevo descubrimiento suele llenar un hueco y poner en evidencia otros ocultos. Muchas veces un descubrimiento genera más preguntas que las que responde.

Aristóteles (384-322 AC) describió unas 500 especies animales, agrupándolas en las de sangre roja, que él llamó enaima, y el "resto", que para él no tenían sangre, a los que llamó anaima. A los animales "con sangre" los dividió, según su forma de reproducción, en vivíparos y ovíparos; al resto los separó según su estructura (por ejemplo, caparazón blando o duro). Aristóteles usó el concepto inicial de género (*genus* familia) y de especie (*eidós* forma).

La moderna idea de especie se debe al naturalista inglés John Ray (1627-1705) considerado el padre de la Botánica. Fue uno de los primeros en interesarse por las plantas como entidades vivientes en lugar de hacerlo por sus propiedades medicinales. Clasificó 18.000 plantas aunque con una nomenclatura muy complicada.

¡Orden en la sala! Los intentos de dar un ordenamiento escrito al mundo natural datan, al menos, de los sumerios. Por ejemplo, el rey Samsuiluba (1912-1901 AC), clasificó a los animales en "peces y otros acuáticos", "articulados", "serpientes", "pájaros" y "cuadrúpedos" e hizo una lista de 30 tipos de peces. También agrupó a los vegetales. Los egipcios tenían también un detallado conocimiento de los seres con los que convivían a poca distancia de sus casas (Fig. 1.0).

Los autores de los antiguos herbarios y bestiarios, que describían plantas y animales, ordenaban a los seres vivos en forma alfabética. Esto se modificaba cuando se traducían de un idioma a otro, o cuando se renombraban algunas especies.

Hasta el siglo XVII, las obras sobre animales reunían tanto a los conocidos como a los míticos, lo que dificultaba determinar límites a sus grupos. Konrad von Gessner (1516-1565) en su enciclopedia *Historia Animalium* de

Pasado vs. presente, dos puntos de partida para la interpretación

En una campaña paleontológica al norte patagónico en 2002, uno de los integrantes de la expedición, el célebre geólogo Renato Rodolfo “Tito” Andreis, debido a un malestar temporal, se desorientó y se extravió. Atravesó los dos kilómetros de estepa hacia el campamento pero equivocó la dirección y siguió de largo.

Lo buscamos con antorchas toda la noche por quebradas y roquedales sin que el geólogo apareciera. Al anochecer del día siguiente, un día de búsqueda en que colaboró la policía, dos paisanos se acercaron a nuestro fogón entre las rocas. –“¿A ustedes se les perdió alguno?”– me preguntó el paisano después de un par de mates y de hablar del tiempo, del calor. Ante mi respuesta afirmativa, “Lencho” Terduño, el paisano de marras, me contó que habían hallado el rastro de un zapato raro y grande (un borceguí) cruzando el alambrado a varios kilómetros de allí, en dirección al pueblo.

Quedamos en encontrarnos a la mañana siguiente para seguir el rastro, huella a huella, hasta dar con su productor. A la vez, la policía buscaría en sentido inverso, partiendo desde el pueblo hacia el campamento, sin seguir huellas.

Mientras seguíamos huella a huella sobre la moto de Marcelo Salinas, los baquianos, Lencho y Miguel cortaban el rastro a caballo avanzando cada tanto un centenar de metros, haciendo “saltos interpretativos”.

En cierta forma, nosotros, siguiendo las huellas que él había dejado un día antes, actuábamos como los paleontólogos, tratando de interpretar la historia a partir de unas pocas marcas del pasado. Los policías, partiendo desde el destino, actuaban como los biólogos actualistas, interpretando el pasado desde el presente.

Hacia el mediodía, la policía halló a Tito bajo unos matorrales de jarilla, deshidratado pero bien, media hora después lo alcanzábamos nosotros. Mientras lo acostaban en la camilla de la ambulancia para trasladarlo a la “Salita” del pueblo de Cerro Policía, Tito me chistó y me entregó sonriendo una bolsa con un puñado de rocas, muestras geológicas que había colectado y acarreado por la estepa durante dos días sin agua ni comida.

Al observar el cuentakilómetros de la moto comprobé cuánto había caminado Tito: 50 kilómetros.

Muy distinto, hubiera sido seguir sus huellas en la arena pisoteada de Mar del Plata y con la marea creciendo. Se hubiera asemejado más al trabajo de un paleontólogo. Allí, al no poder seguir una sucesión lineal de huellas, deberíamos tratar de identificarlas, de diferenciarlas de las demás por sus características salientes, aunque en muchos casos solo se tratara de variaciones sutiles con respecto a las demás.

4500 páginas en cuatro volúmenes, incluyó seres vivientes y fantásticos con sus nombres en siete idiomas.

Ray, que creía en la existencia de las especies, introdujo la clasificación por “observación directa” de plantas y animales, sostenía que la clasificación debía hacerse agrupando a las especies por su anatomía, reproducción y fisiología respiratoria y cardíaca. Separó taxonómicamente (simultáneamente al italiano Malpighi) murciélagos de aves, y plantas monocotiledóneas de dicotiledóneas. Es recién en ese momento que se adopta la palabra especie, que deriva del latín *specere*, mirar. Para Ray, una especie era “el conjunto de individuos que mediante la reproducción originan a otros individuos similares a sí mismos” y la cantidad de especies era la misma desde la *Creación*, ya que un creador omnipotente no podría haber hecho seres que fueran a extinguirse.

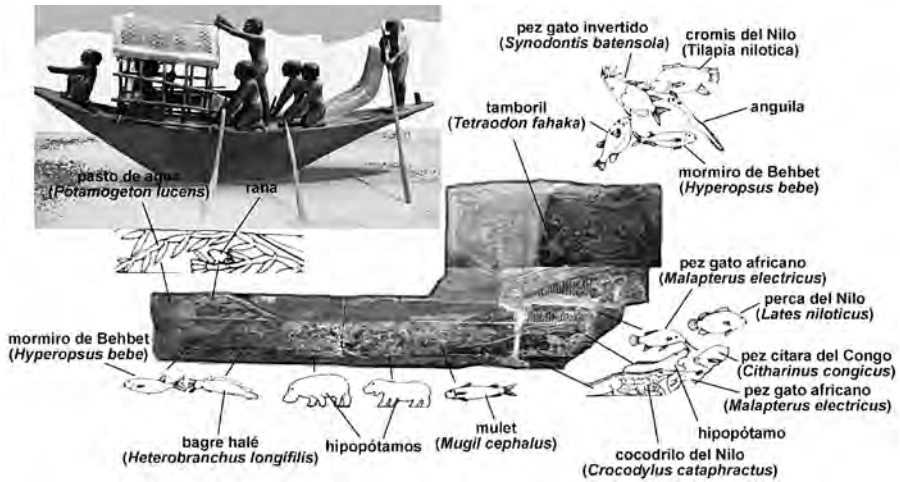
A diferencia de Ray, que observó por sí mismo las especies de Europa durante la segunda mitad del

siglo XVII, el naturalista sueco Carl von Linné, en español Carlos Lineo (1707-1778), envió emisarios a todo el mundo a mediados del siglo XVIII. A partir de entonces la asistencia de un naturalista y un pintor en los barcos de exploración se hizo habitual.

Charles Darwin (1809-1882) se convirtió en naturalista de a bordo a los 22 años de edad, al embarcarse en 1831 en el H.M.S. Beagle, al mando del capitán Fitz Roy, en el que realizó un viaje que duró cinco años.

Tanto para Ray como para Lineo, las “especies” eran una muestra de la sabiduría del creador. Para Ray, eran inmutables y no variaban entre generaciones y Lineo afirmaba “...ahora podemos contar tantas especies como se crearon al principio de los tiempos.”

Pero Lineo fue más lejos que Ray y extendió el concepto de especie a todos los seres vivientes, incluyendo al hombre en su clasificación. Haciéndose eco de la obra *Enrique IV* de William Shakespeare (“Homo es el nombre



1.0 Fresco egipcio de las dinastías V a VI, aproximadamente 2300 años AC. Describe una escena de pesca en la que se aprecia el conocimiento que tenían los egipcios de los seres que habitaban el Nilo. Están representados cocodrilos, hipopótamos, una rana, un tipo de planta acuática y muchas especies de peces. Museo del Louvre.

común de todos los hombres”), Lineo denominó *Homo* al género del hombre y definió cinco variedades de *Homo*: salvaje, europeo, americano, asiático y africano.

El naturalista prusiano Hermann Burmeister (1807-1892), primer director del Museo de Ciencias Naturales de Buenos Aires, consideraba, como gran parte de sus contemporáneos, que existía una escala evolutiva direccional entre las distintas variedades humanas o subespecies geográficas, antes conocidas como razas.

Esto queda manifiesto en el último capítulo de su monumental obra “Historia de la Creación” donde muestra un ascenso gradual desde la “raza” negra hasta la blanca. Hoy sabemos que el color original de la piel humana es oscura, por lo que no existe una “raza negra”, identificable por su color. Al ser el color original, hay docenas de variedades humanas de piel oscura, no una. Es por ello que existen mas diferencias genéticas entre dos individuos cualquiera de piel oscura que entre uno de ellos y un dinamarqués o un chino.

Los grupos que salieron de África presentaban cambios en muchas de sus características, incluido el color de la piel. Dieron origen mediante aislamientos parciales a numerosas subespecies geográficas, muchas de ellas con colores mas claros de piel.

Si bien es evidente que existen variedades humanas más emparentadas entre sí que otras, ninguna puede ser considerada como más primitiva o avanzada, ya que el arbusto de la vida no tiene direcciones.

La clave de la clasificación de Lineo fue la sexualidad, que era evidente en los animales pero algo oculta

en las plantas. Para hacerla evidente tomó los estambres y pistilos de las flores como referencia, y utilizó la cantidad y el ordenamiento de los estambres para agrupar las plantas en 24 clases y las clases en órdenes (Fig. 1.1).

Antes de Lineo, los nombres científicos servían para designar y describir, por lo que resultaban extensos y al ser modificados para hacerlos mas precisos, se hacían mas extensos aun.

Lineo además estandarizó el modo de nombrar con dos palabras (nomenclatura binomial) a los seres vivos, sirviéndose de dos términos: el género (que se escribe con mayúscula inicial) y el epíteto específico (escrito con minúscula inicial), ambos en general de origen latino, o latinizado. El modo binomial es en gran parte intuitivo, ya que incorpora un nombre general y lo asocia a otro más específico que marca la diferencia. Por ejemplo en quechua, el idioma de los incas, el modo de llamar al quebracho es *taku*, y así como el quebracho blanco es *yuraj taku*, el negro es *yana taku*.

Lineo, en una tarea que le demandó sólo un año, utilizando su forma binomial, bautizó a las 5.900 especies de plantas que tenía en su lista. Más tarde hizo lo mismo con los animales. Fue una operación trascendente, que dio un nombre único e inmodificable a todos los seres vivientes conocidos. En poco tiempo esta metodología fue aceptada por la comunidad científica y sobrevive después de 250 años. Sin embargo, la tendencia actual, aunque respeta el ordenamiento jerárquico de Linneo, descarta las categorías. Es decir, existirá la familia Felidae, pero no se la considerará “familia” sino sim-

plemente, los Felidae, un grupo natural ligado por lazos de sangre.

Lineo publicó en 1735 su obra *Systema Naturae*, en la que incluyó 9000 especies entre plantas y animales. En esa lista se encontraba poco más del 1% del total de especies de aves conocidas hoy día. Menos de un siglo después, en 1845, la cantidad de especies de aves descritas había subido al 50% del total actual. Hoy se supone clasificado un gran porcentaje de las especies existentes de aves, que asciende a unas 9800. Se supone que nos encontramos cerca de la totalidad porque el incremento anual que se observa es insignificante.

En cambio, en otros grupos como el de los insectos, la cantidad descrita es una fracción muy pequeña frente a la existente, que se incrementa cada año.

Mutatis mutandis

Darwin no fue el primero en sugerir que el mundo natural era dinámico. El jonio Anaximandro de Mileto (610-547 AC), opinaba en su obra *Peri physeos* (acerca de la Naturaleza) que la vida se inició en el fango (origen material) y que el hombre era producto del cambio de otros seres.

También Empédocles de Agragas (483-424 AC) sostenía que los animales de sangre caliente se habían originado en tierra firme y se hicieron acuáticos "para refrigerarse". Aristóteles niega esta idea porque los mamíferos marinos no tienen patas, sino aletas. A la vez, Empédocles sostenía que distintas partes corporales se unían al azar por atracción, generando a veces monstruos inviables (como un esbozo de Selección Natural) y a veces cuerpos viables, capaces de sobrevivir y reproducirse (adaptación).

Tal vez uno de los más sorprendentes precursores del transformismo sea Al Jahiz (776-869), naturalista originario de Basora pero que trabajaba en Bagdad para Al Mamún. Él consideraba en su Libro de los Animales (Kitab al-Hayawan) que los animales luchaban por la supervivencia, se transformaban a causa del ambiente, un deseo innato y la ley divina, y esos cambios eran luego heredados. Un cuadrúpedo original (al-miskh) habría originado a todos los cánidos, por ejemplo.

Tanto John Ray como Robert Hooke (1635-1703) consideraban a la transformación de las especies como una posibilidad. Hooke se preguntaba: "Si la naturaleza no hace nada en vano, entonces, ¿donde están los amonites hoy?".

El francés Benoit De Maillet (1656-1738), publicaba en 1748 que la Tierra se hidrató y desecó varias veces y que los hombres habían sido, en su origen, peces, admitiendo así una transformación. De modo semejante, el filósofo y matemático francés Pierre Louis Moreau de

Maupertuis (1698-1759) consideraba que la heterogeneidad de la naturaleza no respondía a un diseño, que la vida había surgido por la combinación azarosa de materia inerte, moléculas o gérmenes que, por mutaciones fortuitas se multiplicaron, sobreviviendo solo las más eficientes.

Uno de los más famosos naturalistas franceses, George-Louis Leclerc, conde de Buffon (1707-1788), director del Jardín du Roi, veía a las especies como conjuntos de seres vivos que se cruzan y dan descendencia fértil. Aunque se considera que Buffon era fijista, sí admitía que las especies podían variar por las presiones del ambiente y consideraba que la biota había tenido una distribución distinta en el pasado de acuerdo a climas distintos y a una conformación continental diferente.

Buffon consideraba que todos los seres serían degeneraciones del ideal humano y que la clasificación debía respetar grupos naturales en complejidad creciente, sin saltos. Esta cadena, que llega hasta el hombre, la admitía también el naturalista, filósofo y gramático francés Jean-Baptiste Robinet (1735-1820).

Un caso más atípico, pero ya cruzando a las islas británicas, es el del juez escocés James Burnett o Lord Monboddo (1714-1799), en cuyo libro *The Origin and Progress of Language* supone que la humanidad tuvo originalmente cola y luego la perdió. Su coterráneo Erasme Darwin (1731-1802), abuelo de Charles, veía a la transformación de las especies como una posibilidad aceptable pues los animales cambian como respuesta al medio, su prole hereda esos cambios y las especies tenían vínculos históricos entre ellas.

El naturalista francés Jean-Baptiste P. A. de Monet, caballero de Lamarck (1744-1829) se apartó de la idea que las especies eran inmutables desde la creación e introdujo la teoría de la herencia de los caracteres adquiridos. Según él, el concepto de especie reunía al conjunto de generaciones que se sucedían mientras el animal se adaptaba al entorno. La especie se propagaba a lo largo de las generaciones y llevaba los cambios acumulados.

Lamarck señalaba que las especies podían cambiar (acumulaban los caracteres de generaciones pasadas). Proponía que el ambiente modelaba cambios por uso y desuso de órganos estableciendo una relación entre la estructura, la función y el ambiente. Sin embargo, sus aportes más importantes son, sin duda, el sostener que las especies cambian y un concepto adicional, el de las sucesiones de faunas, que encadena a distintas especies con distintas épocas.

El nefrólogo escocés William Charles Wells (1757-1815), sostuvo que los humanos se habían transformado

por la acción selectiva de la naturaleza. Aunque dio poca difusión a sus ideas, Darwin lo reconoció en la 4ª edición de "El Origen". Asimismo, Karl Friedrich Kiemeyer (1765-1844), maestro de Cuvier, había sido un precursor del evolucionismo.

Otro naturalista francés, Etienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844), en línea con las ideas del naturalista dramaturgo y poeta Johann Wolfgang von Goethe, expuso la existencia de un plan general en los seres vivos por el cual no se crean nuevos órganos ya que todos derivan de otro semejante, son *homólogos*, y se mantienen en una posición equivalente. Es decir, hay una equivalencia entre los huesos del ala de un murciélago y los de la mano humana.

Si bien carecía de datos para sostener su postura sobre la formación de los órganos en el embrión, aportó uno de los conceptos evolutivos más importantes: "*las aves no tienen alas para volar, sino que vuelan porque tienen alas*".

El naturalista francés Georges L. C. F. Dagobert, barón de Cuvier (1769-1832), introdujo el estudio de la anatomía comparada y la paleontología. Fue el primero en clasificar a los animales según su anatomía o morfología.

Trabajando para Napoleón en Egipto comprobó que los ibis que poblaban el valle del Nilo eran idénticos a los que aparecían en los jeroglíficos de las tumbas egipcias de tres mil años de antigüedad. Es decir que desde los albores de la civilización egipcia hasta ese momento, no se habían producido cambios en esa ave.

Incluyendo esas observaciones, Cuvier publica (*Ossements fossiles* de 1812) en el que sostiene la hipótesis de que la Tierra es muy antigua, basándose en que los restos de animales hallados en las distintas capas geológicas del valle de París tenían más diferencias entre sí y con las especies actuales cuanto más profundas eran las capas geológicas. ¿Cómo podía explicarse la presencia de especies distintas a las actuales? ¿Podría Dios haberse arrepentido de su primera creación?

Cuvier propuso que en el pasado habían existido grandes cataclismos destructores (extinciones masivas) y creaciones sucesivas que aportaban nuevas especies. Pero para que esto fuera posible, el mundo debía ser realmente muy antiguo, lo que estaba en conflicto con la antigüedad estimada para la historia de la Creación, que rondaba los 6000 años.

El naturalista escocés Patrick Matthew (1790-1874) propuso un concepto comparable a la Selección Natural 30 años antes que Darwin, basado en la Selección artificial, pues veía que los individuos menos óptimos mueren por causas naturales sin reproducirse. Catastrofista periódico como Cuvier, suponía que las grandes extin-

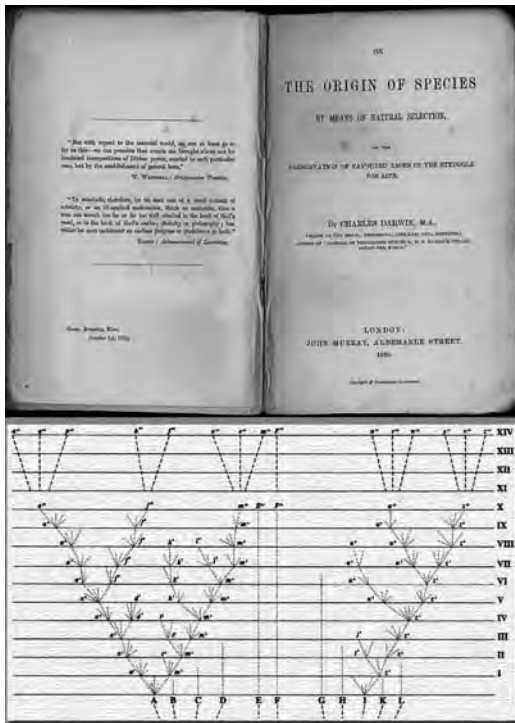


1.1 Una pieza del herbario del Museo de la Universidad de Buenos Aires en la Facultad de Farmacia y Bioquímica. Este herbario guarda las principales colecciones de vegetales de la Argentina.

ciones (no creía en la extinción de fondo) impulsaban el cambio al dejar el campo libre para las nuevas ramificaciones de la vida. En las etapas entre catástrofes, la selección estabilizaría a las especies sin alterarlas.

Tan temprano como 1818, el médico inglés William Wells conjeturaba sobre selección y evolución humana, lo que sería reconocido luego por Charles Darwin.

En 1844, el ensayista inglés Robert Chambers, publicaba *Vestiges of the Natural History of Creation*, proponiendo que las especies evolucionan "hacia" formas "superiores" a lo largo del tiempo, dirigidas por supuesto por la "intervención divina". Si bien fue un libro



1.2. La tapa original del Origen de las Especies de 1859. Abajo, el único gráfico que colocó C. Darwin corresponde al arbusto de la vida.

muy popular, fue considerado herético, y el autor debió mantener en secreto su identidad hasta su muerte.

1.2. El aporte de Darwin

A pesar de que cuando fueron presentadas, los críticos opinaron que del aporte "lo nuevo era erróneo y lo correcto era viejo", las obras simultáneas de Charles Darwin y Alfred Wallace cambiaron sustancialmente el panorama. Wallace llegó a la idea de Selección Natural postulando que el aumento de la población de una especie debería ser geométrico —según el *Principio de las poblaciones* de 1798 del economista Thomas Malthus— sin embargo observó que en la naturaleza el número de individuos de una especie se mantenía relativamente estable. Intuyó entonces que las pérdidas anuales de individuos se producían sobre los más indefensos. Darwin llegó a la misma conclusión luego de décadas de estudios y recopilación de datos. ¿Por qué Darwin produjo una revolución sin precedentes en la biología?

Según Ernst Mayr, son cinco los grandes conceptos que introduce Darwin (en "*On the origin of species by means of natural selection*" (24 de Noviembre de

1859, edición de 1000 ejemplares que se agota en el día (Fig. 1.2)) y que arrojaron luz sobre el concepto de especie, su clasificación y su evolución. Se trata de conceptos, no de leyes al estilo de la física.

Una diferencia entre el legado de Darwin y el de Newton es que los conceptos de Darwin no permiten hacer predicciones exactas como las leyes físicas y químicas. La biología evolucionista solo da explicaciones retrospectivas, pero no puede hacer predicciones exactas.

1- El primero de los cinco conceptos es el del transformismo o Evolución. El mundo es dinámico y los organismos se transforman con el tiempo. Si bien no fue Darwin el primero en tener esto en cuenta, fue quien lo sustentó razonablemente por vez primera.

Las condiciones de la naturaleza para modelar la evolución son variadas y sus tiempos también, por lo que algunas actúan durante largos períodos (existen insectos que no han variado sustancialmente su aspecto en millones de años), mientras otras lo hacen en cortos períodos (como las explosiones de diversidad luego de una extinción en masa).

2- El segundo concepto es el de Ascendencia Común. Es un proceso por el cual las especies se ramifican dando origen a un "arbusto de la vida" que muestra que cualquier especie desciende de otra más antigua, según concluyera de sus observaciones de fósiles pampeanos cuyos parientes vivían hoy en las pampas argentinas. Existe una "comunidad de descendencia". Este fue el primero de los conceptos de Darwin en ser aceptado, con una excepción: la ascendencia común de los seres humanos. El intolerable estigma de que "el hombre desciende del mono" resultaba inaceptable para la sociedad de entonces y por ello Darwin fue ridiculizado por décadas. Hoy se sabe que el hombre y los simios son hermanos y que descienden de un ancestro común desconocido, pero más semejante a un simio actual que a un humano.

3- El tercero es el de Gradualismo. La evolución procede en forma gradual y no a saltos. Acumula pequeños cambios paso a paso. Esta apreciación fue puesta en duda aun por los principales sostenedores de Darwin. Hoy el gradualismo, una contribución que Darwin adaptó a la biología a partir del actualismo geológico de Lyell, es materia de discusión.

4- El cuarto se refiere a la Multiplicación de las Especies. Procura explicar la enorme diversidad de especies que se producen mediante la acumulación de diferencias y el aislamiento reproductivo. Se puede asociar a la distribución de especies en distintos hábitats, los endemismos (especies que se las encuentra en un único lugar), etcétera.

5- El quinto es la Selección Natural que define a la supervivencia —siguiendo al economista Thomas Malthus— como el resultado de una intensa competencia para proveerse de alimentos. Quienes superaron la ferocidad de la selección transmitirán a la siguiente generación las características que les permitieron sobrevivir. La siguiente generación estará mejor adaptada a su ambiente. Esta última, tal vez la más importante contribución de Darwin, tardó mucho tiempo en ser aceptada.

Se pueden identificar dos vertientes: la selección basada en la lucha por la supervivencia (mal conocida como: “la supervivencia del más apto”) y la selección sexual (la hembra selecciona al macho con mejores caracteres sexuales secundarios para reproducirse).

La selección por supervivencia requiere de la existencia de variaciones dentro de la población, y una poda de ese árbol mediante la pérdida de miembros del grupo. La idea de selección natural basada en la supervivencia implica el aprovechamiento de la oportunidad y actúa sobre el individuo, no sobre grupos. Aunque sobre este punto existen objeciones.

La selección sexual, en cambio, actúa por el aumento en el éxito reproductivo en competencia con otros individuos de la misma especie.

En la primera instancia se trata de la supervivencia básica y en la segunda de quienes presentan caracteres más efectivos de atracción sexual y pueden lograr mayor descendencia.

En la Selección Sexual las hembras tienen un papel primordial y existe una “carrera de armamentos” entre los sexos que lleva a una alta especificidad en los requisitos para la reproducción. El sistema reproductivo favorece el control absoluto de la hembra en organismos tan diversos como aves y angiospermas. Adicionalmente, existen distintas estrategias reproductivas que evitan una cópula no deseada.

1.3. Después de Darwin

Son numerosos los aportes e interpretaciones que se introdujeron luego de la obra de Darwin. Pero aun así, es admirable la perdurabilidad y robustez de aquellas ideas. Esto se debe a que Darwin utilizó el método científico conocido como inductivo. Es decir, que luego de acumular una gran cantidad de datos, propuso una hipótesis explicativa cuya vigencia pone en evidencia su valor. Sin embargo, Darwin no disponía de los elementos para poder comprender el funcionamiento de su propuesta a nivel celular y molecular.

Tras Darwin, mucho se discute. El escritor inglés Robert Chambers (1802-1871) sostiene que la evolución es apoyada por la estadística, el progresismo en fósiles, la generación espontánea, las diferencias sutiles entre

padres e hijos y las modificaciones en la gestación por la luz y el oxígeno. El médico y paleontólogo Hugh Falconer (1808-1865), reconoce grandes periodos de estasis evolutiva entre mamíferos fósiles. El minerólogo y biólogo estadounidense James Dwight Dana (1813-1895), describe la “cefalización” en su “*Evolución de la materia viva en una dirección definida*”. El ingeniero y paleontólogo franco-belga Louis Antoine Marie Joseph Dollo (1857-1931), propone la Ley de la irreversibilidad de la evolución, por la que un organismo es incapaz de retroceder a un estado previo evolutivo ya alcanzado por sus ancestros.

El geólogo y paleontólogo Alexander Keyserling (1815-1891) sostiene que la evolución orgánica ocurriría a partir de moléculas especiales que se dispersaran al modo de las epidemias (1853) y propone mecanismos evolutivos por transferencia de genes.

En 1822, Etienne Geoffroy en *Anatomical Philosophy* discute las similitudes entre estructuras esqueléticas como alas de murciélagos, manos y garras, que apoyan las teorías transformistas. El médico y geólogo evolucionista Joseph Le Conte (1823-1901), apoya junto con James Hall (1851) las políticas sociales evolucionistas que proponían la mejora selectiva de la humanidad (Eugenésia). También sostiene que existe una evolución de la materia viva en una dirección definida: “Era Psicozoica”. El paleontólogo ruso Vladimir Onufrievich Kovalevsky (1843-1883), esposo de la matemática Sophia Kovalevsky y amigo de T. H. Huxley, realiza una clasificación evolutiva de los caballos.

En el sur, el paleontólogo italo-argentino Florentino Ameghino (1853-1911), introductor del darwinismo en Argentina, sienta las bases de la paleontología de vertebrados con sus veinticuatro obras de 700 a 800 páginas. Una de ellas es *Filogenia, principios de clasificación transformista basados sobre leyes naturales y proporciones matemáticas*. Trabaja también en la evolución del lenguaje y del hombre.

Por otro lado, paleontólogos como el estadounidense Edward Drinker Cope (1840-1897), consideraban solo algunos postulados de la teoría de Darwin, pues insistían en la acción directa del ambiente sobre la estructura orgánica y apoyaban los procesos de aclimatación evolutiva.

No todos abrazaron el transformismo. El geólogo suizo Jean Louis Rodolphe Agassiz (1807-1873), que trabajaba en contacto con Humboldt y Cuvier, publica en 1856 *Essay on Classification* proponiendo múltiples (50 a 80) extinciones y creaciones y contradiciendo tanto la evolución como al arca de Noé pues existían cambios sólo en las direcciones preconcebidas por Dios. Otros famosos creacionistas (que creían en la vida como creación divina e inmutable) fueron Owen y Burmeister. El anatomista inglés Richard Owen (1804-1892) no creía

en una complejidad creciente (progresión discontinua). Reconoció a los Dinosauria como grandes reptiles extintos terrestres y de sangre caliente, que probaban la degeneración de los reptiles modernos. Defiende, sin embargo, la teoría vertebral del cráneo y una anatomía comparada basada en la homología y analogía de órganos. Por otro lado, el naturalista suizo-alemán Hermann K. Burmeister, se quien hablamos en la página 23, publica su famoso "Historia de la Creación".

La genética

Un aporte contemporáneo a Darwin que requirió muchas décadas para ser adoptado, fue la teoría del monje Gregor Mendel (1822-1884) de la herencia genética. Mendel, nacido en la actual República Checa, trabajó con plantas y abejas y describió en 1866, cómo se propaga la información genética entre generaciones, mediante lo que llamó partículas hereditarias. El redescubrimiento de su trabajo, fue realizado por el botánico holandés Hugo Marie de Vries (1848-1935), junto a Carl Correns y Erich von Tschermak hacia principios del siglo XX y valorado en su totalidad a mediados del siglo pasado, cuando Mayr asoció la teoría de la herencia de Mendel a la selección natural de Darwin.

De Vries publica "Pangénesis intracelular" (1889) sobre la hibridación de plantas y plantea que los mismos genes (que él llamó *pangenes*) determinarían caracteres equivalentes en especies emparentadas pero distintas. De Vries da los primeros pasos hacia una explicación de la evolución biológica centrada en la mutación. Luego, otros la mejorarían al estudiar el comportamiento genético de las poblaciones, la evolución por selección y la deriva génica.

Un aporte sustancial a la parte genética de la teoría evolutiva se produjo cuando en la segunda mitad del siglo XX se descubrió la estructura química de la molécula de ADN y se identificaron las secuencias de genes en los animales, incluido el ser humano.

El aporte de la genética está conmocionando nuestro conocimiento del "arbusto de la vida". Es una herramienta poderosísima y controvertida, de la cual se espera mucho en el futuro.

Altruismo y egoísmo

Según Darwin, la Selección Natural actúa sobre los individuos mediante el éxito reproductivo.

Wynne-Edwards (1906-1997) propuso la idea de "selección de grupo", indicando que la selección natural puede actuar sobre grupos enteros y no sólo sobre individuos. Ese punto de vista también cuestionado, es parte de los conceptos que han logrado abrir nuevas líneas de pensamiento mostrando que falta mucho para

comprender los alcances de la Selección Natural a nivel de gen, de individuo y de comunidad.

Otro concepto cuestionado es el de la Sociobiología, propuesto por Edward Wilson en 1975. En ese marco, se propusieron dos teorías que tratan de aclarar situaciones no directamente explicables por la Selección Natural: la existencia de "grupos altruistas" (William Hamilton en 1964) y los "genes egoístas" (Richard Dawkins en 1976). Obviamente, el uso de los términos altruista y egoísta no conlleva exactamente el significado que a estas palabras se les da habitualmente. El altruismo en los grupos o el supuesto egoísmo de los genes no es más que el resultado de mecanismos de optimización de la perpetuación mediante la descendencia.

La Sociobiología y sus hipótesis asociadas establecen analogías entre la vida social de los insectos y la sociedad humana. La teoría de los "grupos altruistas" explica el éxito de comunidades como las de las hormigas, donde los individuos se sacrifican por el bien de la comunidad cuidando de las hijas de la hormiga reina en lugar de tratar de reproducirse. Sugerimos leer el apartado respecto de la evolución de la sociabilidad de las hormigas (capítulo 7).

La teoría del "gen egoísta", en cambio, señala que el individuo es solo el "envase" donde se transportan los genes y ellos están en el centro de la evolución, forzando la aparición de mecanismos de comportamiento que resulten en la transmisión de sí mismos, aunque sea en parte, a la generación siguiente.

Gradualismo vs. saltacionismo (o puntualismo)

La teoría de los Equilibrios Puntuados contradice en parte al gradualismo de Darwin. Fue introducido por Stephen Jay Gould y Niles Eldredge mediante la observación del registro fósil. Según los equilibrios puntuados, existen largos períodos de estabilidad (llamados "de *estasis*") y cortos períodos de cambios abruptos. En el registro fósil se observa que la mayoría de las especies aparecen y desaparecen sin mayores cambios. La aparición "repentina" de una especie nueva y distinta se produce en un período de tiempo muy corto en términos geológicos, aunque muy largo en términos de generaciones (por ejemplo, 1.000 generaciones humanas son nada más que 20.000 años), apenas un instante en una escala en la que todo se mide en millones de años.

En definitiva, la evolución "gradual" y la "saltacionista" son dos extremos con un amplio rango en medio. Según los equilibrios puntuados, los eventos que causan diversidad genética, como las mutaciones y los errores de copia del genoma se acumulan por largo tiempo hasta que se desencadena el cambio (Fig. 1.3).

La especiación sería un cambio relativamente rápido que se produce cuando una parte de la población se aparta, por razones diversas, de la población estable y mayoritaria.

La evolución progresista

En la Naturaleza no existe el progreso o la inevitabilidad, pues la evolución no muestra una dirección coherente.

Pueden existir a lo largo del tiempo, presiones de la Selección Natural en algunos linajes. Por ejemplo, imaginemos que en un ambiente y época determinados se produce un descenso de la temperatura media anual y los inviernos se tornan cada vez más crudos, como ocurrió en la Edad de Hielo. Dentro de una población de elefantes, se van a seleccionar positivamente (es decir, van a sobrevivir y a dejar descendencia) aquellos individuos cuyos genes los han llevado a tener mayor tamaño y más vello, esto no significa que en ese grupo no continúen naciendo también de otro tipo. Cuando pase ese período y la temperatura aumente, los organismos especializados en vivir en ambientes fríos restringirán su distribución a las áreas que conserven aquellas condiciones y hasta probablemente terminen extinguiéndose, como ocurrió con los mamuts.

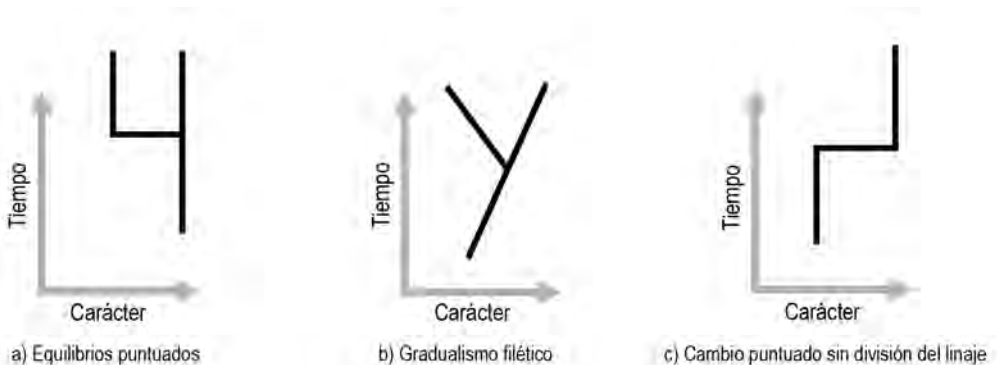
Existe una noción general que muestra que el camino de la evolución lleva a un incremento del tamaño, de la complejidad y de la diversidad. Sin embargo, a lo largo de la historia de la vida, muchos organismos unicelulares continuaron evolucionando fieles a su patrón, mientras que otros, se organizaron y agruparon en conjuntos de células. Entre estos últimos, algunos organismos pluricelulares aumentaron la cantidad y la especialización de sus células en determinadas funciones, aumentando su complejidad.

Existen dos propuestas para explicar los grandes cambios en los organismos que evolucionan, una es la pasiva (aleatoria) y la otra es la activa (no-aleatoria). La propuesta pasiva observa que la vida se diferencia sin una orientación determinada y el resultado es una diversidad en todas las direcciones, a partir de la cual la selección natural se encarga permanentemente de podar las ramas, ya que el ambiente está en cambio continuo. En ella la vida no tiene un plan a largo plazo, cambia a una velocidad muy lenta, casi imperceptible. Desde este punto de vista, la vida es derrochadora y ciega. Indiferente a un concepto de justicia, crea todo lo que será eliminado.

Las nuevas especies no son sino errores de copia de las anteriores. El concepto recuerda vagamente al de los ideales de Platón, para quien había un individuo ideal para cada cosa o especie, el "tipo", del que todos somos copias cada vez mas defectuosas. En realidad, esta explicación tiene bastante sentido hoy, en que sabemos que las copias genéticas tienen tantos errores.

La propuesta activa, no aleatoria, supone un progresismo y señala que pueden existir ventajas en la complejidad creciente. Por ejemplo, el aumento de tamaño tendría ventajas por el incremento del cerebro, la longevidad, la facilidad para evadir predadores, etc. Estas ventajas motorizarían a la evolución de la vida "hacia" un sentido determinado. De todos modos, para ambos modelos existe una imposibilidad: la dirección es irreversible.

El concepto de irreversibilidad es posterior a Darwin, pero coherente con sus ideas. Indica que no puede volverse atrás en la evolución. Sin embargo, pueden existir casos engañosos. Por ejemplo, si hay un gen que inhibe el desarrollo de las patas en un reptil ápodo (como una serpiente) al mutar o desaparecer ese gen las patas se



1.3. Esquemas mostrando las diferencias en los modos de origen de nuevas especies en relación al carácter (cambio morfológico) y el tiempo. Se muestra el modelo de aparición repentina y estasis (a), la diferenciación por cambio continuo y progresivo (b) y la modificación profunda sin diferenciación del linaje (c).

desarrollarían nuevamente. Además, aunque no exista una regresión real a etapas anteriores sí hay alteraciones, que causan aceleraciones o desaceleraciones en el tiempo de desarrollo de un organismo (heterocronías). Esto hace que un ajolote mejicano nunca llegue a ser totalmente adulto, aunque pueda reproducirse.

La Paleogénesis

Un concepto de gran utilidad cuando se desea conocer los caminos que ha utilizado la evolución es la Ley Biogenética (Fig. 1.4). Dice que el desarrollo embrionario reproduce ciertas estructuras de los embriones de sus antepasados.

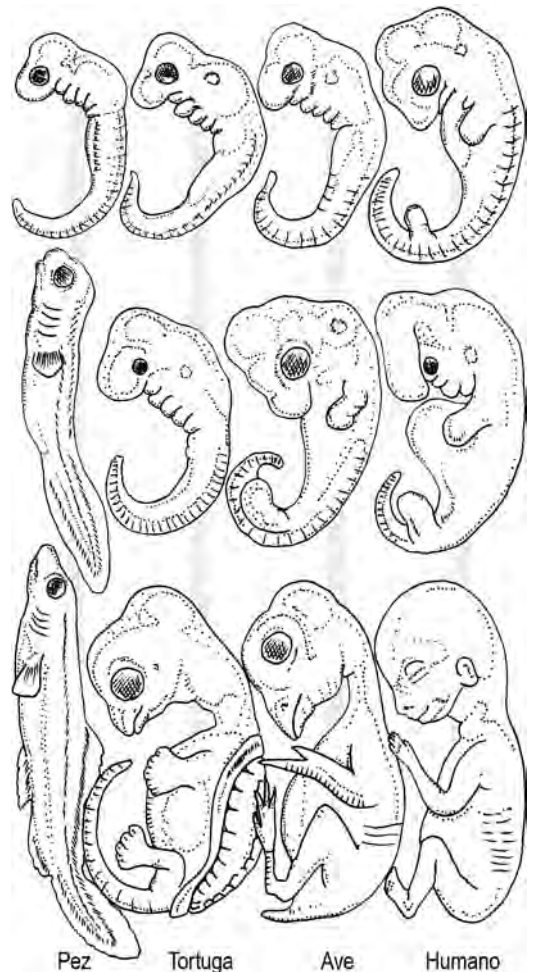
Por la Ley Biogenética Fundamental de Haeckel, sabemos que las características de los ancestros se conservan en los cambios de forma de cada individuo que se desarrolla.

Según este concepto existen *homologías* (partes o estructuras que tienen un origen común pero pueden usarse para distintas funciones) en diferentes especies. Por ejemplo, el ala del ave y la pata anterior del caballo han evolucionado a partir de los brazos de los primeros tetrápodos, pero el uso es claramente diferente. Las hormonas del sistema endócrino son otro ejemplo, tienen un origen en común pero aplicaciones diferentes en distintos linajes animales. Las zonas glandulares que secretan esas hormonas no son otra cosa que las antiguas cavidades donde se alojaban las branquias o bolsillos branquiales de nuestros ancestros acuáticos, que degeneraron y adquirieron nuevas funciones.

Una forma de hacer este concepto evidente es decir que "la ontogenia recapitula la filogenia". En palabras más simples, el "desarrollo del individuo" (que es la ontogenia) en el embrión recapitula el "desarrollo evolutivo" (que es la filogenia) de la especie. Algunos han llamado a esto, paleogénesis. Por ello es que se observa en algunas especies el fenómeno de vestigios de órganos, hoy inútiles, que quedaron de desarrollos anteriores.

La naturaleza no es consciente pero una vez que un método tiene éxito, su misma utilidad hace que se mantenga. De allí la uniformidad de los estadios embrionarios. Mientras más tempranos los embriones de distintas especies animales, más se asemejan entre sí.

También resulta de utilidad para conocer los cambios evolutivos entre especies, el concepto de transformación cartesiana, propuesto en 1917 por D'Arcy Thompson (1860-1948), que señala que la tasa de crecimiento del cuerpo puede describirse si se dibuja sobre un par de ejes cartesianos. Algunas partes crecen más rápidamente que otras mediante diferencias de desarrollo (alometrías) positivas o negativas pudiendo ser graficadas como curvaturas en los ejes (Fig. 1.5).



1.4. La "ley biogenética" dice que el desarrollo del embrión recapitula el desarrollo evolutivo de la especie. Se muestran tres etapas en el desarrollo de cuatro vertebrados.

Relaciones peligrosas

Normalmente las fuerzas que impulsan a la evolución son la competencia entre miembros de la misma especie y la relación predador-presa. En ocasiones el cambio responde a una estrecha asociación de formas de vida. Lynn Margulis (n. 1938) ha reivindicado el valor de la simbiosis en la evolución.

Mediante la simbiosis, un tipo de célula puede realizar una absorción genética parcial de otro organismo, lo que queda en evidencia en la evolución de las células eucariotas. La Teoría Endosimbionte Seriada propone que los eucariotas podrían considerarse como resultado de la simbiosis entre un organismo unicelular (semejante a

las arqueas) que alojó a otros unicelulares, uno poseedor de un flagelo y otro capaz de procesar el oxígeno, como las mitocondrias. En los eucariotas que luego formaron los vegetales, además de mitocondrias, las absorbidas fueron los precursores de los cloroplastos que permiten la fotosíntesis. Este no es un concepto menor. Indica que cada una de las células de nuestro cuerpo es, en realidad, resultado de la fusión de los cuerpos y el ADN de varias especies distintas, lo que asesta un fuerte golpe a nuestro concepto de lo que es un individuo. Peor aún, tanto los eucariotas como las arqueas y bacterias habrían obtenido su ADN por interacción con antiguos ADN-virus.

James Lovelock y Margulis han propuesto además el concepto de *Gaia*, una controvertida teoría que propone que la vida regula las variables físicas de la biosfera. Ellos sostienen que la Tierra es como un organismo viviente y nosotros vivimos en simbiosis con ella. Por ello, si la dañamos, nos autodestruimos. De todos modos, la alegoría no es exacta, ya que la biosfera en su conjunto recicla sus desechos, cosa que ningún organismo viviente está en capacidad de hacer (ver capítulo 4).

2. El arbusto de la vida

¿Qué es la vida?

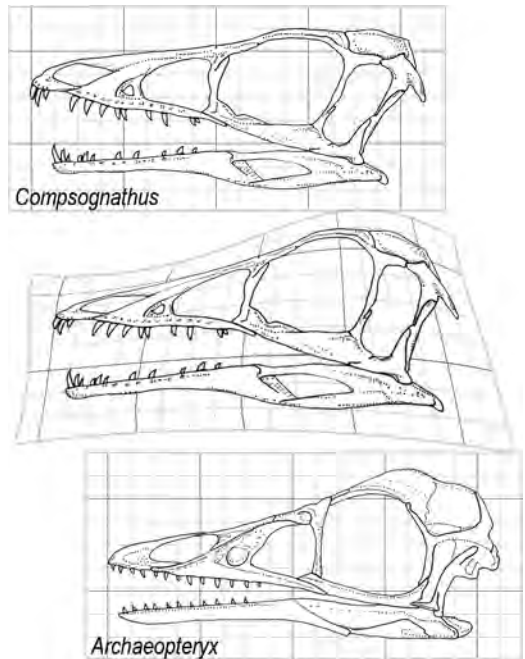
En el capítulo 4 discutiremos mejor este concepto. Una definición actualizada diría que la vida supone una estructura molecular que, sin intervención externa, sea capaz de intercambiar materiales y energía con el medio a lo largo de un tiempo mediante un equilibrio dinámico (homeostasis) termodinámicamente estable y minimizando la tendencia al desorden (entropía) del sistema. Se encuentra compartimentada en sistemas discretos que llamamos organismos. Los seres vivos u organismos integran varios sistemas mediante los cuales aprovechan ahorrativamente un recurso y eliminan un desecho.

Los organismos, a su vez, se hallan autocompartimentados en celdillas o células, multiplicables por división de otras precedentes. Además, son capaces de transferir una información hereditaria codificada para repetir sus sistemas logrando la autoperpetuación. Los errores en la transferencia de esa información producen diversidad y la selección diferencial de esos errores, evolución.

2.1. Las especies

¿Qué es una especie? ¿Existen?

El reconocimiento de una entidad definida e inter fértil que hoy conocemos como especie fue reconocido



1.5. El concepto de transformación cartesiana aplicado sobre el cráneo de *Compsognathus* (arriba y en el medio) y *Archaeopteryx*. El desarrollo diferencial de partes del cráneo es un indicador de que caracteres tuvieron un mayor desarrollo en la evolución de este grupo (más cerebro y menos mandíbula).

tempranamente. Aristóteles reconocía entidades que comparten propiedades (esenciales o accidentales).

Sin embargo, aunque el reconocimiento de las especies como entidades sería adoptado por los naturalistas, no todos pensaban que realmente existían en la naturaleza. Para algunos, llamados nominalistas, eran solo agrupamientos artificiales para quienes lo que conocemos como especie eran solo discontinuidades dentro de conjuntos de individuos generalmente asociados por su distribución geográfica. Los organismos se diferenciaban unos de otros de un modo continuo y su agrupamiento era un concepto artificial.

Entre los nominalistas se destacaron los grandes naturalistas franceses, tanto Buffon como Lamarck. Por otro lado, quienes pensaban originalmente que las especies eran reales, como Cuvier, lo hacían influenciados por la idea de que eran creaciones divinas y, por ende, únicas e individualizables.

La concepción no religiosa de que las especies podían ser entidades reales tomó fuerza a principios del siglo XX, con el concepto genético de que una

especie respondía a un genotipo reconocible, o el ecológico, para el que una especie era una población natural separada permanentemente de otra por diversas discontinuidades.

Hacia 1930 se empezaron a utilizar tres criterios bien diferenciados para identificar a las especies: la ascendencia común (se debe poder rastrear la ascendencia hasta un ancestro común); ser el grupo más pequeño distinguible y pertenecer a una comunidad reproductora (lo que excluye a los miembros de otras especies).

Estos criterios dieron lugar al Concepto Biológico de Especie, propuesto por Ernst Mayr y definido como: "una comunidad reproductora de poblaciones (aisladas de otras desde el punto de vista reproductivo) que ocupa un nicho específico en la naturaleza (tienen propiedades ecológicas en común)". En este caso no interesan los caracteres específicos del organismo, sino las propiedades reproductoras de la población.

Esta definición es criticada porque no toma en cuenta que una especie ocupa un espacio (tiene un rango geográfico) y un tiempo (tiene una duración limitada). Esto es un problema para determinar los límites entre especies. Una población aislada en la periferia del ecosistema es potencialmente una nueva especie.

¿Cuándo una especie actual se separó de su antecesora? Un fósil con 10 Ma (millones de años) de antigüedad, ¿podría ser parte de la misma especie que un ejemplar actual? ¿cómo saber si entre ellos podrían haber sido interfértiles, es decir, que pudieran haber tenido descendencia? Por otro lado, los organismos que se reproducen en forma asexual, ¿son especies? y, ¿qué ocurre con los híbridos?

En 1976, Van Valen propuso un Concepto Ecológico asociado a un importante trasfondo evolutivo. Definió a las especies como "un linaje que evoluciona independientemente de otros de otras áreas y que ocupa una zona adaptativa diferente". Wiley (1978) propone entonces el Concepto Evolutivo de especie, donde una especie se define como "un único linaje de poblaciones ancestro-descendiente que mantiene su identidad frente a otros linajes y que posee su propia tendencia evolutiva". Es decir una línea individual en el denso arbusto de la vida.

Como se puede ver, más importante que la respuesta a la pregunta ¿Qué es una especie?, es comprender las limitaciones de cada definición al centrarse en aspectos de difícil comprobación (el espacio donde viven y el tiempo en las diferentes etapas de la evolución de la especie). Pero, una vez reconocida esta dificultad es necesario avanzar sobre la organización de las especies.

La clasificación de las especies

Una de las actividades más importantes para el conocimiento científico es la clasificación, es decir, la agrupación utilizando características comunes.

El naturalista árabe Al Jahiz, realizó una clasificación y agrupación por similitudes y una subdivisión hasta una unidad equivalente a la especie.

Konrad von Gessner estableció las bases del concepto de género y especie utilizando en sus caracterizaciones de vegetales atributos provenientes de las flores y las semillas.

Antes de Darwin se consideraba a las especies como inmutables, con características fijas que eran la esencia del grupo. Estas características estaban generalmente ligadas a la forma y al color, eran "morfológicas".

Por ello, el concepto morfológico de especie definía un "ejemplar tipo" u holotipo, adecuadamente descrito, nombrado, comparado, ilustrado, publicado, y depositado en un museo o repositorio apto para representar la morfología ideal de la especie, un concepto que aun utilizamos (Fig. 1.6).

Las limitaciones de definir una especie a partir de un ejemplar tipo, son evidentes. Se llama *holotipo* al ejemplar seleccionado por el autor entre la población coleccionada, como miembro más representativo de la especie. Si existe un fuerte dimorfismo sexual se selecciona un *alotipo* del otro sexo. El resto de individuos que quedan en la serie típica se denominan *paratipos*. Si el autor no ha discriminado un holotipo y alotipo, todos los individuos se llaman *sintipos*. Si una comisión u otro autor seleccionan otro tipo, se denomina *lectotipo*. Si un elemento de la colección se destruye, debe ser reemplazado por otro, que se llama *neotipo*.

En nuestros días el avance de la genética puede ayudar en la definición de una especie sumando la información brindada por el genoma. En un proceso de colaboración internacional se esta formando un vasto banco de ADN, con ejemplares que se seleccionan a tal efecto.

Los sistemas de clasificación de los seres vivos son importantes debido a que como existen millones de miembros y centenares de idiomas, la clasificación determina nombres únicos para cada especie. También, el agrupamiento facilita la memorización de los nombres, permite tener una idea general sobre la estructura física y el comportamiento y además agrupar formas y conductas comunes. Por ello, la clasificación es una herramienta imprescindible como predictor.

Lineo clasificó a los seres vivos según sus formas, estableciendo el actual sistema de nomenclatura. Como la obra de Lineo se llamó *Sistema Naturae*, al proceso de clasificación se lo denomina Sistemática.



1.6. Arriba, una colección de "pieles" de aves en el Museo de Ciencias Naturales y debajo, algunas aves que aportaron material para armar el banco genético de especies (tomadas en el MACN).

Todo grupo de organismos tratados como una unidad se lo llama taxón, de allí que la Taxonomía sea la teoría y práctica de clasificar organismos.

Darwin entendió que las especies cambian y que una especie se origina de otras. Por este motivo el agrupamiento de especies debe estar inmerso en una lógica evolutiva; debe representar las relaciones de parentesco entre los organismos. La relación entre estos se puede representar gráficamente mediante modelos ramificados. Los diagramas más antiguos recordaban a

un tronco del cual salían ramas más finas. En la parte alta del árbol se situaba un individuo de nuestra especie *Homo sapiens*. Además, se creía que la evolución tendía hacia la perfección, obviamente hacia el hombre. Hoy día, estos árboles se parecen más a arbustos. No hay especies más evolucionadas que otras; simplemente, sus estrategias de supervivencia son diferentes. La mas humilde bacteria y nosotros hemos recorrido el mismo camino para llegar hasta donde estamos. Ni un Millón de años más o ni uno menos.

El concepto de clasificación utilizado en esta obra es el de la Filogenia, que se define como la historia o crónica evolutiva de las especies. El uso de la filogenia como criterio de clasificación data al menos de tiempos del médico, anatomista y botánico suizo Gaspard Bauhin (1560-1624), que clasificó al reino vegetal según grupos naturales y usando una nomenclatura de dos palabras (binomial) para describir hasta 6000 especies. Bauhin aceptaba que las especies podían transmutar gradualmente.

Luego, el médico John Ray consideró también en 1662 la clasificación por grupos naturales usando caracteres de anatomía interna y fisiología respiratoria y cardíaca.

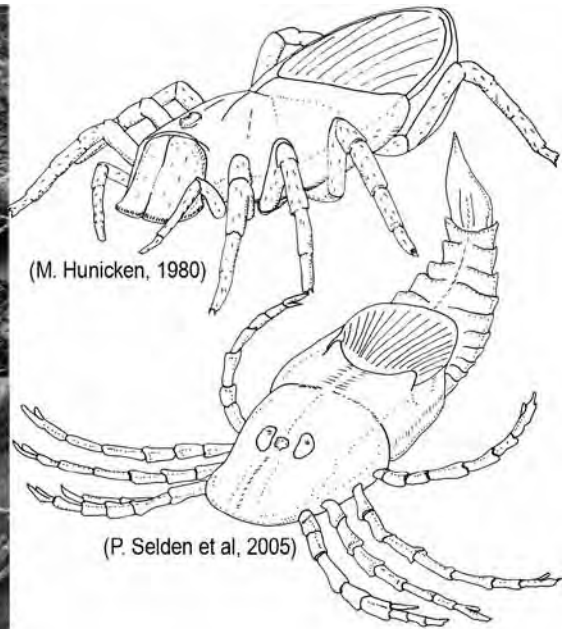
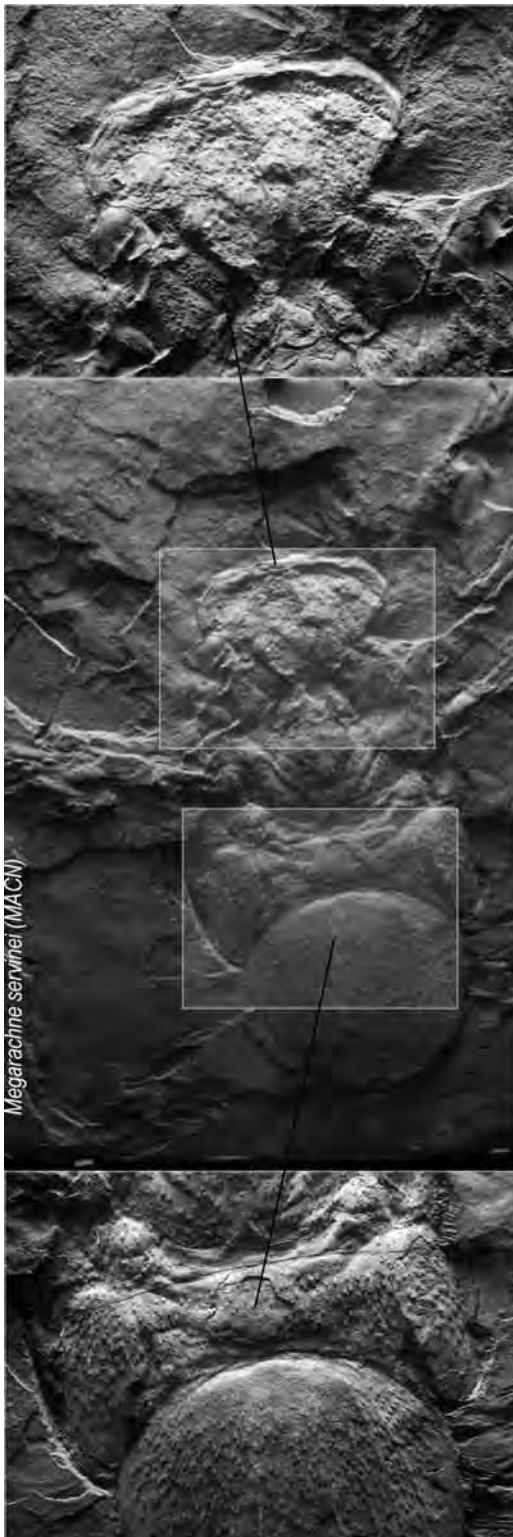
Aunque Lineo consideraba que la clasificación debía ser por grupos naturales, lo consideraba una idea utópica y prefirió utilizar una clasificación artificial, valiéndose de las estructuras reproductivas de las plantas, en especial la disposición y estructura de los órganos reproductores, carpelos y estambres.

El conde de Buffon también defendía la clasificación por grupos naturales y a las especies como conjuntos de seres vivos que se cruzan y dan descendencia fértil.

En principio, la filogenia no reconoce categorías como los órdenes y familias. Su misión es conocer las relaciones evolutivas entre los grupos de especies.

Por ello es que la filogenia debería ser única, aunque nuestra interpretación de ella sufre cambios frecuentes debido al ingreso de nuevas evidencias. No existe más que un arbusto de la vida porque es la única historia ocurrida. El problema es que las evidencias para reconstruir ese árbol son escasas y no todas pueden recuperar. A partir de Darwin comenzó a utilizarse con mas confianza el enlace de las especies en una historia común.

La filogenia muestra una perspectiva histórica, de manera que su aporte es, hasta cierto punto, predictivo. Es muy importante tener en cuenta que el diagrama o arbusto filogenético obtenido como resultado de la investigación no deja de ser una hipótesis, que es refutable con la incorporación de nuevas evidencias (Fig. 1.7).



1.7. El método científico no se basa en verdades absolutas. Se basa en hipótesis que se consideran auténticas hasta que nuevos datos ponen en evidencia su error. El reconocimiento de errores es parte del avance del conocimiento. Los errores en la ciencia pueden corregirse con nuevas investigaciones e información. Tal el caso de *Megarachne servinei*. Este invertebrado de 300 Ma fue encontrado en San Luis, Argentina. Desde su descubrimiento en 1980, fue descrito como la mayor araña encontrada (con 34 cm de cuerpo). Sin embargo, nuevos hallazgos de fósiles y estudios basados en rayos X publicados en 2005, llevaron a la conclusión que se trata de un quelicerado, no un arácnido (capítulo 7). Cuando se habla del tamaño de un invertebrado, debe cuidarse la forma de medida (el cuerpo o con las extremidades incluidas). Debido a la fisiología interna de los invertebrados, su tamaño máximo está limitado. Aun con la ventaja de niveles de oxígeno elevados y la falta de predadores ágiles durante el Carbonífero, el gigantismo de los invertebrados terrestres se limitó a cuerpos del tamaño de un gran balón de fútbol.

2.2. Hacer y leer un cladograma

La cladística (del griego *klados*, rama) es un método de análisis riguroso que genera un árbol filogenético. Representa una herramienta muy poderosa en el análisis de la filogenia de las especies. Willi Hennig (1913-1976) es reconocido como el fundador de la cladística.

Caos y fractalidad en la Naturaleza

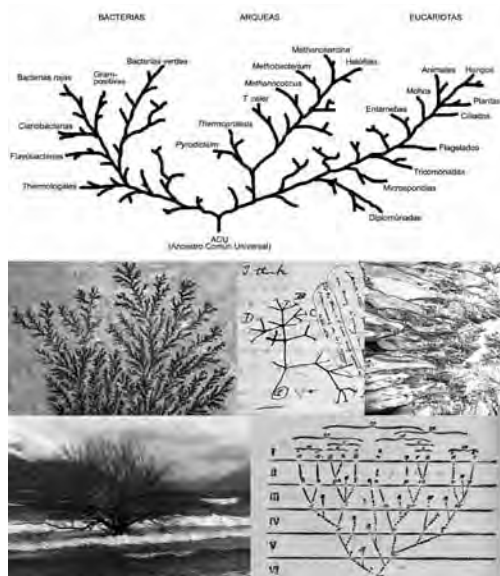
Sesenta años antes de la era cristiana el naturalista romano Lucrecio reconoció que las partículas de polvo suspendidas en el aire de una habitación e iluminadas por el sol se movían de un modo particular y caprichoso, comparable al del polen en una gota de agua o al polvo de carbón en alcohol. La irregularidad y el aparente caos tienen causas concretas que pueden ser estudiadas y cuantificadas. El extraño movimiento aleatorio ocurre porque las partículas reciben un bombardeo heterogéneo de moléculas del fluido alteradas por la temperatura. Esa irregularidad explica también los fenómenos aparentemente aleatorios de difusión y ósmosis. Descrito por Ingenhousz (1785), Brown (1827) y matemáticamente por Einstein (1905), se conoce a dicho fenómeno como movimiento browniano.

Muchos de los sistemas biológicos complejos, como la red de venas y arterias, o la bronquial en la respiración, la distribución glandular y linfática, la red neuronal misma, o el entramado de pequeñísimas arrugas sobre la piel de una mano, son de una trama difícil de describir y parecen fruto del azar. En el primer caso, un vaso sanguíneo se ramifica dando lugar a otros vasos menores y de estos, otros aún menores y finalmente los vasos más pequeños: los capilares. Estos sistemas donde la repetición de la forma pequeña termina formando una estructura

semejante a la original pero a otra escala (autosimilitud), se conoce como fractal (del Latín *fractus*, fracturado). A partir de una estructura simple se genera una compleja. La estructura fractal fue descrita por el matemático Benoît Mandelbrot (1975), pero el estudio de las reglas de la formación fractal fue encabezado por Michael Barnsley. Se enmarca en el sistema dinámico de la Teoría del Caos y su información puede usarse para componer música, procesar imágenes digitales, prevenir accidentes, predecir sismos y estudiar el desarrollo y propagación de grietas.

Este patrón se repite innumerables veces en la naturaleza, no solo en lo biológico. La geología, la geomorfología y la astronomía abundan en ejemplos de estructuras fractales. Podemos reconocerlo en la escorrentía del agua que baja de una montaña a un valle, en la compleja geografía de un delta, en las marcas de la erosión, o en cristales de manganeso que crecen en el interior de una grieta, formando entre sus planos un patrón conocido como dendritas de manganeso (Fig. 1.8). Otros fractales naturales son la forma de muchos árboles, las hojuelas (pinnas y pínulas que forman las frondes de los helechos, pero también las nubes, las montañas, las líneas costeras o los copos de nieve. Sin embargo, estos fractales son no-exactos, ya que los fractales ideales son infinitos. En general, en los fractales naturales o aleatorios, la autosimilitud no es exacta ni aproximada, sino más bien estadística. Es decir, que las medidas del fractal se preservan a pesar del cambio de escala.

Las figuras geométricas que forman a los fractales se ven con frecuencia en la naturaleza, pero no pueden representarse como esferas o cubos de la



1. 8. Arriba, arbusto de la vida según lo conocemos hoy, con sus tres ramificaciones principales. Nótese que todos los animales, tanto un caracol como nosotros, estamos contenidos en un nombrecito a la derecha. En el centro, a la izquierda, dendrita de manganeso (mineral); al centro, el arbusto de la vida dibujado por Darwin en *El Origen de las Especies*; a la derecha, imagen satelital de escorrentía y erosión sobre rocas sedimentarias en la Patagonia. Abajo, a la izquierda, árbol de estructura dendrítica en el lago Huechulafquen, Neuquén; a la derecha, diagrama de la filogenia según Florentino Ameghino (1884).

geometría clásica y su dimensión no es entera sino fraccionaria, por lo que su estructura se describe como semi-geométrica, fragmentada o irregular. De hecho son tan irregulares que requieren ser descritos bajo las reglas geométricas particulares y pueden ser definidas mediante un algoritmo.

Entre los procesos de formación de fractales no aleatorios destaca el de Agregación por difusión limitada (ADL), que consiste en la aglomeración de partículas que se mueven brownianamente por difusión. Es muy común en depósitos minerales espontáneos o inducidos por electricidad y, definitivamente, forman bellas estructuras que se conocen justamente como árboles brownianos, típicas estructuras fractales. Bellos ejemplos son las dendritas de manganeso.

Sin embargo, hay otra estructura de dimensión fractal comúnmente ignorada, que es el árbol de la vida, que por su fuerte ramificación desde la base misma, hemos llamado aquí más apropiadamente “arbusto de la vida”, en consonancia con su falta de tronco principal o direcciones preferidas, una estructura fractal muy semejante a la de las dendritas de manganeso.

¿Significa esto que el árbol de la vida sigue en su desarrollo una estructura fractal? ¿Es una prueba más de que lo inorgánico y lo orgánico se rigen bajo los mismos principios?

Los árboles brownianos obtenidos por simulación solo pueden llegar hasta un cierto tamaño crítico, tras el cual colapsan naturalmente. ¿Ocurrirá lo mismo algún día con el arbusto de la vida?

El cladograma es un diagrama en forma de árbol donde en cada nodo se abren dos ramas. Para hacer un cladograma se forma una tabla que contiene los taxones (especies, géneros o familias) a incluir y las características a comparar (Fig. 1.9).

Para formar un cladograma se incluirá en una matriz la información morfológica, genética, fisiológica, bioquímica y toda aquella que resulte importante. Estos análisis de “evidencia total” contienen cientos o miles de caracteres y precisan equipos modernos para la búsqueda de resultados óptimos, es decir, aquellos que lleguen a un resultado en el menor número de pasos. Para su asociación se recurre al Principio de Parsimonia, proveniente de la simplicidad o la alegoría de la navaja de Guillem d’Okham (1295-1349) que establece que ante dos hipótesis evolutivas la más probable será aquella que requiera menos pasos.

Agrupando las especies mediante estas características se arriba a una hipótesis para determinar el grado de cercanía o familiaridad entre especies. Cuantas más novedades evolutivas o caracteres derivados compartan, más cercanas son ambas especies (Fig. 1.9).

En el ejemplo anexo (Fig. 1.10) se muestra un cladograma típico, como los que se presentan a lo largo de esta obra. Las primeras reglas de lectura de este tipo de diagrama son las siguientes. El diagrama se estructura de izquierda a derecha y desde arriba hacia abajo. Cada rama se abre en dos ramas hermanas cuyo nexa, el nodo, representa el punto de origen de ambos grupos, es decir, la cladogénesis. La diferencia entre una rama y la hermana es “mínima” (vista como sumatoria de diferencias y basados en la parsimonia). En los cladogramas calibrados, puede agregarse sobre

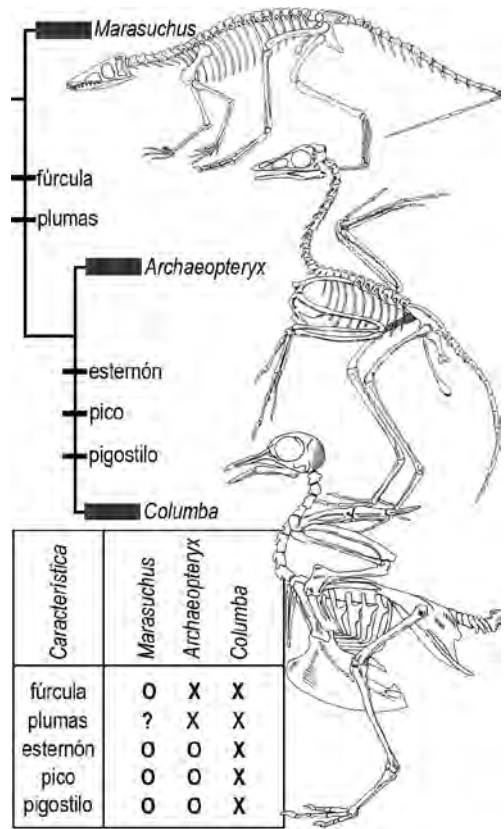
un eje el transcurso del tiempo en escala de períodos geológicos.

El registro fósil es caprichoso. Se calcula que solo uno de cada millón de individuos puede preservarse como fósil, y este conteo puede subir hasta uno en 30 millones. Por ello, el hallazgo de un determinado fósil en una capa determinada no implica que no hubiera vivido desde mucho tiempo antes. Apenas significa que recién en ese momento se dieron las condiciones apropiadas para que se lograra su preservación. Por ello es que un “individuo relacionado al antecesor puede ser más joven que un individuo relacionado al descendiente”, logrando fósiles de edad muy posterior a la verdadera apertura de las ramas (linajes fantasma).

La idea de hallar un “eslabón perdido” queda también desintegrada con la baja probabilidad de preservación de los fósiles. Es virtualmente imposible el hallazgo de la especie exacta que originó a un grupo posterior conocido. Además, en el caso de hallarla, muy difícilmente podríamos reconocerla. Por ello, no se puede hablar de haber hallado al “eslabón perdido” o al “ancestro de...” sino al “grupo hermano de...” o a una especie muy cercanamente emparentada.

En el mismo diagrama pueden convivir especies, géneros (*Herrerasaurus*) o grupos mayores (la clase pterosaurios). Una especie pudo vivir por algunos millones de años, mientras que un grupo por decenas de millones. El único requisito es que se trate de “grupos naturales” o “monofiléticos”, cuyas relaciones sean lazos de sangre o parentesco. Además, todos los grupos deberán ser inclusivos, es decir, contener a todos sus descendientes, no importa lo que haya ocurrido con ellos ni cuánto se hayan diferenciado. El concepto es “¡Lo primero es la familia!”.

1.9. Para construir un cladograma se buscan las características a ser comparadas y se indica la presencia o no de dicho carácter. En un ejemplo simple seleccionamos tres especies, dos extintas y una viviente. *Marasuchus* se encuentra como grupo hermano a todos los dinosaurios y tiene 240 Ma de antigüedad. *Archaeopteryx* es considerado la primera ave y tiene 150 Ma. *Columba livia* es la paloma actual. Las características seleccionadas para compararlos son: la existencia de un pico o una mandíbula con dientes; la existencia de plumas (aunque realmente desconocemos si *Marasuchus* las tenía o no); la fúrcula (ambas clavículas fusionadas); el esternón en el pecho (que de soporte a los músculos de vuelo) y el largo de la cola (el pigostilo en las aves modernas). La tabla resume la existencia o no de estas características en cada especie. El diagrama es una representación del grado de familiaridad a partir de estos caracteres. Basados en esta tabla, podemos concluir que *Archaeopteryx* está más relacionado con *Columba* que con *Marasuchus*. Los cladogramas que se usan en la investigación sistemática pueden incluir decenas de especies y centenares de características. Así, las relaciones sólo pueden ser resueltas mediante programas de computadora.



En síntesis, un grupo monofilético, el único válido para la clasificación actual, es aquel que comprende a una especie ancestral y a todos sus descendientes. Un grupo parafilético es aquel que comprende a una especie ancestral pero no a todos sus descendientes. Si nos paramos en una rama cualquiera del diagrama y abarcamos a todos los descendientes hacia la derecha, a esto se lo llama clado.

Para clarificar veamos algunos ejemplos. Al describir a *Archaeopteryx lithographica*, la primer ave, Thomas H. Huxley (1825-1895), principal discípulo de Darwin, había establecido ya que derivaba de un tipo de reptil, específicamente un dinosaurio carnívoro (terópodo). Sin embargo, al considerar categorías de máxima inclusividad, si esa especie es descendiente de un reptil, ES un reptil.

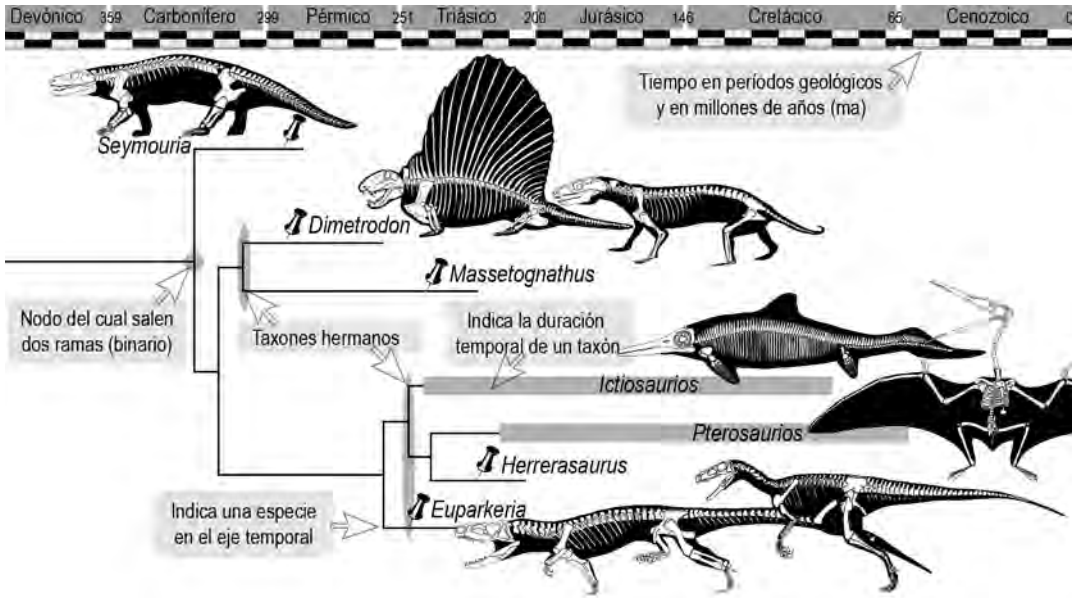
Por ejemplo, para una persona de apellido González toda su descendencia lo seguirá siendo, no importa que sepa su apellido o no, o si por ser mujer haya usado el apellido de su marido. Igual seguirá siendo González. Si no incluyéramos a las aves, hablar de reptiles no tendría sentido, sería un grupo parafilético y, por ello, no válido en la clasificación moderna.

Del mismo modo los anfibios ya no son un grupo válido pues no pueden incluir a los reptiles, que provienen de un grupo de anfibios. Los peces tampoco son un grupo válido ya que deberían incluir a los peces de aletas

lobuladas (sarcopterigios), entre los que nos hallamos los vertebrados terrestres (tetrápodos), y tampoco los invertebrados son válidos ya que de un grupo de ellos surgen los vertebrados. En cambio, sí son válidos los subgrupos de ellos que no incluyen grandes categorías incompatibles, como por ejemplo los tiburones, rayas y holocéfalos (condrictios) dentro de los peces.

Otro ejemplo. Nosotros somos homínidos, pero también somos primates, y también arcontes y placentarios y mamíferos, y de hecho sinápsidos y amniotas y tetrápodos y vertebrados. Asimismo, somos animales y, por supuesto, seres vivos. Esto es así porque todas esas categorías son máximamente inclusivas y no admiten que ninguno de sus descendientes quede afuera, no importa qué tan diferentes hayan llegado a ser a lo largo de los millones de años de evolución que llevan en sus genes.

En el caso de las aves, todas ellas forman el grupo Avialae, que a la vez constituye un subconjunto de dinosaurios terópodos, y arcosaurios, diápsidos, reptiles y, como nosotros, amniotas, tetrápodos y vertebrados. Así, el concepto de reptiles se ha redefinido en los últimos treinta años incluyendo a las aves y excluyendo a los



1.10. Un modelo de cladograma típico de este trabajo. Muestra la evolución de especies y grupos en un mismo diagrama que toma en cuenta el grado de familiaridad, el momento de separación, el tiempo en que se los encuentra en el registro fósil y, en algunos casos, la abundancia. Cada rama al llegar a un nodo se abre en dos grupos hermanos. Las ramas más cercanas indican un mayor grado de parentesco. *Seymouria* (300 Ma) es un género de anfibio considerado cercano al origen de los reptiles. La línea que incluye a *Dimetrodon* (290 Ma) y a *Massetognathus* (240 Ma) es la de los sinápsidos, grupo al que pertenecemos nosotros, los mamíferos. Mientras que el pelicosaurio *Dimetrodon* se aparta pronto de nuestro linaje, el traversodonte *Massetognathus* (un cinodonte) es más cercano al origen de los mamíferos. Los mamíferos no se han incluido en el cladograma ya que no necesitan estar todas las especies, sino las que nos interesa evaluar. El grupo sobre la línea inferior representa a los reptiles, de los que se muestra a los arcosaurios. *Euparkeria* (245 Ma) es una forma temprana de esa línea de reptiles, así como lo son los ictiosaurios (reptiles marinos). Junto a estos últimos, los pterosaurios (reptiles voladores) permanecen por casi todo el Mesozoico. *Herrerasaurus* (230 Ma) es considerado uno de los primeros dinosaurios terópodos.

primeros sinápsidos (los mal llamados reptiles mamíferoídes), entre los que nos hallamos los mamíferos. Así, el grupo Reptilia sigue siendo válido y monofilético.

Algunos investigadores no dan importancia a que cada especie es apenas un punto emergente de una larga línea y trabajan apenas con la última capa de una inmensa torta de hojaldre geológico como una "fotografía" de las especies actuales. Entonces, las agrupan en la forma tradicional utilizando las categorías creadas por Lineo: clase-orden-familia-género.

Sin embargo, describir las relaciones de parentesco entre las especies observando sólo a las actuales supone hablar de las características de una torta de casamiento con sólo observar el milímetro de cobertura de chocolate

que la cubre, o describir el interior del Palacio de Versalles espiando por la cerradura de la puerta de entrada.

En cambio, si se aplica una visión de toda la evolución es posible agruparlas de otra forma. Muchos de los defensores radicales del cladismo sugieren abandonar las categorías de Lineo mediante una nueva nomenclatura taxonómica filogenética y considerar a los agrupamientos, sin importar las categorías, como grupos monofiléticos (clados), sin importar si hablamos de una especie o de cientos de ellas.

Sin embargo, la cladística no está exceptuada de adversidades. Algunos argumentos que la comprometen se exponen en el apartado "Problemas con el cladograma".

Problemas con el Cladograma

Para interpretar las relaciones de parentesco entre los organismos se utilizan métodos que impliquen el menor grado de subjetividad posible de parte del investigador. Entre éstos destaca la cladística, que evalúa las relaciones filogenéticas de acuerdo a características morfológicas o moleculares. Los resultados se grafican en un árbol dicotómico conocido como "cladograma".

Los cladogramas representan gráficamente el conocimiento que poseemos de la Historia Natural. Como hipótesis, los árboles resultantes de un análisis son relativamente inestables. Nuevos estudios generan nuevas evidencias, nuevas hipótesis y quizás muchos cladogramas. Los datos provenientes de los estudios de ADN están modificando las ideas que se tienen sobre la evolución de varios grupos de seres vivos. Los análisis morfológicos (base de la clasificación tradicional) y los moleculares (los nuevos estudios del ADN) deberán utilizarse de forma complementaria como evidencia total.

Un tema de conflicto es el de las características que han aparecido y desaparecido (reversiones). En esos casos debe analizarse la información conflictiva con algún método que nos permita decidir. El más usado es el principio de Parsimonia. Por ejemplo, *Patagopteryx* fue un ave del Cretácico de Argentina que no podía volar, pero evolucionó a partir de aves que volaban, que a su vez evolucionaron de dinosaurios que presuntamente no podían volar (aunque es muy posible que dinosaurios relacionados a las aves hayan adquirido independientemente el vuelo). El principio de parsimonia, aplicado a esta característica, podría sugerir que *Patagopteryx* evolucionó de un dinosaurio no aviano en línea directa sin compartir un ancestro común con las demás aves. Sin embargo, con respecto a la posición filogenética de *Patagopteryx deferraris*, Luis Chiappe y otros investigadores afirman, de acuerdo los análisis de varios cientos de caracteres, que *Patagopteryx* comparte una historia común con otras aves, lo que es un claro ejemplo de las ventajas de aplicar el cladismo.

¿Por qué es obligatorio el modo más parsimonioso? La naturaleza puede seguir caminos que no involucran el menor número de pasos. Las herramientas para formar cladogramas son importadas de los modelos matemáticos realizados para

minimizar la cantidad de cables en las redes telefónicas. En esa actividad la economía de caminos es importante, se traduce en dinero. Pero la evolución no está obligada a seguir el camino más económico, no sabe con anticipación cual es el camino, porque no tiene un fin determinado. Se rige por el azar, la contingencia y la selección natural de acuerdo a un momento, lugar y ambiente puntual. Sin embargo, sin el uso de la parsimonia a nosotros no nos sería posible distinguir entre varios caminos alternativos.

Otro concepto en conflicto es el mismo diagrama de árbol ya que de cada nodo surgen dos ramas y está prohibido el cruzamiento entre ramas. En la evolución podrían existir puntos de cruzamiento, por ejemplo, en las plantas con flor. El diagrama de árbol también ignora la evolución dentro de una misma especie, la generación permanente de diversidad que constituye el motor de la evolución; si no aparece otra especie distinta no queda indicada en el diagrama.

La concepción dicotómica de la división de las ramas es también un requisito para el cladismo. Sin embargo, la naturaleza puede funcionar de otro modo. Una misma población puede escindir en más de dos especies en las diferentes áreas que abarca su distribución original.

El momento temporal de la cladogénesis, es decir, la posición de un nodo y la apertura en dos ramas es relativamente arbitraria y se estima de acuerdo a diferentes aproximaciones, ya que el proceso es un casi-continuo, generación tras generación. Nuevos avances en estudio incorporan la posibilidad de árboles con reticulación con el fin de evaluar esas posibilidades.

La introducción de datos de la biología molecular incluye un gran número de caracteres que a veces superan a los de la observación directa del organismo.

Considerando que la tasa de cambios molecular es constante, el diagrama de árbol puede graficarse sobre un eje temporal brindando aproximaciones para los momentos de cladogénesis.

Este trabajo, utiliza el diagrama de árbol, la cladística y el reloj molecular.

En síntesis, la cladística parte de varios supuestos que, aunque pueden no ser necesariamente reales en la naturaleza, son imprescindibles para que el

método funcione. Los más importantes a los fines de este comentario son:

- División dicotómica de las ramas.
- Principio de Parsimonia.
- Los ancestros siempre se considerarán hipotéticos por la escasez del registro fósil.

- La debilidad del método parte de la subjetividad del investigador al estudiar con más detalle taxones particulares o segmentos anatómicos determinados y en la decisión de utilizar o no caracteres en una secuencia evolutiva supuesta por el investigador.

Anexo: La evolución en acción

Las extinciones en masa

A1. Una fuerza evolutiva trascendental

Se ha calculado que desde la aparición de la vida sobre la Tierra han existido cerca de 30.000 millones de especies. Una especie tiene un período de vida promedio de unos 4 Ma. Si hoy día existen unos 30 millones, significa que 99,9% de especies han desaparecido. Lo que motivó el comentario: "en una primera aproximación estadística todas las especies han desaparecido".

Visto de esta forma la extinción es un hecho más común y normal de lo que la intuición nos indica. Desde el punto de vista del biólogo conservacionista la extinción es una catástrofe, pero desde la perspectiva de la evolución es una oportunidad para nuevas especies. La selección natural es un mecanismo por el cual se produce el exterminio de individuos dentro de las especies. Esto redundará en una selección dentro de un hábitat que se manifiesta en especies beneficiadas, que se

propagarán y diversificarán, y otras perjudicadas que se extinguirán.

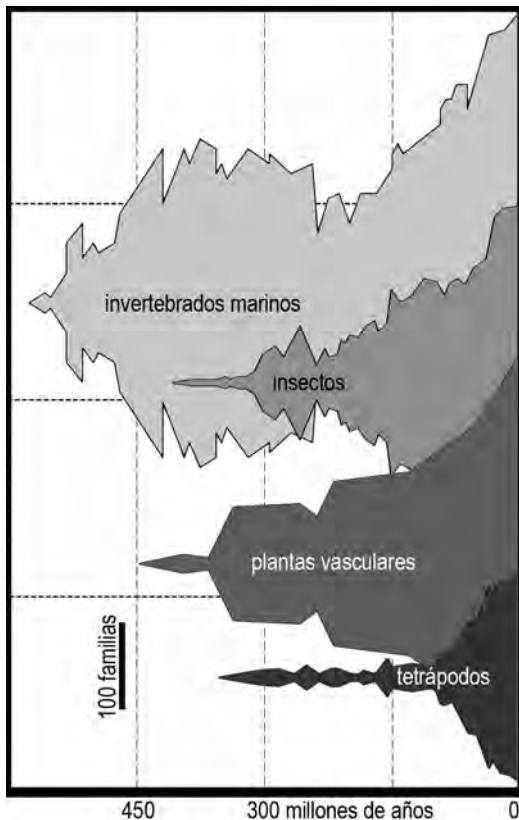
Este efecto a lo largo del tiempo, se presenta como una tasa de "extinciones básicas" dirigida por la selección natural y los cambios ambientales. Es lo que conocemos como "extinción de fondo". Si además tenemos en cuenta la aparición de nuevas especies, se obtendrá un diagrama de la cantidad de especies en un momento determinado de la historia, algo semejante a una tasa de mortalidad y natalidad pero aplicada a especies.

El problema es que, aunque podamos decir cuántas especies se extinguen por hora, no sabemos cuántas se originan, por lo desconocemos cuándo la situación se torna crítica.

Cuando se observa un gráfico del número de especies, géneros o familias a lo largo del tiempo, se alcanzan a distinguir momentos de "extinciones en masa". Se trata de episodios puntuales que producen un incremento abrupto en la tasa de extinción de las especies. Las variaciones del número de especies se muestran como períodos de extinción y generación básica, con breves interrupciones gobernados por una extinción en masa y seguidos de una explosión en la diversidad de géneros, correspondiente a radiaciones adaptativas (Fig. 1.11).

Se han identificado cinco grandes eventos de extinciones en masa. El más conocido ocurrió hace 65 Ma (es el límite entre los períodos Cretácico y Paleógeno en el Cenozoico, conocido como "límite KP"). Pero, el más profundo ocurrió hace unos 251 Ma, marcando el límite entre los períodos Pérmico-Triásico. Cerca del 85% de las especies se extinguieron en los océanos de ese momento, también el 70% de los vertebrados terrestres y además se produjo una reducción significativa en las plantas e insectos.

Las extinciones en masa y los períodos de recuperación juegan un rol fundamental en la diversidad y, consecuentemente, en la evolución, comparable en



1.11. Gráfico que incluye la cantidad de familias de organismos pluricelulares según los distintos grupos vivientes. Comparados sobre una misma escala se puede apreciar el momento de aparición y su historia evolutiva. Los invertebrados marinos son los más antiguos y numerosos. Sin embargo, el gráfico está sesgado hacia quienes mejor se preservan en el registro fósil.

importancia a la selección natural. Se ha dicho que durante las extinciones masivas el mecanismo de selección natural... ¡queda interrumpido hasta nuevo aviso!

Las extinciones en masa no hacen distinción entre especies bien o mal adaptadas a un ambiente determinado, o entre especialistas y generalistas. No son los mejor adaptados (llamados los "dominantes") los que emergen del evento. Puede que en algunos casos la supervivencia a la extinción tenga que ver con ser generalista, es decir, con tener pocas pretensiones climáticas, alimentarias, etc., pero en general, el factor decisivo es el azar.

De acuerdo a la propuesta de Eldredge y Gould (1977), las extinciones en masa podrían desempeñar un papel importante en la evolución, como disparadores de nuevas radiaciones adaptativas. De estos grandes cambios surgirían en el largo plazo, a lo largo del Triásico, los lepidosaurios, que incluyen a los lagartos, serpientes y tuataras, y también a los mamíferos, los dinosaurios y las tortugas.

La extinción generó una reorganización masiva del ecosistema completo. Tras la extinción del Pérmico, los reptiles se diversificaron fuertemente y diferenciaron en nuevas líneas (cocodrilos, dinosaurios, pterosaurios, etc.). Tras la extinción del Cretácico, los dinosaurios (con la excepción de las aves) son los que se extinguieron y los mamíferos aprovecharon las zonas adaptativas vacías.

Las extinciones en masa no vuelven a cero el reloj de la historia evolutiva. Las cosas no empiezan de nuevo. De hecho, si durante una extinción masiva desaparece un gran grupo o filo (del latín *phylum*) como los artrópodos o los vertebrados, ya no surgirá de nuevo. De hecho, los mecanismos evolutivos actuarán sobre los sobrevivientes, un grupo limitado de filos (o *phyla*). Así, durante la primera gran radiación de la vida pluricelular en el período Cámbrico se originaron numerosos filos. Tras las numerosas extinciones ocurridas en la historia de la vida, solo quedamos unos pocos compañeros de viaje en el mundo. ¿Es entonces nuestro mundo más diverso ahora que en el Cámbrico?

Por ejemplo, salvo en el período Cámbrico, nunca en el futuro aparecieron nuevos filos (como los artrópodos y vertebrados) en el reino animal. Analizamos este interesante tema junto con la evolución temprana de los animales en el capítulo 6.

El rol creativo de la extinción en masa se muestra en la diversificación exuberante que ocurre al desaparecer las causas que la motivaron. Por ejemplo, durante el Pérmico los mares someros estaban mayormente dominados por animales inmóviles que se fijaban al fondo (eran filtradores o esperaban a las presas). Los

animales activos fueron los grandes beneficiados por el exterminio en masa. Esta transformación ecológica constituye una línea divisoria entre la era Paleozoica y la Mesozoica.

A2. Las 5 grandes extinciones

Desde los años 80 se ha generado una base de datos suficientemente importante como para medir la tasa de extinción y generación de géneros con intervalos pequeños, por ejemplo de 5 Ma. Disponer de "grandes números" es lo que permite el estudio estadístico confiable.

Por ejemplo, si al inicio del período (cinco primeros millones de años) se han contabilizado 500 géneros y al final 600, la ganancia neta es del 20%. En cambio, si cae de 600 a 500 la pérdida es de -16,7%. Se ha definido el "umbral arbitrario" (solo para mantener los nombres históricos) de -13% por debajo del cual se dice que se trata del rango de extinción "normal" o "de fondo". Quedan entonces fuera de este umbral las cinco extinciones en masa. La fecha y la proporción de pérdida de géneros es la siguiente:

.438 Ma, fines del Ordovícico (42%).

.367 Ma, fines del Devónico (22%).

.248 Ma, fines del Pérmico (58%).

.208 Ma, fines del Triásico (34%).

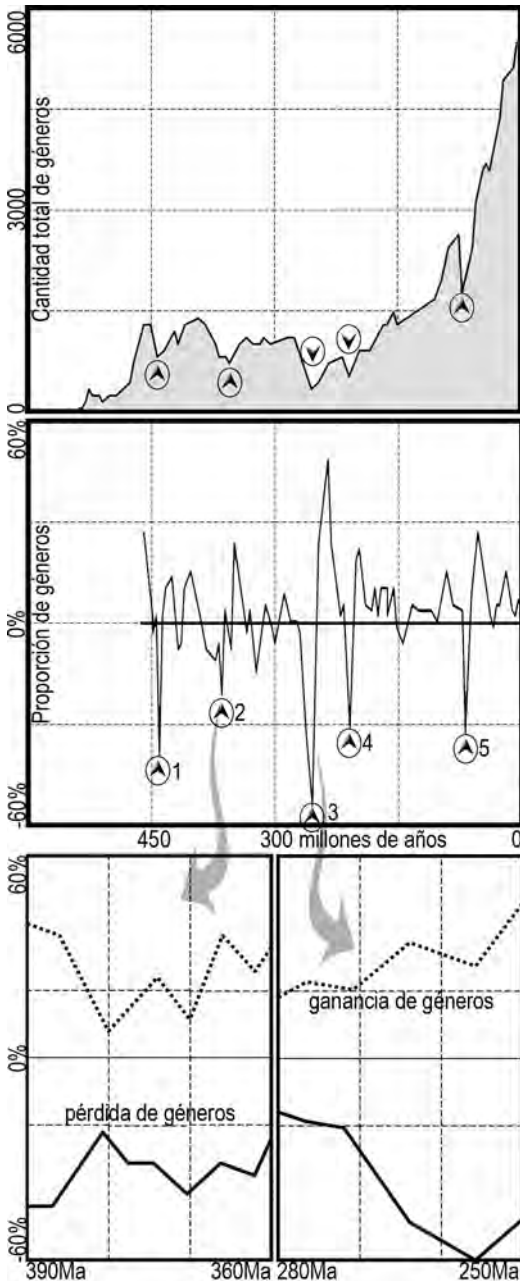
.65 Ma, fines del Cretácico (36%).

Al observar el gráfico de la Fig. 1.12 se concluye que tan importante como la tasa de pérdidas es la tasa de generación de nueva vida. Así, una extinción en masa pudo haber ocurrido por un profundo proceso de pérdida o por una inadecuada recuperación de la biodiversidad.

¿Qué diferencia a la extinción de fondo de una extinción en masa, además de la cantidad de pérdidas?: la calidad de las pérdidas.

Para poder identificar una extinción en masa se deben tener en cuenta tres conceptos: la magnitud de la extinción (la cantidad de familias o géneros desaparecidos); la continuidad de las causas que la producen y los efectos que acarrea. Se deben entonces reconocer qué grupos fueron afectados, en qué condiciones ecológicas, con qué selectividad actuaron las causas, con qué intensidad se dieron las pérdidas y qué produjo la recuperación.

Cuando se toman en cuenta estos conceptos surge que las extinciones del Devónico y Triásico no corresponderían a extinciones en masa, debido a que no existe una dramática pérdida de biodiversidad o se observa una muy baja tasa de originación de géneros. Adicionalmente, existen evidencias que demuestran que al menos la del Triásico superior no habría tenido una distribución global.



1.12. El valor acumulado de cantidad de géneros de animales a lo largo de la historia (gráfico superior) muestra una tendencia casi constante (con fuertes fluctuaciones) durante un largo período. En el Cenozoico la diversidad se incrementa rápidamente. Debajo, se muestra la relación entre la ganancia y pérdida del número de géneros en períodos de 5 Ma. Se distinguen 5 grandes momentos donde las pérdidas superaron ampliamente a las ganancias. Una ampliación en los eventos (2) y (3) con un entorno de 30 Ma permite observar que ocurre en una extinción en masa. Una hipótesis indica que las extinciones tienen una periodicidad de 26 Ma. La hipótesis de Némesis propone la existencia de una estrella gemela a nuestro sol, que se acercaría al Sistema Solar cada 26 Ma causando desequilibrios y extinciones masivas.

chocó con la Tierra; cambios climáticos (nivel de oxígeno, dióxido de carbono, temperatura global o glaciaciones); alteraciones y cambios en la circulación de los océanos y la atmósfera debido a la agregación y dispersión de los continentes; erupciones volcánicas a gran escala; propagación de enfermedades o la aparición en gran número de especies competidoras, entre otras posibles.

La interrelación entre causas es poco conocida, pero queda claro que en un sistema relativamente cerrado como la Tierra, si el carbono es retenido por los organismos, habrá menos en el aire, lo que reducirá el "efecto invernadero" y enfriará al planeta. Todo se interrelaciona.

Las extinciones masivas son de corta duración. Parece ser que el período de decadencia es corto y la recuperación lenta, aunque también debe considerarse el margen de error en la medida del tiempo geológico, que a veces implica cientos de miles de años.

Entre todas las extinciones masivas, destacan la del límite Permo-Triásico (251 Ma) y la del límite Cretácico-Paleógeno (65 Ma).

La extinción del Pérmico (251 Ma)

Al final del Pérmico se produjo la más importante pérdida de organismos vivos de la Historia Natural. Desaparecieron cerca del 13% de las clases, 17% de los órdenes, 50% de familias, 60% de géneros y entre 80 y 95% de especies. Casi 90% de especies marinas con concha, 78% de reptiles y 70% de anfibios. La gran proporción de extinciones entre organismos con conchas de calcio indica que no se trata de una extinción de tipo aleatoria.

En el Pérmico se extinguieron los organismos mari-

Teniendo en cuenta que la tasa de ganancia y pérdida de géneros es diferente en cada extinción en masa, es razonable pensar que las causas fueron diferentes. Una sola causa no es suficiente y se requiere la combinación de varias para explicar las extinciones en masa.

Las causas incluyen variantes y combinaciones de las siguientes catástrofes: un cuerpo extraterrestre que

nos hijos y se expandieron luego los móviles. También la fauna de insectos se vio afectada (30% de los órdenes se extinguieron). Es la única extinción que afectó seriamente a los insectos, quizás por el gran efecto que tuvo sobre las plantas terrestres. Los insectos, debido a su corto período de vida, pueden reponerse rápidamente de pérdidas y extinciones.

Asimismo, la extinción constituyó un evento disparador de nuevas formas. Éstas, desarrolladas a partir de un *stock* de sobrevivientes, radiaron ocupando gran parte de las zonas adaptativas que aprovecharan previamente otras especies. Luego de esta extinción se produjo una recuperación entre dos grupos muy importantes de vertebrados, los arcosaurios, de entre quienes surgieron luego dinosaurios y los sinápsidos, de entre quienes surgirán los mamíferos. Esta historia duró 30 Ma y está reflejada en las rocas de la Formación Ischigualasto. Veremos esto en el capítulo 9.

Las explicaciones ampliamente difundidas sobre la extinción del Permo-triásico involucran meteoritos, descenso del nivel del mar y extensivos eventos volcánicos en Siberia.

Hacia mediados del Pérmico, la tectónica de los continentes condujo a la formación de un supercontinente único: Pangea (ver capítulo 2). La enorme masa interrumpía y modificaba la circulación oceánica y atmosférica global y los vientos costeros cargados de humedad se iban hacia los polos, dejando al interior bajo el reinado de los desiertos y sus temperaturas extremas (entre los -50°C y los 50°C).

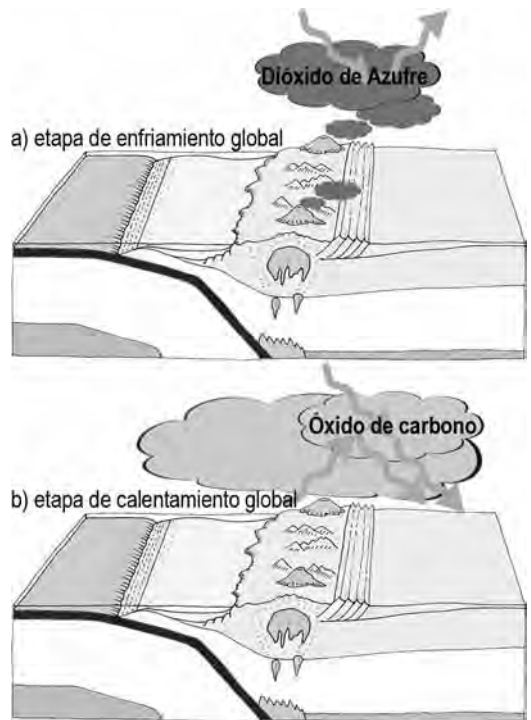
Las zonas polares, que recibían los vientos húmedos a una temperatura baja, comenzaron a helarse y las evidencias de aquella glaciación se ven en Sudáfrica y en Australia.

El periodo glacial generó un marcado descenso del nivel de los océanos, que aumentaron su salinidad y disminuyeron el nivel de oxígeno (un fenómeno llamado anoxia). El ciclo del carbono en la atmósfera y los océanos habría sufrido entonces un profundo cambio.

La erosión aumentó y también la oxidación de la materia orgánica expuesta en los fondos bajos, reduciendo el oxígeno disponible y aumentando el dióxido de carbono en la atmósfera, lo que conduciría pronto a aumentar el efecto invernadero. Esta fue una primera ola de catástrofes.

Con el nuevo calentamiento, llegó el deshielo. Cuando el mar volvió a subir debido a la pérdida de los glaciares, inundó las comunidades costeras y produjo una segunda fase de exterminio.

Simultáneamente tenía lugar una época de gran actividad volcánica relacionada a la reunión de continentes, por lo que un descomunal volumen de lava se volcó



1.13. El efecto del vulcanismo sobre la atmósfera como posible causa de las extinciones en masa. Las erupciones tienen un efecto amplio sobre el clima, donde el primero es el enfriamiento y más tarde el calentamiento global. Inicialmente, el polvo y el azufre (en forma de dióxido de azufre) eyectados en la alta atmósfera rechazan la radiación solar y contribuyen al enfriamiento por algunos años de la superficie terrestre. Luego, el dióxido de azufre en suspensión se combina con el agua y se precipita como una lluvia ácida, que afecta a la vida. Se incrementan los incendios, lo que atentan contra la capa de ozono y disminuye la protección contra los rayos ultravioleta UV. A mayor largo plazo, el azufre sedimenta en tierra pero el dióxido de azufre emitido por el vulcanismo permanece, contribuyendo al efecto invernadero y el calentamiento global.

sobre lo que hoy es Siberia (Fig. 1.13). En la Argentina, la etapa volcánica tuvo un importantísimo capítulo: el evento conocido como Choiyoi, extendido entre fines del Pérmico y con una continuación austral incluso en el Jurásico (Chon Aike).

Este evento tuvo consecuencias catastróficas para la biota diezmando especies y probablemente extendiendo sus consecuencias a escala planetaria. El evento Choiyoi

habría sido parcialmente responsable de la serie de extinciones que acaecieron entonces.

De todos modos, la hipótesis más probable que justifica la extinción del Pérmico es una combinación de factores convergentes. En la extinción del Pérmico no se encuentran niveles altos de concentración de Iridio, como en el caso del Cretácico. Esto excluye la hipótesis del choque de un meteorito, aunque recientemente se ha detectado una anomalía de cromo que hizo resurgir la idea.

La extinción del Pérmico sería entonces resultado de tres acontecimientos: el descenso del nivel del mar primero, luego las erupciones volcánicas de Siberia y finalmente el aumento del nivel del mar. Estos cambios sucesivos en un corto periodo de tiempo exterminaron a diferentes comunidades vivientes en etapas muy próximas entre sí.

Los problemas interpretativos de este escenario son diversos. Se ha sugerido la existencia de un período de anoxia en los océanos, pero la evidencia es limitada. Se ha planteado también que el vulcanismo en Siberia podría haber descargado una gran cantidad de aerosoles de azufre que inició un período de calentamiento global. Lo que resulta extraño para algunos es que este tipo de acontecimientos, que probablemente ocurrió en forma frecuente a lo largo de la historia, no llevara a extinciones en masa en forma más frecuente.

Para determinar lo abrupto de una extinción en masa se requiere de un cuidadoso conocimiento del funcionamiento de los actuales ecosistemas y un detallado análisis de los fósiles (que describen la magnitud de la extinción) y de la estratigrafía (que mide la velocidad de lo ocurrido). Como la acumulación de materiales no es lineal en la historia, conocer los intervalos estratigráficos de corta duración es muy difícil.

Por ejemplo, cuando se utilizó la técnica de datación radiométrica o por desintegración atómica en estratos en Meishan (China), se encontró que el límite superior del Pérmico, coincidente con el momento de la extinción, está registrado en un espesor de 4 cm, lo que corresponde en tiempo a menos de 100.000 años. Este corto período es similar al observado en la extinción del Cretácico (65 Ma). La tasa estimada para la recuperación de esta catástrofe fue cercana a 5 Ma en ambos casos. Así que esta recuperación lenta sugiere que el medio ambiente quedó perturbado por un largo período de tiempo luego de una interrupción abrupta de las relaciones tróficas, es decir, alimentarias, entre los distintos organismos. Adicionalmente, se registra allí un pico fúngico. Es decir, que una enorme cantidad de hongos se aprovecharon de una descomunal cantidad de materia orgánica muerta.

La extinción de Cretácico (65 Ma)

Este acontecimiento es el más famoso de los eventos de extinción debido a que produjo el exterminio de los dinosaurios no avianos y por participar del evento la caída de un meteorito en Yucatán, México. Pero, como veremos, aun se tienen algunas dudas sobre si fue la única causa.

Existe una disyuntiva entre quienes suponen una extinción abrupta y otra gradual. La hipótesis de la extinción abrupta propone el impacto de un asteroide como inicio de una cadena de acontecimientos que llevó a la extinción en masa, en cambio la de la extinción gradual, supone que otras causas fueron las primordiales, a las que se sumó al impacto del meteorito produciendo la extinción en un período de tiempo mayor al estimado.

La hipótesis del meteorito fue propuesta en 1980 por Luis Álvarez. Existe un indicio geológico formado por una capa de iridio distribuida en todo el planeta. Fue encontrada por vez primera en las arcillas cretácicas de Gubbio, Italia, y demuestra que hace 65 Ma tuvo lugar el impacto de un asteroide (Fig. 1.14).

El iridio es muy raro en la superficie de la Tierra (más raro que el oro) debido a que durante la formación del planeta, este metal pesado fue a dar a las capas profundas. Sin embargo, en una delgada capa ubicada al final del Cretácico, su concentración es centenas o miles de veces mayor. El iridio está presente en mayor abundancia en los meteoritos, ya que estos no han tenido una etapa fluida ni actividad tectónica que lleve el iridio a profundidad. Por ello, se supone que la capa de iridio en la Tierra se habría producido por el impacto de uno de ellos.

Conducido por evidencias indirectas, como microesferas de roca fundida y restos dejados por grandes marejadas en el sur de EEUU, Luis Álvarez y su equipo fueron cerrando el círculo en una minuciosa investigación en América Central. En los años 90 se encontró un cráter con un diámetro de 180 km y 2 km de profundidad situado al norte en la península de Yucatán (Chicxulub, México). En aquel momento esa área era un mar tropical de poca profundidad.

El cráter no es evidente hoy día (se ubica entre 1 y 2 km bajo el nivel del terreno) y se lo puede medir sólo mediante las anomalías magnéticas y gravitatorias que produce. El choque de meteoritos es frecuente en la Tierra. Pero, en tanto en la Luna las marcas se conservan por falta de atmósfera, en la Tierra fueron borradas gradualmente por la meteorización (lluvia y viento).

El choque habría producido inicialmente un incendio y luego un invierno a escala planetaria. Los incendios liberaron monóxido y dióxido de carbono en una cantidad

equivalente a 3.000 años del consumo de combustibles fósiles por los humanos. El invierno posterior fue producido por la nube de partículas contaminantes de azufre originadas por la vaporización de las rocas. Se ha estimado que por esta causa se produjo una reducción de la luz solar del 90% y una importante baja de temperatura. Es un caso similar al vulcanismo.

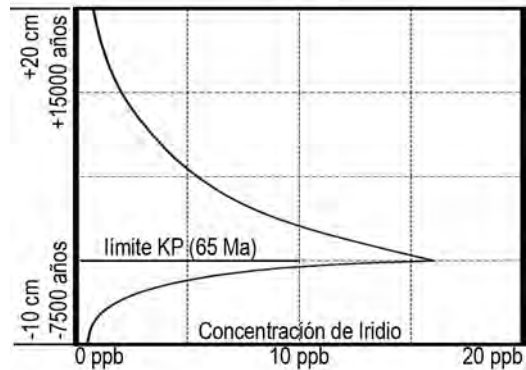
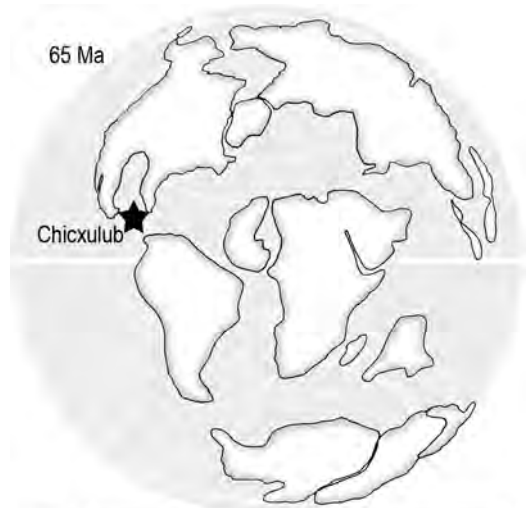
Por ejemplo, cuando se estudiaron sedimentos del antiguo Mar de Tethys en la actual Túnez se hallaron evidencias del descenso de la temperatura con el auxilio de una especie de amebas microscópicas, los foraminíferos, que secretan una conchilla en forma de caracol (*Cibicidoides*). Las espirales de estos organismos en aguas frías se dirigen a la izquierda y en aguas cálidas a la derecha. Luego del límite KP, comienza a aparecer un incremento de espirales izquierdas, lo que sugiere un rápido enfriamiento del mar cálido.

El estudio de microfósiles como los foraminíferos, entrega abundante información y no solo mediante la forma de la conchilla en espiral. La temperatura del océano se puede estimar también a partir de la proporción de las distintas formas o isótopos del oxígeno O-16 y O-18 en el carbonato de calcio. El O-18 se encuentra en proporción más elevada cuando el océano es frío. De forma que el cociente entre la proporción de ambos isótopos es un indicador de la temperatura global.

Sin embargo, existen aún dudas acerca de que el cráter de Yucatán sea el único responsable de la extinción en masa de hace 65 Ma. Para muchos, el cráter de impacto es muy pequeño, por lo que hay quienes propusieron que debe haber habido un impacto mayor, tal vez en otro lado, o tal vez todo el Golfo de México sea un monstruoso cráter de impacto. Recientemente, se publicó evidencia que señala que el cráter de Yucatán se formó 300.000 años antes de que desaparecieran los dinosaurios, por lo que un impacto mayor habría ocurrido casi medio millón de años después.

Además, muchas especies del plancton comenzaron a desaparecer antes del impacto, en tanto que los dinosaurios podrían hallarse ya en declinación por otras causas. De esta forma se abona la teoría gradualista de la extinción, donde el impacto del meteorito participa, pero no es la única causa.

Por ejemplo, se ha reportado el caso de una abeja tropical (*Cretotrigona prisca*) conservada en ámbar de fines de Cretácico. Este género logró superar la barrera del límite KP y son casi idénticas a las abejas modernas (*Dactylurina*). Esto es imposible en un ambiente de oscuridad y frío. Las abejas necesitan un rango de temperatura entre 31 y 34° C. Un descenso de temperatura de 2 a 7° C habría eliminado a las abejas. Sin embargo,



1.14. El lugar del impacto del meteorito que produjo la catástrofe hace 65 Ma en el actual México, correspondía a un mar tropical de escasa profundidad. La prueba de este impacto coincide con la concentración de iridio de rocas marinas en Gubbio (centro de Italia). Obsérvese que la concentración se encuentra en pocos centímetros de roca (menos de 25 cm) y corresponde a algunos miles de años en torno al límite KP (Cretácico-Paleógeno).

se estima que el impacto del meteorito habría producido un descenso de entre 7 y 12° C. ¿Cómo sería esto posible?

El infierno de Shiva

Entre las posibles causas que se han propuesto para sumar al meteorito se añade una intensa actividad volcánica de consecuencias globales que ocurrió en la región del Deccan (al oeste de la India).

Para aquella época la India se había separado ya

de África y Madagascar y seguía un derrotero noreste que la llevaría a chocar con Asia en el Paleógeno. Hace unos 69 Ma el movimiento de la India se aceleró de 8 a 18 cm/año (ver el capítulo 2 referido a la Deriva Continental). El acercamiento final, de todos modos, tendría lugar mucho después de la extinción de los dinosaurios.

Según la teoría volcánica, la aceleración del movimiento se debió a que la India pasó sobre un punto caliente del planeta. En este punto una corriente de magma proveniente del manto de la Tierra llegó a la superficie vertiendo más de 1 millón de kilómetros cúbicos de lava, en lo que hoy se conoce como las Trampas de Deccan (al oeste de la India). Un vulcanismo de este tipo emite dióxido de carbono y azufre y puede modificar el clima mundial.

Algo de similares consecuencias aunque de distinto origen (ya que se originó por separación continental, o rifting) ocurrió con el derrame de los basaltos de Serra Geral, en el sur de Brasil, Paraguay, norte de Uruguay y Argentina hacia el Cretácico inferior. Desde lo alto de la pila de lavas formadas y endurecidas entonces se desplomaron hoy las cataratas del Iguazú.

Otra versión, la meteorítica, relaciona los basaltos del Deccan con el impacto de un asteroide, mediante dos posibilidades. La primera es la que sostiene que, como consecuencia del impacto de Chicxulub, ondas sísmicas conocidas como de tipo P, (que se desplazan bajo la superficie del planeta sin ingresar a las capas más internas) haciendo carambola en los puntos que tocaron, convergieron en las antípodas (por donde en ese momento pasaba la India) provocando un punto caliente. Sin embargo, la mayor parte de los investigadores coinciden en que el vulcanismo de la India comenzó mucho antes de la caída del asteroide.

La otra versión dice que allí, al oeste de la India, habría caído un segundo asteroide, relacionado con el primero, ya que viajarían en convoy, como ocurre con asteroides vistos recientemente.

En los primeros años del siglo XXI se han realizado diferentes aportes (principalmente del análisis genético) que apuntan a demostrar que no existió un exterminio abrupto de los dinosaurios, ni que las aves y mamíferos radiaron luego en forma explosiva. Según nuevas evidencias, los dinosaurios venían languideciendo antes del límite KP y los mamíferos y aves actuales tuvieron su gran radiación adaptativa desde mucho antes, superando el límite de exterminio con pocas pérdidas.

El árbol genealógico muestra que los mamíferos con placenta y las aves actuales ya se habían dividido en muchos de los órdenes actuales en el período 100-

65 Ma. Estas evidencias apuntan a un mayor gradualismo en el recambio de la vida a fines del Cretácico.

Sin embargo, dado que estas evidencias se basan mayormente en estudios genéticos, es posible que muchas de las diferencias genéticas acumuladas no fueran acompañadas de un gran cambio en el tamaño o la forma, y que recién se manifestaran cuando la selección natural no incluyera a grandes predadores terrestres como los dinosaurios terópodos. Sobre las posibles causas de la extinción de los dinosaurios sugerimos leer el capítulo 12.

“La sexta extinción en masa”

Las extinciones en masa han sido recurrentes, pero solo cinco se han clasificado como tal por su magnitud. Es aceptado que nos encontramos en un período donde la pérdida creciente de especies puede llevar a una extinción en masa de características similares a las anteriores. Edward Wilson estimó que se están perdiendo cerca de 30.000 especies por año, sobre un total de 30 millones.

Pero el actual proceso de pérdida de especies se diferencia en las causas, las anteriores parecen haber sido físicas (meteoritos, vulcanismo, deriva continental), mientras que las presentes son causadas por los humanos, son bióticas.

Entre las causas actuales se encuentran la transformación del paisaje (mediante la agricultura y las construcciones), la sobreexplotación de pocas especies (como los monocultivos), la contaminación (por el uso de combustibles naturales y fósiles) y la introducción de especies exóticas. Todos esos factores son comparables a un intenso vulcanismo, que produce contaminación, transforma el paisaje, y provoca una reducción de los hábitats.

Los humanos afectaron al planeta en dos olas. La primera fue entre 100.000 y 10.000 años atrás con el exterminio de grandes especies, mientras se propagaban como cazadores-recolectores, la segunda se inició hace 10.000 años cuando aparecen la agricultura y las ciudades.

La agricultura es quizás el cambio ecológico más importante en la historia de la vida. Los espacios naturales se redujeron a favor de la superficie cultivable. Gracias a la agricultura los humanos se independizaron de la vida silvestre para sobrevivir y pudieron utilizar a otras especies para su provecho, primero mediante una selección artificial y actualmente mediante la manipulación genética.

De esta forma dejaron de estar limitados por la “capacidad de carga” que tienen los ecosistemas y pudieron sobrepoblar el ambiente. La revolución agrícola

es una declaración hostil a los ecosistemas forzándolos a un desbalance en el cual se producen monocultivos con muy limitada diversidad.

Desde nuestro punto de vista la Humanidad enfrenta dos alternativas. La primera se sustenta en las medidas de conservación de la vida natural, el fomento del desarrollo sostenible, la estabilización de la población humana y la adaptación de los patrones de consumo. Estas medidas pueden limitar el daño y quizás impedir que la Sexta Extinción se desarrolle hasta el punto de una extinción en masa.

La segunda es la continuación del actual camino,

que podría terminar con una extinción en masa de muchas especies silvestres y muy probablemente con la especie humana incluida.

Pero la vida ha demostrado que es increíblemente resiliente, después de la catástrofe humana la biodiversidad se recuperará lentamente en algunos millones de años.

Serán otros los actores, y distintos los ambientes. De entre los sobrevivientes la selección natural elegirá al nuevo elenco para la nueva obra de la vida. Esta es la enseñanza que nos deja el conocimiento de lo que ocurrió en las extinciones en masa del pasado.

Mas acá de Lamarck y la deriva continental

¡Lamarckianos modernos, os espera el Averno!

A pesar de que ningún biólogo o paleontólogo actual serio duda de la evolución, muchos se distraen al explicarla y bajo una delgada pátina de evolucionismo, emerge triunfante la figura de Jean Baptiste, caballero de Lamarck que, si bien fue un científico genial que defendió con ahínco la idea de que las especies se transformaban, equivocó cómo lo hacían. Muchos aún explican que: como empezó a hacer frío, el elefante se hizo peludo “para” mantenerse calentito; que como el Sahara se hizo desierto, al camello le salieron dos jorobas “para” almacenar agua y como en el Devónico hubo sequías, a los peces les salieron patas y pudieron moverse en tierra firme.

Uno de los ejemplos clásicos de la teoría de Lamarck y de cómo **no** funcionan las cosas es el de la jirafa. Lamarck buscaba entender qué hacía cambiar a las especies. En aquellos días, pocos aceptaban que las especies se transformaran, así que nada era fácil. Él propuso que existía una fuerza, una voluntad, que impulsaba al cambio. Mucho tiempo después, Wallace y Darwin generaron una explicación mucho mas elaborada y convincente. Lo importante es entender que aunque la jirafa estire el cuello, o las jóvenes de las tribus Karen o Pudaung del norte de Tailandia se pongan múltiples anillas en el cuello, nunca, ni en cien generaciones, se les hará más largo.

Los cambios suceden de un modo muy distinto: usted y yo somos distintos ¿porque?, justamente, porque la especie tiene diversidad de formas. Lo que a la vez implica que hay una diversidad genética, que nuestro manual de instrucciones no es igual, ya que cada uno de nosotros es el resultado de millones de años de evolución a través de los cuales el azar, el aislamiento y la exposición a la radiación, han introducido cambios, mutaciones y errores al copiar el manual de los padres al de los hijos. Esos cambios en las instrucciones hacen que la nueva generación sea distinta y esas diferencias no son solo las visibles. Aunque la mayor parte de las diferencias no afectan a la vida y nunca son percibidas, otras son importantes.

Por ejemplo, si antes de la última glaciación la población mundial de elefantes era de un millón, y

de ellos 500.000 nacieron normales, 200.000 nacieron color rosado, 200.000 nacieron con un manajo de pelos en la punta de la cola, 99.000 nacieron con buena contención de la respiración bajo el agua (pero solo se sienten a gusto en agua tibia) y apenas 1.000 nacieron con exceso de pelo. ¿Quiénes serán los elefantes de mayor distribución sólo diez generaciones después? Es fácil, la glaciación respetará a los últimos y borrará a todos los demás. Así funciona, no es que el elefante quiera tener pelos; los tuvo por accidente, y por suerte para él, le vinieron “al pelo”.

La nariz está específica y perfectamente diseñada... para llevar lentes

Realicemos un pequeño auto-test:

El dinosaurio carnívoro *Carnotaurus* tenía una cola larga y un torso y una cabeza con cuernos que constituían un conjunto pesado, aunque sin duda, quedaban balanceados. Entonces ¿Cuál es la forma correcta de decir esto?:

a “*Carnotaurus* tenía una larga cola para balancear el peso de la cabeza”

b “*Carnotaurus* tenía una larga cola que balanceaba el peso de la cabeza”

La diferencia es sutil, pero el concepto de fondo es crucial. La correcta es la “**b**” porque **nada es para nada en la naturaleza**. Todo se usa porque es útil usarlo en ese momento y lugar, pero aún las estructuras naturales más adaptadas, no surgieron **para** hacer eso, lo hacen **porque** son útiles para eso.

Darwin lo dijo muy claramente: “Primero surge el carácter y luego actúa la selección natural aceptando lo útil y desechando o ignorando lo inútil”.

En palabras muy claras del naturalista francés Etienne Geoffroy Saint-Hilaire: “las aves no tienen alas para volar, sino que vuelan porque tienen alas”. Saint-Hilaire aportó este concepto en el contexto de que no se crean nuevos órganos, ya que todos derivan de otro semejante, son homólogos, y se mantienen en una posición equivalente.

Cartas mezcladas

Nosotros somos, en cierta forma, organismos mezcla. Para empezar, cada una de nuestras células contiene a otros organismos viviendo en su interior, como las mitocondrias y otros menos fáciles de iden-

tificar. Sin embargo, dos especies bien delimitadas o mas aun grandes linajes ya separados en el tiempo, no pueden juntarse si no es para vivir en simbiosis. Así, los estudios filogenéticos nos demuestran que los amniotas se han escindido hace mas de 300 Ma en dos grandes linajes: el de los SINÁPSIDOS (al que pertenecemos el viejo *Dimetrodon*, *Cynognathus* y nosotros los mamíferos) y el de los REPTILES (al que pertenecen los lagartos, serpientes, esfenodontes, tortugas, cocodrilos, pterosaurios y dinosaurios, incluyendo a las aves).

Es por eso que las aves son un grupo de dinosaurios, y por ello, son reptiles. Y es por eso también que nuestros antepasados jamás fueron reptiles.

Los mamíferos no descendemos de ningún reptil, nos originamos a partir de la otra rama: la de los sinápsidos. Por lo que debe descartarse el término de “reptil mamiferoide” de cualquier explicación. Es dañino a nivel explicativo y confunde a quien no ha oído antes hablar de ellos.

La deriva continental, con magnesio o con sial, pero poco, porque hace mal

Alfred Wegener murió antes de ver la difusión de su teoría, pero si viviera hoy, a casi cien años de su muerte, la seguiría escuchando en boca de muchos comunicadores, que no se han percatado de que la canción cambió. Hoy no es la “Deriva continental” la explicación aceptada del porqué se mueven los continentes, así como no es el lamarckismo la explicación de porque la naturaleza tiene tantas formas de vida.

La teoría actual es la “tectónica de placas”, que no es lo mismo que la “deriva continental”. Esta sostenía que los continentes (sial, sílice y aluminio) flotaban sobre un material fluido (sima, con magnesio) y se desplazaban merced a los movimientos de ese fluido. La tectónica de placas, en cambio, explica que la corteza terrestre está dividida en placas que se originan en una dorsal oceánica y, al encontrarse con otra placa, oceánica o continental, una debe, si o si, quedar por debajo, para ser derretida y reciclada.

¿El hombre en la punta?

Otro mito erróneo es considerar que los humanos estamos en la cumbre de la evolución. Nadie va a negar que por más que Lassie fuera muy inteligente

no podía leer el diario, ni que un chimpancé pueda atarse los cordones, pero es porque nosotros para compararnos ponemos **nuestros** parámetros. Sino, comprobemos que tan bien nadamos, o escalamos, o volamos, o la carga que podemos llevar sin usar el cerebro.

Cada organismo está en condiciones óptimas de vivir en su medio. Si no se hallara en buenas condiciones para su tiempo y entorno, no existiría, y eso es así, porque la Selección Natural es intransigente.

Sin embargo, esto no implica una verdadera perfección, sino apenas las características que le permiten sobrevivir. Es por eso que cuando la situación ambiental se desbalancea, los organismos se extinguen.

Además, no hay un organismo mas evolucionado que otro. Si estamos acá es porque todos hemos andado por este mundo exactamente la misma cantidad de tiempo, ni un minuto menos. Los humanos estamos tan en la punta del árbol de la evolución como un paramecio o una marabunta.

Hay linajes que superficialmente presentan menos modificaciones, pero la selección natural corrió para ellos cada día como para nuestro linaje, ni un día de regalo. Tampoco, hay un organismo “mas evolucionado que”, ni otro “mas primitivos que”. Todos somos un conjunto de características que surgieron en distintos momentos de la evolución.

¿Nuestro mundo vive hoy su máximo en diversidad y complejidad?

Como bien probara Stephen Jay Gould, hubo una mayor complejidad de planes estructurales en los seres vivos del Cámbrico de los que hay hoy día. Además, todas las épocas tuvieron su increíble cantidad de seres excepcionales, la mayor parte de los cuales nunca se fosilizaron. Por ejemplo, baste citar a uno de los mejores paleontólogos que existieron, con mas de 850 publicaciones en su haber, que desafió: “Buen anatomista será quien intente probar que el humano moderno es mas complejo que un pez ostracodermo del Devónico” (Simpson 1949, p. 252).

Probablemente ni sea hoy el momento de mayor diversidad planetaria, ni seamos nosotros mas o menos complejos que las asombrosas anatomías que pasearon sus cuerpos en otros tiempos y otras tierras o mares.

Los continentes se desplazan sobre grandes fragmentos de la corteza terrestre, lo cual es interpretado en el marco de la Teoría de Tectónica de Placas, una explicación actualizada y con fuerte fundamento teórico que reemplaza a la Deriva Continental. Así como la posición relativa de los continentes cambia, la circulación atmosférica y oceánica también lo hace. Consecuentemente, cambian permanentemente los ambientes y condiciones de vida en cada continente, proveyendo y quitando posibilidades a las nuevas especies que se originan. Por eso, para entender la Historia Natural, es crucial tener en cuenta la dinámica de los continentes.

2

Los continentes en danza

Las rocas son el sustrato de la vida, y los hábitats están estrechamente ligados a la posición y estructura de los continentes. Como estos cambian lentamente a lo largo del tiempo, las condiciones de vida se modifican. En este capítulo estudiamos las claves para entender cómo cambiaron los continentes y como esto pudo afectar a la evolución de la vida.

1. EPPUR SI MUOVE

Reconociendo la deriva continental

En 1596, el cartógrafo alemán Abraham Ortel, conocido como Ortelius (1527-1598), y en 1620 el filósofo inglés Francis Bacon sostuvieron la posibilidad de que los continentes se movieran y que América, atendiendo a lo complementario de sus costas, podría haber estado unida a África y Europa. Posteriormente, el conde de Buffon, propuso el movimiento continental basado en la antigua distribución de la biota según los climas.

Antes y después, la explicación más común a cualquier especie compartida entre dos continentes era la existencia de puentes terrestres temporarios o la dispersión accidental por balsas naturales. Pocos se atrevieron a plantear algo tan osado e improbable como que la montaña verdaderamente pudiera ir a Mahoma. Es decir, que los continentes se movieran.

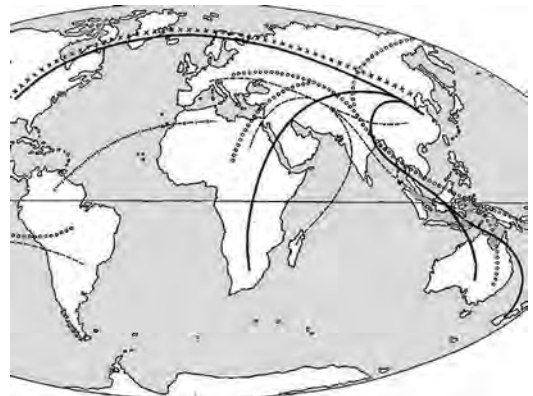
El concepto de Pangea, como un supercontinente que contenía a todos los actuales, fue enunciado recién en 1915 por el meteorólogo alemán Alfred Lothar Wegener (1880-1930) en su libro *On the Origin of Continents and Oceans* en el que postulaba que partes de la corteza se hallaban a la deriva sobre un núcleo líquido. El mismo año, el barón Ferenc Nopcsa (1877-1933) publicaba explicaciones de migraciones faunísticas por posibles puentes terrestres (Fig. 2.0). Luego, seguiría Wegener.

La aceptación de su propuesta demandó décadas de datos más precisos incluyendo fósiles similares de distintas regiones, como el género *Lystrosaurus* que hallara

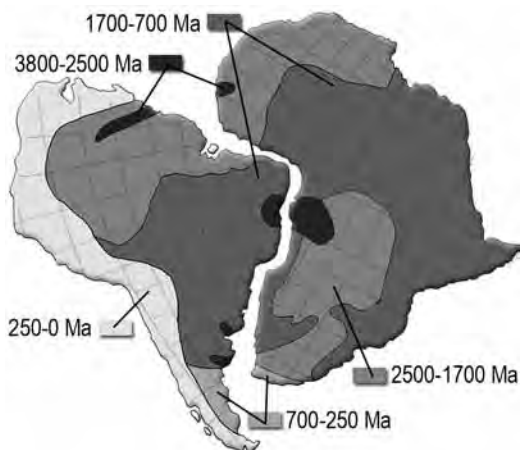
en la Antártida el paleontólogo Edwin (Ned) H. Colbert (1905-2001), la comparación geológica entre Argentina y Sudáfrica realizada por A. du Toit en 1927, la descripción del movimiento polar basado en estudios paleomagnéticos por Keith Runcorn (1956) y la descripción de las franjas magnéticas de las dorsales oceánicas por Fred Vine y Drum Matthews (1963). Todo esto llevó a la aceptación de la Deriva Continental y de Pangea, hacia 1960.

Pangea existió como una sola masa territorial rodeada de un gran océano, Panthalassa, hasta el Jurásico, hace unos 180 Ma. Es el momento en que se inició su separación en dos grandes masas, Laurasia al norte y Gondwana al sur, con el Mar de Tethys entre ambas (ver el paleomapa jurásico en el dorso de tapa). La fragmentación continuó, y aun hoy lo hace en diversas secciones, configurando los continentes actuales.

El movimiento continental fue verificado por pruebas geológicas como el ajuste de los continentes, las glacia-



2.0. A comienzos del siglo XX, el barón Nopcsa se enfrentó a la difícil tarea de explicar la biogeografía. Es decir, la distribución de los seres vivos y los fósiles en el mundo, utilizando mapas como este. Hacia 1925, ya era un firme partidario de la Deriva Continental de Wegener.



2.1. El ajuste de los continentes y la edad de los bloques continentales antiguos (cratones) fue la primera prueba que se presentó para señalar la existencia de Gondwana.

ciones y el paleomagnetismo. Es más, actualmente es seguido por satélites que miden con precisión la velocidad de cada masa continental, que ronda entre los cinco y diez centímetros anuales.

El movimiento de los continentes ha permitido explicar la distribución de la biota en el planeta.

Un rompecabezas con continentes

La agregación continental es el proceso que unió a las placas continentales en un supercontinente: Pangea (un proceso similar se había producido anteriormente cuando se formó el previo supercontinente Rodinia). Más tarde, en esta agregación se produjeron episodios de separación (llamados *rifting*) que produjeron nuevos continentes y mares entre ellos.

Para comprobar el ajuste de los continentes se usó la isóbata (línea de igual profundidad) de 2000 m, por ser el límite de las placas continentales. De esta forma se realizó una interconexión teórica de la superficie de Pangea. El uso de la superficie continental sumergida es importante para "llenar huecos", como el que se encuentra al este de las Islas Malvinas y que encierra un área extensa entre África, América y Antártida, los tres grandes bloques que formaban Gondwana, junto a Australia e India.

Pero no solo la forma de los continentes coincide sino también la edad de las rocas que los componen. Por ejemplo, las rocas del extremo sur de África y de la Patagonia no andina son iguales y se estima que se formaron hace unos 700 Ma con períodos de reju-

venimiento posteriores (Fig. 2.1). Este bloque es, sin embargo, anterior a Gondwana y se unió a ella hace unos 300 Ma. Luego fue fragmentado de forma tal que hoy se observa una parte del bloque en cada continente. Las dos piezas fundamentales que forman el corazón geológico de la Patagonia son el Macizo Nordpatagónico (sobre el que se desarrolla la Meseta de Somuncura) y, mas al sur, el Macizo del Deseado.

Las glaciaciones

Las glaciaciones entre el Carbonífero y Pérmico ocurridas en el hemisferio sur abarcan a casi todos los continentes australes y no dejan lugar a dudas de que ocurrieron en una única masa de tierra (Fig. 2.2).

El estudio de las glaciaciones no solo es importante como prueba de la aglomeración de los continentes, sino que es sustancial para conocer cómo estos eventos afectaron la vida del planeta. Nuestro planeta tiene una larga historia de glaciaciones, que incluyen una Precámbrica, originada hace 3500 Ma por la actividad de algas fotosintéticas. Estas redujeron el dióxido de carbono atmosférico y, al quitar el efecto invernadero, el planeta se heló. Tras esa etapa, entre los sobrevivientes surgieron los organismos pluricelulares. Durante la



2.2. La glaciación al final del Pérmico involucró a diversas regiones que estaban unidas en Gondwana y que hoy se encuentran dispersas. Las flechas indican la dirección de movimiento de los hielos que quedaron marcados en las rocas y que prueban que los continentes estaban unidos.

glaciación al final del Ordovícico (438 Ma) se produjo una gran catástrofe ambiental cuya consecuencia fue la extinción del 85% de las especies marinas cuando aun la vida en la tierra era incipiente. Las evidencias apuntan a la existencia de un casquete glaciario sobre Gondwana, de gran extensión pero de corta duración (1 Ma) que influyó sobre la vida de los invertebrados marinos de todo el planeta.

Todo ciclo glaciario tiene dos etapas, la inicial en la que se produce el enfriamiento global, acompañado por el descenso del nivel del mar y un incremento en la circulación oceánica. Allí se ven afectadas las especies que habitan las zonas templadas y superficiales de los océanos, que son reemplazadas por otras de origen bentónico (de niveles profundos y fríos) que normalmente muestran una baja diversidad biológica.

En la etapa siguiente, muchas de las especies que logran resistir el enfriamiento global no pueden adaptarse al aumento de temperatura posterior. El siguiente ascenso del nivel del mar produce el afloramiento de aguas con elementos tóxicos y la estratificación de las aguas del océano. Esta segunda extinción en serie afecta a otro grupo diferente de organismos.

Procesos de glaciación semejantes al descrito ocurrieron tanto al final del Ordovícico como del Pérmico.

La hipótesis más fuerte que explica la causa de una glaciación es la reducción del dióxido de carbono en la atmósfera, el gas responsable del efecto invernadero.

Existen varios sospechosos de capturar y retener el dióxido de carbono reduciendo la temperatura global. Por ejemplo, en el Ordovícico la glaciación coincide con el desarrollo de las briofitas (plantas carentes de un sistema vascular pero capaces de acumular carbono) en la superficie terrestre (capítulo 5). Otros sospechosos son los organismos fotosintetizadores que habitan en el mar, que podrían haber acumulado el carbono. Pero los responsables más directos pueden haber sido los organismos marinos con conchillas calcáreas. También pudo haber afectado al clima global el cambio en la configuración de los continentes, que habría producido modificaciones en la circulación de los océanos, como parece haberse repetido luego en el Pérmico.

Las glaciaciones mejor conocidas ocurrieron en los dos últimos millones de años. El período Pleistoceno, iniciado hace 1,8 Ma, coincide con una inversión del campo magnético y con el avance de los hielos en el hemisferio norte. En él ocurrieron una sucesión de períodos de baja y alta temperatura que acumularon hielo en los polos y las cadenas montañosas.

El avance y retroceso de los glaciares modeló el terreno, cambió el clima y aisló especies. El descenso de la temperatura, en este caso, se produjo por varias

causas, entre ellas la modificación de las corrientes oceánicas cálidas que hacían templado al norte de Europa.

Durante el más reciente período glaciario se dieron varios aumentos y descensos del nivel del mar. En la región del Río de la Plata y la provincia de Buenos Aires (Argentina), pueden percibirse los dos extremos. Hace unos 20.000 años, el océano se había retirado a unos 300 km de la costa actual, y las aguas estaban a 120 m por debajo del nivel de hoy. Hace 6.000 años por la alta temperatura del período interglacial, se produjo un importante avance del mar, que cubrió las costas de la bahía de Samborombón y el actual Delta del Río Paraná y es lo que explica el hallazgo frecuente de restos de ballenas en Ingeniero Mastchwitz y otros lugares tierra adentro de la provincia de Buenos Aires. A la vez, el cambio del clima convirtió lo que hoy es Amazonia en un paisaje similar a la pampa actual y a ésta en un ambiente estepario patagónico (para más detalles ver el capítulo 14).

El movimiento de los continentes fue responsable directo de las variaciones del clima.

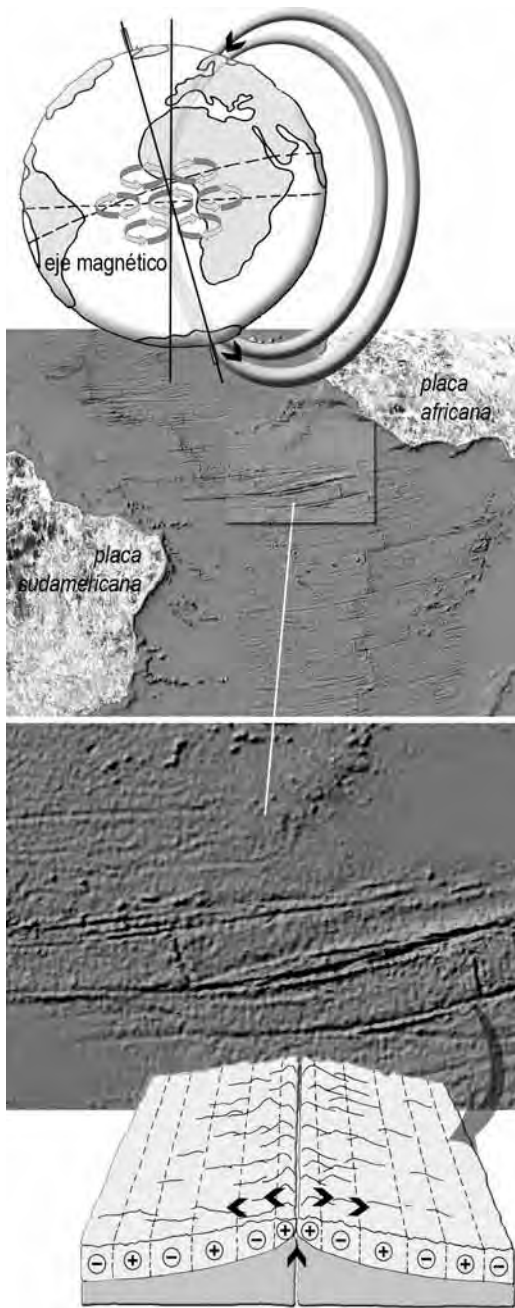
El paleomagnetismo

La hipótesis fundamental del paleomagnetismo es que el núcleo de la Tierra funciona como un gigantesco imán (Fig. 2.3).

El magma del interior de la Tierra sale a la superficie en las interfaces de separación entre placas o a través de los volcanes. Antes de solidificarse el magma, los minerales de hierro que lo componen se orientan siguiendo al magnetismo terrestre de ese momento; de esta manera se conserva la dirección y la intensidad del campo magnético. Esto permite estudiar las variaciones y direcciones de ese magnetismo a lo largo del tiempo.

Conociendo el magnetismo existente en cualquier momento de la historia, se pueden recolectar datos del movimiento del campo magnético terrestre y de la posición de los continentes en forma relativa. Debemos tener en cuenta que las líneas del campo magnético apuntan de acuerdo a la posición en que nos encontramos en la Tierra. Por ejemplo, las líneas del campo magnético serán perpendiculares a la superficie cerca de los polos y paralelas al terreno en el ecuador.

Con el paleomagnetismo se obtiene información de dirección y posición respecto a los polos. La orientación y paleolatitud obtenidas tienen un error de 10° de desviación de la latitud con el 95% de seguridad. Este error equivale a ±500 km, lo que no es poco a escala humana, sin embargo, este grado de aproximación no puede ser alcanzado con otras técnicas.



2.3. El eje magnético y el geográfico (sobre el que gira la Tierra) no son coincidentes. El eje magnético tiene una deriva a largo plazo y frecuentes inversiones (cambio de polaridad). El paleomagnetismo es una prueba de la separación continental debido a la simetría que muestran los cambios de polaridad a ambos lados del rift centro-oceánico.

El paleomagnetismo permite estudiar la historia de la tierra y el movimiento de los continentes.

En las dorsales centro-oceánicas, donde las placas continentales se separan, se crean nuevas rocas que emanan del manto de la Tierra. La dorsal del centro del Océano Atlántico, escindió hacia la izquierda a las Américas y a la derecha África y Europa.

Cuando se mide el paleomagnetismo de las rocas que forman el basamento del océano, se observa que la intensidad del campo magnético fluctúa y que existen frecuentes inversiones. La simetría del paleomagnetismo a ambos lados del Atlántico indica que el suelo oceánico se ha formado de esta manera y que los continentes se separan. El paleomagnetismo puede llegar a ser alterado por las altas temperaturas que causan la remagnetización de las rocas.

La distribución de las especies

Los argumentos a favor de la deriva continental fueron aportados por el estudio de las rocas y de la biota. El argumento biológico se apoya en la distribución de las especies, cuya historia es estudiada por la biogeografía.

Hay cuatro ejemplos típicos de especies que hoy se encuentran en lugares muy distantes entre sí, pero que formaban parte de Gondwana (Fig. 2.4).

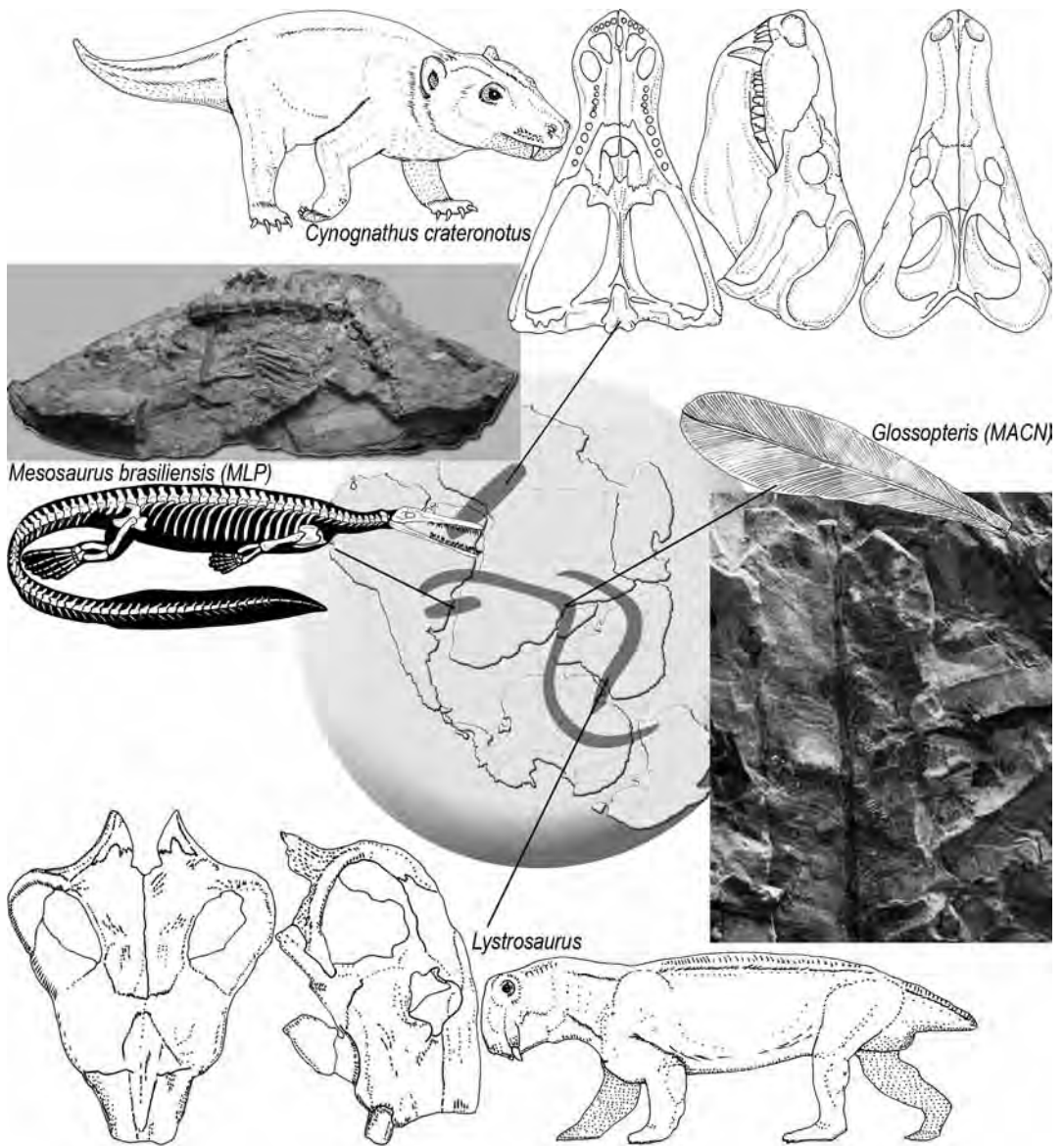
Estos casos fueron en su momento evidencias contundentes, pero en la actualidad los ejemplos son innumerables. De hecho hoy, la evidencia más sólida es la del movimiento de los continentes, y es en este marco que se analiza la historia biogeográfica de cada especie.

El primer caso es el de los mesosaurios (no confundir con los lagartos mosasaurios del capítulo 11), reptiles acuáticos que muestran una distribución en la costa este de América del Sur y oeste de África, lo que formaba por aquellos días el mar interior surpangéico.

Se caracterizan por un cuerpo largo con una cola aplanada que facilitaba la natación. Las órbitas oculares se hallan muy desarrolladas y poseían grandes anillos escleróticos que contribuían a soportar la presión del agua. Los miembros delanteros, eran más cortos que los posteriores y los largos dedos poseían una membrana interdigital que les permitía nadar mejor.

Algunas especies estaban mejor capacitadas para vivir en ambientes acuáticos poco profundos y otras para aguas más profundas. Probablemente llegaban a tierra para poner los huevos en la arena. Poseían dientes largos, delgados y densos, lo que sugiere que se alimentaban por filtrado.

Con una distribución geográfica muy similar, pero en tierra firme, *Cynognathus* es parte del gran grupo de sinápsidos carnívoros que originó a los mamíferos. Se han encontrado sus fósiles en Sudamérica y África.



2.4. Las pruebas biológicas del movimiento continental. A partir de la flora y fauna de hace 250 Ma se puede observar que la distribución de especies coincidía en continentes que hoy se encuentran aislados. Históricamente se mencionan cuatro casos de especies distribuidas en regiones conexas. *Cynognathus* y *Lystrosaurus* son sinápsidos terrestres del Triásico, pero mientras que a *Cynognathus* se lo encuentra en Argentina, Brasil y África, a *Lystrosaurus* se lo ubica en África, India y Antártica. *Cynognathus crateronotus* es una especie que ha sido denominada en 15 oportunidades con nombres distintos, pero el record se lo lleva *Plateosaurus engelhardti* que posee 20 sinonimias. También se menciona el caso de *Mesosaurus*, un reptil acuático de agua bajas que habitaba África y América. *Glossopteris* es un vegetal ampliamente distribuido en esa época y que se piensa dispersado a partir de la India.

Poseían una cola larga y gruesa, dientes puntiagudos y hay evidencias de que disponían de pelos como bigotes. *Lystrosaurus* también es un sinápsido, pero herbívoro, que ocupaba ambientes áridos de lo que hoy es África, India y Antártica.

El último ejemplo lo provee un abundante vegetal conocido como *Glossopteris*. En realidad, es parte del vasto grupo de las Glossopteridales, que incluye a muchísimas especies, entre las que había desde el tamaño de un arbusto hasta el de un árbol de treinta metros de altura. El tronco era de madera relativamente blanda similar a las araucarias. Las hojas tenían forma lanceolada. Se cree que vivía en zonas húmedas de terrenos anegados y se lo encuentra en rocas del período Pérmico en todos los subcontinentes que formaron Gondwana.

Solo en la India se conocen unas setenta especies, lo que sugiere que pudieron originarse allí, dispersándose luego hacia el resto de Gondwana.

El marco del movimiento de los continentes traza un hilo conductor que permite seguir linajes a lo largo del tiempo y del espacio. Por ejemplo, en el caso de la controvertida historia de las aves corredoras conocidas como paleognatas, una teoría explica su surgimiento en Sudamérica (donde vive aun el ñandú y los tinamúes) y su expansión al África (el avestruz) y a Australia (donde habita el casuario), cuando todos estos continentes estaban unidos, por lo que, sería razonable hallar algún día restos fósiles en la Antártida. Sin embargo, una segunda hipótesis sugiere que esas aves no están relacionadas entre sí, sino que sus semejanzas obedecen a convergencias. Este es solo un ejemplo de los muchos que abordaremos a lo largo de la Historia Natural.

2. La tectónica de placas

Las interfaces entre placas

El movimiento de los continentes se explicó originalmente por la Deriva Continental (continentes que se desplazaban sobre el manto de la Tierra). Hoy la teoría de la Tectónica de Placas, esbozada inicialmente por Ampferer (1906) y mejorada por Harry Hess (1909-1969) en 1962 sostiene que la capa superficial de la Tierra está formada por placas independientes que se mueven en forma relativa una respecto de la otra. No hay placas inmóviles y el ritmo promedio de este movimiento es de algunos centímetros al año.

Existen tres tipos de interfaces entre placas (Fig. 2.5). La de *convergencia* producida por el choque de las placas entre sí, como la placa de India con la de Asia, lo que genera cadenas montañosas, como el Himalaya o la cordillera de los Andes. La de *divergencia* ocurre cuando

las placas que se separan, como en el centro del Océano Atlántico. El *deslizamiento* se produce cuando dos placas se corren lateralmente y pueden ser tres como en la falla de San Andrés en California o Aysén en Chile.

El norte y sur de América estuvieron separados mucho tiempo, pero fueron unidos en diferentes oportunidades.

Sudamérica en la actualidad continúa su desplazamiento alejándose de África debido a la apertura del centro del Océano Atlántico. Este movimiento hacia el oeste produce el choque con la base del Océano Pacífico (la Placa de Nazca) que se desliza bajo Sudamérica produciendo la elevación de la Cordillera de los Andes y la activación de sus volcanes.

El rozamiento entre el continente y la placa oceánica que se sumerge lentamente por debajo de él, acumula tensiones que se liberan en forma de terremotos en los países andinos y vulcanismo en la Patagonia andina. El magma generado por la fusión parcial de la placa que se hunde, asciende a la superficie, se enfría y precipita en minerales metálicos.

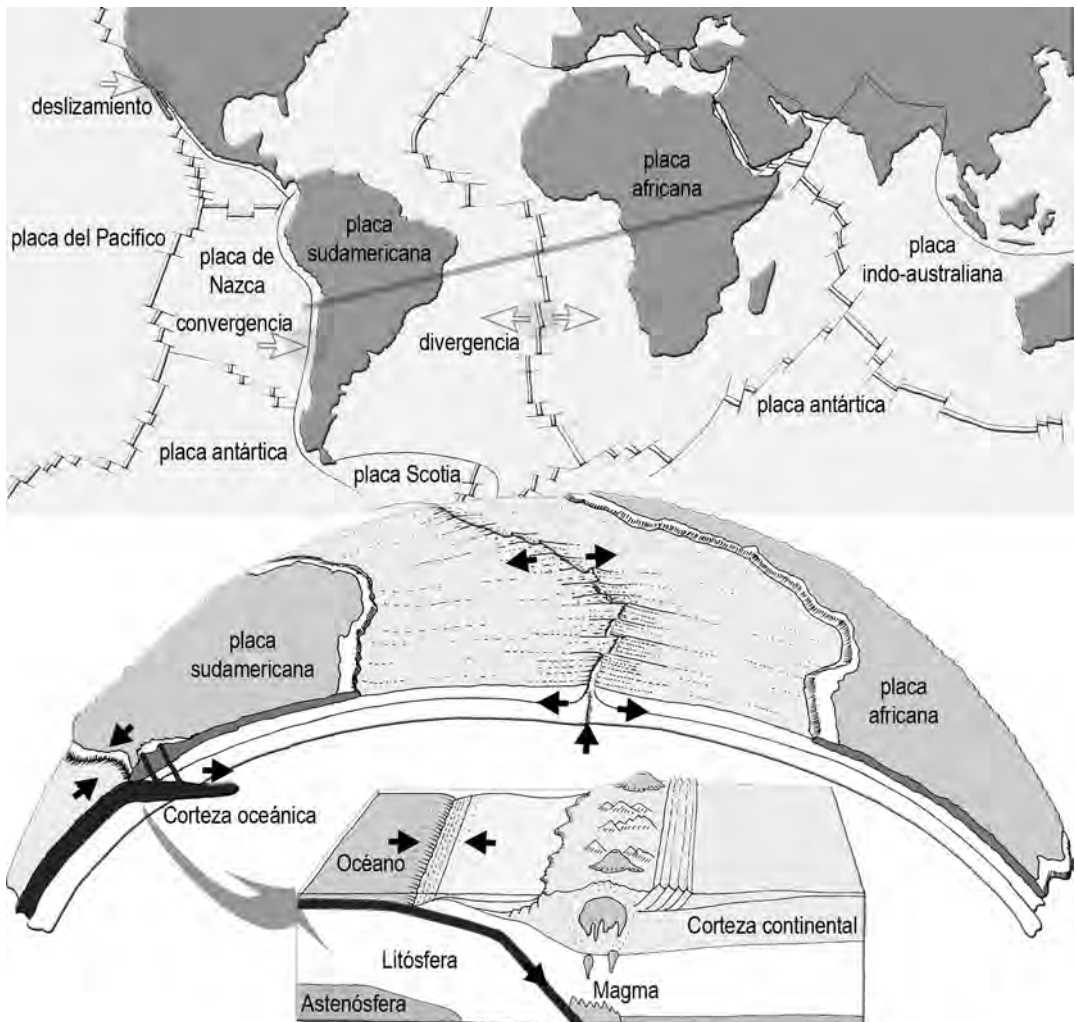
¿Qué fuerza puede producir el movimiento de estas placas? La hipótesis más aceptada es que el movimiento se debe a la existencia de corrientes de convección en el manto terrestre, donde las rocas se hallan en un estado fluido, y cuyo funcionamiento sería similar a la circulación atmosférica y oceánica. Sería una corriente parecida a la que se produce en una olla con agua en ebullición. Pero aun queda mucho por aclarar sobre los mecanismos de convección en el interior de la Tierra ya que el estudio siempre es indirecto.

La Tierra es una esfera cuyo radio es de 6.370 km y el manto ocupa la zona exterior al núcleo (Fig. 2.6). En este enorme espacio se producirían las corrientes de convección en forma de células interconectadas (con zonas de ascenso y zonas de descenso). Se supone que la energía básica para el movimiento proviene del calor provocado por la radioactividad de minerales en el núcleo de la Tierra. Este núcleo, que ocupa desde 2.880 hasta 6.370 km de profundidad, es el que genera el campo magnético de la Tierra.

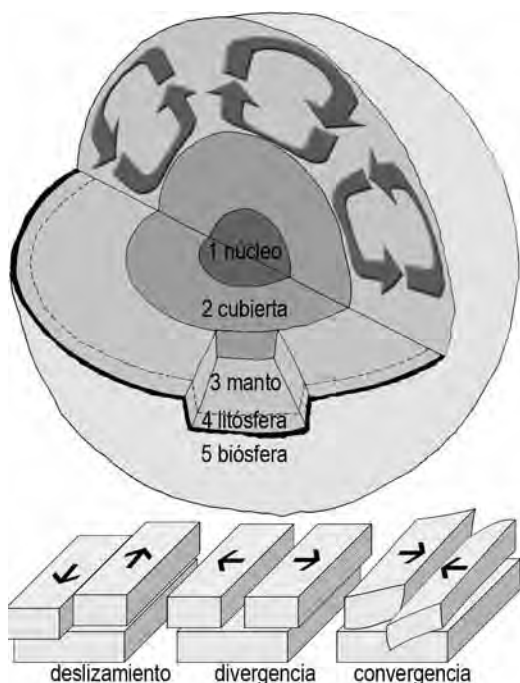
El ciclo de Wilson

En las cadenas dorsales del centro de los océanos (por ejemplo, en el centro del Atlántico) se genera corteza oceánica. En las zonas de subducción (por ejemplo, debajo de la margen occidental de Sudamérica) se reabsorbe la corteza, destruyéndose al ingresar en el interior de la Tierra.

Es por esto que el piso de los océanos se genera y destruye en forma cíclica, y no existen fondos oceánicos de más de 170 Ma de antigüedad.



2.5. La Tectónica de Placas. El planeta se encuentra dividido en placas que se mueven en forma relativa una con respecto a otras. El proceso de fragmentación de Pangea se inició hace unos 180 Ma y aun continúa. Sudamérica y África se separan a partir de nuevo material que surge de la cadena centro-oceánica del Atlántico. En este lugar se genera basalto que forma el piso del océano, desplazando a los continentes hacia los costados. En tanto, del otro lado, Sudamérica choca contra la placa de Nazca en el Pacífico. Esta placa se sumerge debajo del continente deformándolo (Cordillera de los Andes) y se produce un cordón de volcanes al oeste, por donde surge el material derretido en profundidad, generando un reciclaje de la corteza terrestre. La corteza continental ocupa más de un tercio de la superficie del planeta. Cerca del 40% si se incluye la plataforma marina junto a las costas. Es menos densa que la base de los océanos y por ello permanece en la superficie, mientras la corteza oceánica se hunde. El espesor de la corteza continental es mayor. Se calcula entre 35 y 40 km de profundidad en los continentes (con máximo de 60 km en el altiplano andino) y entre 7 y 10 km en los océanos. La corteza continental se ha generado en forma permanente desde hace 3.900 Ma y aunque sufre cambios se la puede encontrar en la superficie. Esto contrasta con la corteza oceánica que se crea y destruye permanentemente. No existen rocas oceánicas con más de 170 Ma.



2.6. Corte del interior de la Tierra. (1) El núcleo interior es sólido y ocupa de 5.140-6.371 km desde la superficie. (2) La cubierta del núcleo es líquida (2.883-5.140 km). (3) El manto interior se llama mesosfera y ocupa desde 350-2.883 km. (4) El manto exterior se llama astenósfera (100-350 km). (5) La litósfera es la cubierta de la esfera terrestre (0-100 km) y contiene la costra oceánica y continental con una superficie irregular. Por encima de esta superficie esta la biosfera (o el verdín de la superficie), con unos 10 km de espesor, donde se desarrolla la vida. El movimiento de placas es impulsado por el movimiento de convección en el manto interior de la Tierra. Los tres tipos de movimiento relativos entre placas son el deslizamiento, la separación y el choque y están mostrados debajo.

La corteza continental perdura por más tiempo, se conocen áreas de 3.900 Ma. Sin embargo, la erosión, el vulcanismo y la misma tectónica de placas hace que sufra cambios permanentes por lo que las rocas antiguas se encuentran muy modificadas.

El ciclo de formación de corteza oceánica, subducción y acreción continental ha sido denominado "ciclo de Wilson" (propuesto por John Tuzo Wilson en los años 70). El ciclo señala que a la desagregación de continentes que observamos, le sigue un proceso de agregación. Este ciclo se repetiría cada 400 a 700 Ma. Como el

proceso es cíclico y continuo, debieron existir varias Pangeas anteriores y la próxima comenzaría a formarse dentro de unos 200 a 300 Ma (Fig. 2.7).

Este evento se hallaría en relación al sobrecalentamiento debajo del continente debido a perturbaciones térmicas.

Pensemos que los continentes están formados principalmente por granito (que es una roca de silicio rica en aluminio, el SiAl). El granito es mal conductor del calor comparado con el fondo oceánico compuesto de basalto (una roca ígnea rica en hierro). Es así que se acumula calor en la base del continente, la placa se deforma por la roca fundida que se acumula, se vuelve menos densa, se agrieta y se filtra material fundido en las hendiduras. Esto da lugar a extensos valles de ruptura (llamados rift), donde el continente empieza a dividirse. Es el inicio de un mar (es lo que ocurre hoy en el Mar Rojo) y más tarde de un océano. Así se formó el Atlántico.

Otra hipótesis, que probablemente se complementa con la anterior sugiere que el continente único se fracturó por el desbalanceo de la Tierra debido a la acumulación de la masa continental en un solo lugar, lo que generó un momento angular sobre la rotación de la Tierra, que terminó fracturando al continente.

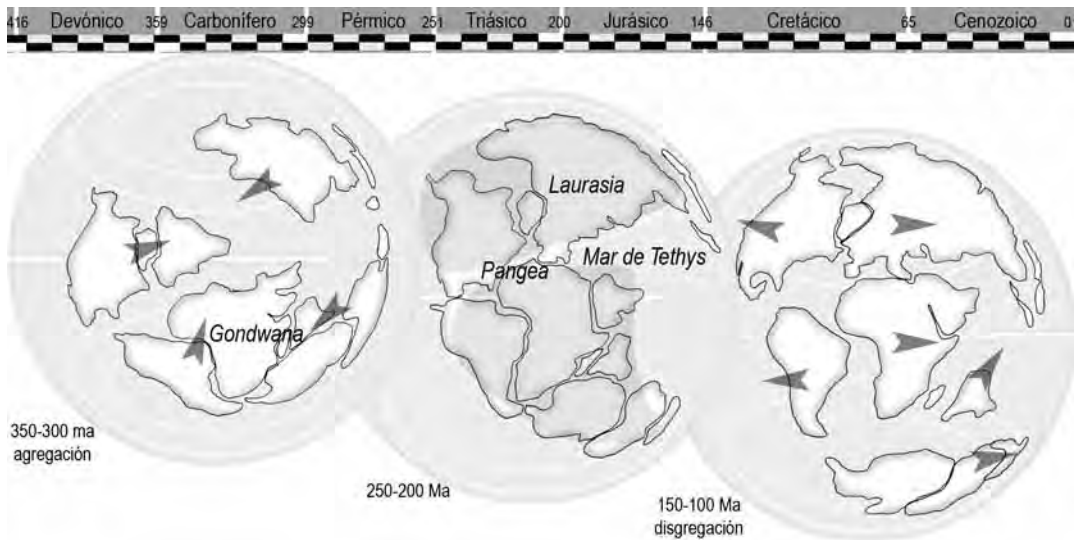
De acuerdo a estas hipótesis, los continentes se mueven llevados por las fuerzas de convección y volverán a reagruparse en forma cíclica. Tal es el caso del período previo a Pangea, en el que se formó el supercontinente anterior, Rodinia hace 800 Ma.

La ruptura de Rodinia dio lugar a una serie de fragmentos que se desplazaron y finalmente se compactaron nuevamente.

Por ejemplo, la actual Sudamérica tomó forma en

2.7. Ciclo de Wilson





2.8. Del ciclo de Wilson se deduce que los continentes sufren un proceso periódico de acreción (izquierda) y dispersión (derecha). Pangea existió como único continente en el Triásico (centro). En todo el período de estudio de nuestra Historia Natural (desde hace 550 Ma) Sudamérica se encontró en el hemisferio sur y muchas veces cerca del polo. Esto produjo épocas donde los seres vivos fueron expuestos a duras pruebas de supervivencia.

el período 500-300 Ma. Junto a África, fragmentos de Europa Oriental, la India-Kashmir-Pakistan, Madagascar, la Antártida, Australia y Nueva Zelanda formaron Gondwana, pero estas no eran las placas anteriores (Fig. 2.8).

El Ciclo de Gondwana se extiende hasta 180 Ma y abarca todos los acontecimientos de acreción (la unión de placas aisladas) hasta que comienza el ciclo de fragmentación (desde 120 Ma hasta hoy día).

Los componentes iniciales de dicha acreción que hoy forma Sudamérica son las siguientes placas (Fig. 2.9):

- Amazonia (Am en la figura) y San Francisco (SF) en Brasil. Esta placa estaba unida a África.
- Al sur se encontraban las placas de Río de la Plata (RP) y Pampia (Pa).
- En el período 400-340 Ma se unió la microplaca de Caba-Preme (CP) sobre la costa de Chile y más tarde se les agrega Chileña (Ch).
- Al sur se une finalmente la placa de Patagonia-Malvinas (PM).

Esta unión de placas generó en cada caso cadenas bajas de montañas que hoy se encuentran muy erosionadas. Hasta la división de Gondwana y el movimiento de Sudamérica hacia el oeste no comenzaron a generarse los Andes, que forman hoy el borde occidental de América del Sur.

¡Arribita la Puna!: Levantamiento de los Andes Centrales

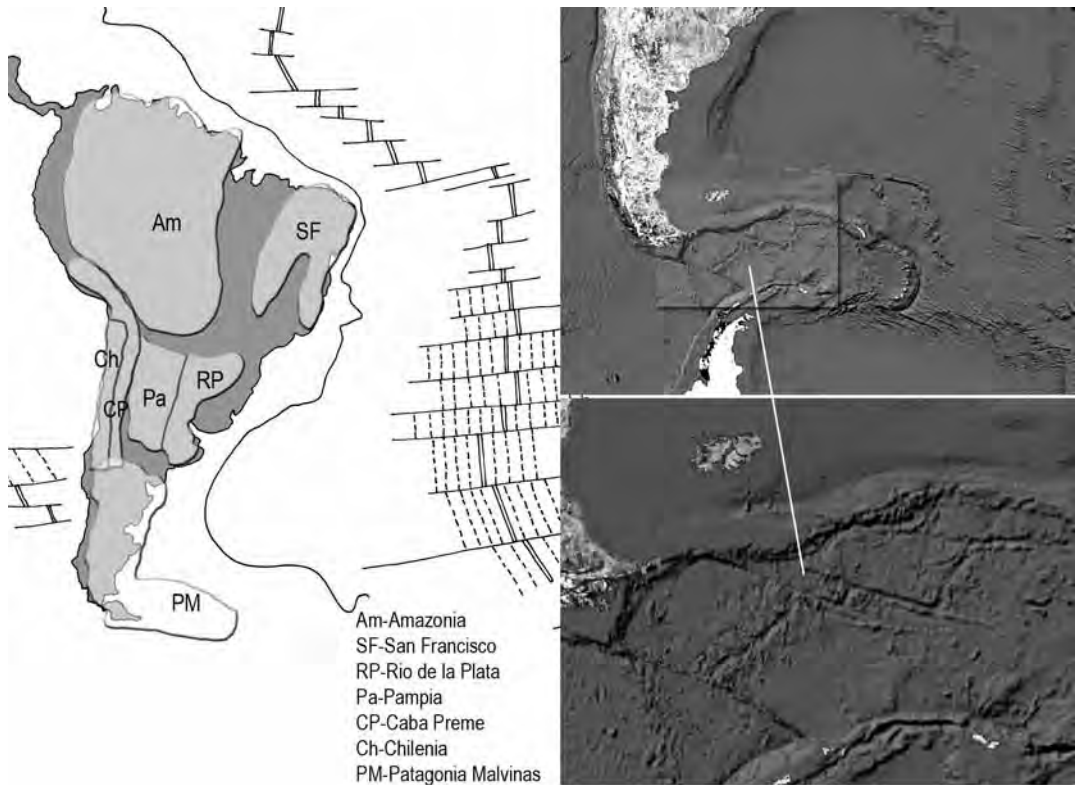
Los Andes son un ejemplo de subducción de la placa oceánica (la Placa de Nazca) debajo del continente (la Placa Sudamericana). Esta colisión produce la deformación del continente y la acumulación de energía que forma montañas genera cadenas de volcanes y produce frecuentes terremotos.

Por ello es interesante conocer su evolución y las consecuencias que ha tenido en el clima del centro y oriente de Sudamérica.

Los Andes forman una barrera para la circulación de los vientos que provienen desde el sudoeste, que contribuyen al enfriamiento de esta parte del planeta desde hace unos 23 Ma.

La Patagonia actual es yerma debido a que la cordillera, aunque no muy alta, interrumpe la circulación de los vientos húmedos, por lo que las precipitaciones se producen principalmente en territorio de Chile en el bosque Valdiviano. Más al norte, en Bolivia, el altiplano divide un oriente amazónico de un oeste árido.

Los métodos para estimar las fechas de elevación de los Andes son indirectos. Se aplica la estratigrafía; la historia climática; la paleoflora; el estudio de la corteza; el análisis de superficies de igual formación; la erosión y sedimentación y el vulcanismo.



2.9. Sudamérica se formó como el aglutinado de varias pequeñas placas hace más de 300 Ma.

Con las herramientas actuales se ha podido determinar que los primeros indicios del choque entre placas (Nazca y Sudamericana) ocurrieron hace 89 Ma, llenando de ceniza volcánica a los ambientes poblados por dinosaurios en varios lugares de Sudamérica. Parte de ello llegó al yacimiento de "La Buitrera" dejando una capa blanca entre las arenas coloradas y enterrando cocodrilos, serpientes con patas y carnívoros como *Buitreraptor*. Sin embargo, las edades no son iguales para toda la línea norte-sur del evento.

La progresiva elevación del terreno a lo largo del tiempo llevó antiguos depósitos marinos de 67 Ma de antigüedad hasta los 3.000 m de promedio en el Altiplano actual. Sin embargo, la mitad del alzamiento del Altiplano ocurrió en los últimos 10 Ma (Fig. 2.10), llevando al Altiplano y sus desiertos al estado de aridez actual.

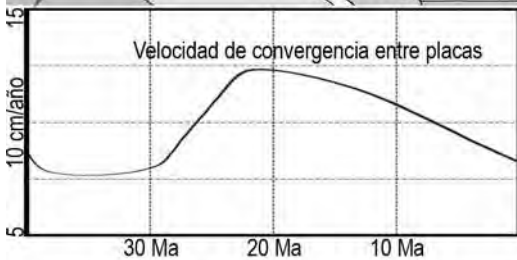
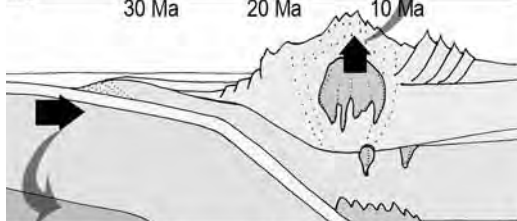
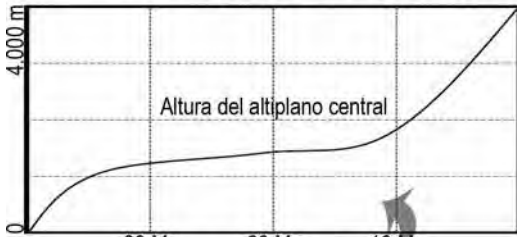
Aunque el primer enfriamiento climático del Cenozoico ocurrió hace 35 Ma, entre 15 y 12,5 Ma el clima global se enfrió nuevamente. En ese momento se expandió la capa de hielo antártico, las aguas profundas se enfriaron, la circulación atmosférica y oceánica se intensificó lo que contribuyó al desecamiento del Altiplano. Al mismo tiempo ocurría el secamiento de Australia y el norte de África.

Resumiendo, la conformación reciente de Sudamérica tuvo las siguientes etapas. Un período de acreción (500-300 Ma) donde pequeñas placas se unieron al conglomerado principal formado por Brasil y África. Un período de estabilidad (300-100 Ma) donde no existía la cordillera de los Andes y se inicia la separación desde África. Un período final incluyó la fragmentación y movimiento con la formación de los Andes en el oeste.



2.10. Formación de los Andes Centrales. Se muestra la evolución en los últimos 40 Ma en lo referente a la altura del altiplano actual y la velocidad de choque entre las placas, que luego de un máximo hace 25 Ma se desacelera.

Arriba, se observa como la losa de corteza oceánica subductada llega a la zona de Benioff y comienza a fundirse. El material incandescente sale por los volcanes, que se ubicarán más cerca (Mendoza) o mas lejos de la costa (Córdoba) según el ángulo en que se introdujo la placa. Estudiando las rocas no muy derretidas que salen de los volcanes (xenolitos), los geólogos pueden conocer como era la losa subductada.



La medición y segmentación del tiempo es probablemente más antigua que la ciencia y quizás tenga que ver con una técnica de múltiples utilidades, pasando por la coordinación en cacerías y los tiempos de siembra y cosecha. De todos modos, desde el origen de la ciencia se ha intentado medir el tiempo (reloj) y dividirlo (calendario) con la mayor precisión posible. Sin embargo, en la medida en que se retrocede en el reloj de la historia, el conocimiento se torna más impreciso, el error que se comete es mayor y el número de interpretaciones aumenta mientras disminuye el de certezas. Con ellas, la división en intervalos de tiempo (los períodos geológicos) también se hace imprecisa. Sin embargo, disponemos de información suficiente para intentar una reconstrucción de la Historia Natural con un razonable margen de dudas.

3

Lo pasado, medido

1. La medición del tiempo

Los métodos utilizados para medir el paso del tiempo varían en los organismos. Los vertebrados tenemos numerosos sensores que nos dicen si los días se van haciendo más largos y con ello sabemos que llega la primavera. Esta percepción se realiza principalmente (aunque no únicamente) con el órgano parietal o tercer ojo de algunos vertebrados. Los humanos podemos medir el tiempo de un modo más preciso gracias a capacidades deductivas.

Un paisano podrá decir cuánto hace que alguien pasó caminando por la precisión de los bordes de una huella o por si está afectada por sucesos que ocurrieron después, como viento o lluvia. Nosotros podemos saber cuánto hace que murió un animal por la proporción entre las larvas de mosca y las pupas, o que hora es por la luminosidad de una tarde o la posición del sol o la luna. Pero hablar de tiempo en la historia de nuestro planeta o de la vida, es otro cantar, donde mucho se ha desafiado.

Hoy día hablamos con soltura de millones de años, aunque no hay humano que pueda imaginar esas cifras en su mente. El reconocimiento de la verdadera antigüedad de nuestro planeta debió vencer muchas dificultades políticas y religiosas.

Pero la pregunta se formaba y volvía a aparecer en cada mente del pasado desde los antiguos griegos y mucho antes ¿Qué grandes procesos geológicos, como elevarse montañas y formarse mares, podrían haberse desarrollado tan solo en unos pocos milenios? No, no era posible. La Naturaleza debía contar con al menos unos cuantos millones de años de existencia para lograrlo. El problema era que no coincidía con la edad calculada por los religiosos.

Hacia 1650, el obispo James Ussher, sumó las edades de los patriarcas bíblicos desde Adán siguiendo la genealogía de Jesús y llegó a la conclusión de que el origen de la Tierra se había producido el día 23 de octubre del año 4004 AC, es decir que la tierra tenía unos 6000 años.

Dos milenios antes, el filósofo griego Anaxágoras, en el año 450 AC había sostenido que “los ciclos de la Tierra son lentos”, pero la magnitud de esa aseveración, como la del concepto de infinitud del que hablaba Epicuro, tardarían milenios en probarse. De hecho, aún el célebre físico Isaac Newton suponía que la historia del hombre se había desarrollado durante el mismo período que la historia de la Tierra. Las respuestas llegaron de la mano de la Paleontología y la Geología.

Contado es fácil: El descubrimiento del tiempo profundo

El conde de Buffon planteó revolucionariamente en 1774 que: “La Tierra se formó por el choque de un meteorito contra el sol y tardó en enfriarse 75.000 años”.

Georges Cuvier propuso en 1810 que los fósiles de París tenían “miles de siglos” y que en el pasado habían existido extinciones pero mayormente ligadas a eventos regionales, no globales. Buckland (1823), por otro lado, consideraba que había habido grandes cataclismos destructores (extinciones masivas) causados tal vez por una inclinación del eje de la Tierra o por la aproximación de un cometa. Otros propusieron creaciones sucesivas que producían nuevas especies. A estas observaciones, mucho aportó la obra del geólogo James Hutton (1726-1797): “La Tierra es antigua, cambiante y sus ciclos llevan millones de años”.

El geólogo Charles Lyell (1797-1875), discípulo de Hutton, sostenía también que los procesos geológicos

eran lentos, constantes y llevaban mucho tiempo. Lyell calculó la edad de la Tierra mediante la estratigrafía en 100 Ma. Ese "gradualismo geológico" influyó directamente sobre Darwin que aseguraba: "La evolución necesita mucho tiempo, la Tierra debe tener al menos unos 300 Ma".

Sin embargo, el prestigioso químico William Thomson, mejor conocido como Lord Kelvin (1824-1907) le otorgaba una edad mucho menor, estimó en 1862, por métodos físico-químicos que: "Si la Tierra se hubiera enfriado a velocidad constante habría tardado 24 a 40 Ma". Por su parte, John Joly en 1890 calculó que "Si los mares se hicieron salados por los minerales que les traían los ríos, a velocidad constante, se habrían salado en 80 a 90 Ma".

El dato que acercó las cifras a las edades que hoy conocemos lo aportó el químico Rutherford en 1905, quien sostuvo que "Los núcleos de los átomos radiactivos se desintegran a velocidad constante". Los más antiguos datados entonces, eran de hace 570 Ma.

En 1907, Boltwood utilizando el método del Uranio-Plomo calculó una edad de 1.640 Ma y los estudios geofísicos de 1929 llevaron ese número a 3400 Ma para la antigüedad del planeta.

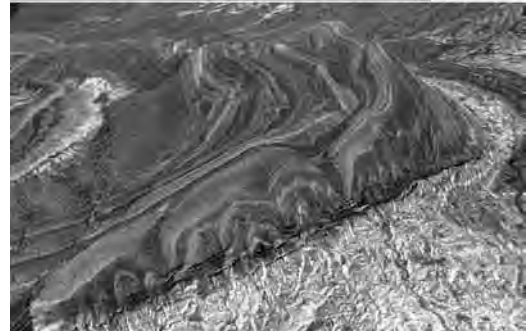
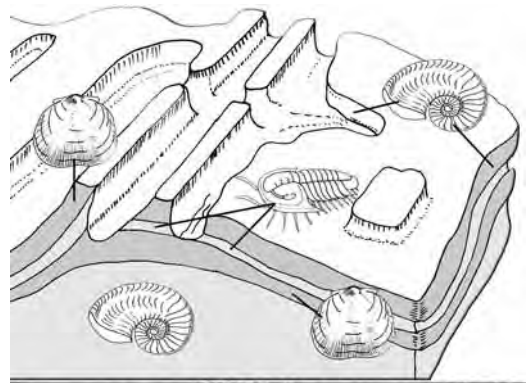
Hoy podemos dar con bastante precisión un puñado de fechas fundamentales para poder manejar referencias, por ejemplo:

- Humanos salen de África: 1 Ma
- Extinción de los dinosaurios: 65 Ma
- Rocas terrestres más antiguas (Australia): 4300 Ma.
- Rocas extraterrestres más antiguas (meteoritos): 4500 Ma.
- Antigüedad del Universo: 13400 Ma.

El reloj estratigráfico y los fósiles guía

Tener la certeza de cuándo ocurrió determinado hecho histórico es fundamental para correlacionar diferentes acontecimientos en un área o en diferentes zonas del planeta. Dado que no existe una forma exacta de medir el tiempo pasado, se recurre a variadas herramientas indirectas para hacerlo. No obstante, las dificultades para medir el tiempo histórico son muy grandes.

Aunque ya los "Hermanos de la Pureza", musulmanes shiítas de Siria, publicaron hacia 975 "El propósito de la Salvia", con detalladas descripciones del proceso de la estratificación en las rocas, el principio estratigráfico o de superposición fue enunciado en occidente en el año 1669 por el danés Niels Stensen (Nicolaus Steno) (1638-1686), a partir de su trabajo en Toscana, Italia. Este concepto indica que, salvo pliegues muy modificados por la orogenia (la deformación de los estratos geológicos por la tectónica de placas), el estrato inferior es



3.1. El reloj estratigráfico se puede seguir mediante los fósiles guía. Cada capa puede contener fósiles que son seguidos por kilómetros más allá de los pliegues y faltantes que ocurran.

más antiguo que el superior. También determina que los estratos más antiguos contienen a las especies más primordiales y los estratos superiores, a las más modernas.

Steno también contribuyó a la interpretación de las glosopetras, las lenguas de piedra, misteriosos fósiles que nadie lograba explicar y que Steno reconoció como dientes de antiguos tiburones que cayeron allí cuando la roca era sedimento marino suelto.

Su trabajo sería llevado a la práctica más de un siglo después por el británico William Smith (1769-1839), ingeniero civil en canales, quien relacionó estratos de distintos lugares con su contenido en fósiles de amonites (cefalópodos fósiles, parientes lejanos de los pulpos y calamares) comparables, proponiendo el Principio de Correlación Paleontológica. A pesar de ser el autor del primer mapa geológico de Gran Bretaña, en 1819, fue enviado a prisión por deudas.

Smith inició la técnica de la bioestratigrafía, el estudio de la vida en los distintos estratos geológicos, que utiliza la relación de estratos comparables en zonas vecinas, considerando a las capas estratigráficas como las hojas de un libro con sus fósiles propios (Fig. 3.1).

Las modificaciones en los estratos pueden provenir de fuerzas geológicas que pliegan el terreno (como el choque de placas continentales o el vulcanismo), de la erosión (viento y lluvia) y sedimentación que lleva materiales desde capas más antiguas sobre otras más modernas o de la acción de la vida animal que al excavar modifica en pequeña escala los estratos existentes.

Cuando la alteración tectónica es leve, los estratos pueden seguirse por kilómetros y, aunque algunas veces desaparecen bajo otros estratos superiores o se encuentran erosionados, pueden dar importante información sobre la edad relativa. Para ello, un método valioso es el de los fósiles guía, especies del pasado que habitaron muchos lugares del mundo, pero por pocos miles de años. De ese modo, su presencia sirve para marcar una etapa concreta. Entre los fósiles utilizados como guía, se destacan los microfósiles, estudiados por la micropaleontología. Esta rama de la paleontología fue desarrollada especialmente por el médico y naturalista francés Alcides Desalines d'Orbigny (1802-1857) quien, invitado a Buenos Aires en 1827 por Bernardino Rivadavia, estudió los estratos representados en las rocas de América del Sur y su fauna característica, notando que la misma se restringía a pisos determinados.

La obra de d'Orbigny, considerado "el padre de la Micropaleontología" incluye, además de notas geológicas, paleontológicas y etnográficas, las descripciones de 160 mamíferos, 860 pájaros, 115 reptiles, 170 peces, 5.000 insectos y crustáceos, 3.000 plantas.

Los microfósiles incluyen a todos los fósiles microscópicos, incluyendo entre otros a: foraminíferos (parientes de las amebas) unicelulares, pequeños crustáceos llamados ostrácodos, granos de polen y muchos otros. Son excelentes "fósiles guía" y elementos clave para la identificación y datación de estratos, dada su gran abundancia. De esta forma es posible estudiar en detalle un determinado lugar y relacionarlo con las zonas cercanas mediante la comparación de estratos.

Utilizando la Bioestratigrafía, ya a comienzos del siglo XX se había dividido el tiempo geológico en Paleozoico, Mesozoico y Cenozoico, incluyendo todos los períodos integrados.

La propuesta formal del nombre de las eras la realizó John Phillips, sobrino de William Smith en 1841. Para determinar las divisiones el mismo Phillips estudió 20 años después los cambios más importantes en la secuencia de la vida, señalando las extinciones masivas y los subsecuentes incrementos de diversidad en la etapa siguiente.

El conocimiento de entonces no reconocía evidencias de seres vivos previas al período Cámbrico, pero hoy sabemos que para ese entonces la vida ya

era antigua en la Tierra. De hecho, el Proterozoico es una larga etapa de enorme importancia en el origen y evolución de la vida.

La división del tiempo realizada hace más de 150 años aún perdura, y avanzan permanentemente las investigaciones para determinar cuándo ocurrieron los cambios entre períodos geológicos y porqué.

El cálculo de la edad de la Tierra a partir del tiempo de enfriamiento realizado por Lord Kelvin falló por no tomar en cuenta el calentamiento generado por la radioactividad natural y el flujo interno de convección, pero sentó el precedente para el uso de métodos físicos para calcular la edad de la Tierra.

El reloj radimétrico y los isótopos

La existencia de isótopos radiactivos fue descubierta por azar en 1896 por Antoine-Henri Becquerel (1852-1908) trabajando con la fluorescencia de las sales de uranio. Dos años más tarde Marie y Pierre Curie encontraron la radiactividad en el radio, que resultó ser millones de veces más activo que el uranio. Todos ellos compartieron el premio Nobel de Física (1903). Tras reconocer que la radioactividad acompañaba la desintegración de átomos, Ernest Rutherford la propone como origen de la energía del sol y posible medio para datar. Pocos años más tarde, en 1905, Rutherford usó el reloj obtenido a partir de isótopos de uranio para medir la edad de una roca en 570 Ma.

Dos décadas más tarde, el físico checo Guido Beck, fundador de la Asociación Física Argentina, publicaba su tesis sobre campos gravitatorios y ondas electromagnéticas, incluyendo la clasificación de isótopos y una investigación sobre las propiedades de los fragmentos resultantes de la fisión del uranio.

El reloj radiométrico se fundamenta en la existencia de isótopos. El átomo está formado por un núcleo que contiene protones (con carga positiva) y neutrones (sin carga). El número de electrones (con carga negativa) que giran en torno al núcleo es igual al de protones, con ello la carga eléctrica total del átomo es neutra. Un isótopo es un átomo cuyo núcleo, con la misma cantidad de protones, varía en el número de sus neutrones.

Por ejemplo, el carbono tiene 6 protones en el núcleo. Pero en la atmósfera se observan 3 isótopos que se denominan Carbono-12 (con 6 protones y 6 neutrones), C-13 (con 7 neutrones) y C-14 (con 8 neutrones). Las propiedades químicas de los isótopos son las mismas para todos (por ello se combinan con los mismos tipos de átomos y forman las mismas moléculas), pero difieren en algunas propiedades físicas (como el peso, la estabilidad del átomo a largo plazo y la radiactividad que muestran).

En la naturaleza se pueden encontrar 92 elementos, de los cuales el carbono es solo uno de ellos. Algunos elementos no tienen isótopos y otros llegan a tener hasta 8 isótopos.

Los isótopos pueden ser estables o inestables. Los isótopos con núcleo estable son "casi" eternos, pero los inestables se desintegran para formar otros átomos. En algunos casos esta desintegración se realiza en varias etapas, hasta llegar a ser un isótopo estable y detener la desintegración. Ver Fig. 3.2.

La tasa de desintegración de los isótopos depende de cada elemento y se expresa como tiempo de "vida media". Por ejemplo, para el C-14 (que es un isótopo inestable del carbono) la mitad de los átomos se desintegran luego de 5.730 años. En los siguientes 5.730 años se desintegrará la mitad de los que quedan. Y así sucesivamente.

Los principales pares de isótopos radiactivos que suelen utilizarse son:

Par radiactivo	vida media
Uranio-238•Plomo-206	4.500 Ma
Uranio-235•Plomo-207	704 Ma
Torio-232•Plomo-208	14.000 Ma
Rubidio-87•Estroncio-87	48.800 Ma
Potasio-40•Argón-40	1.300 Ma

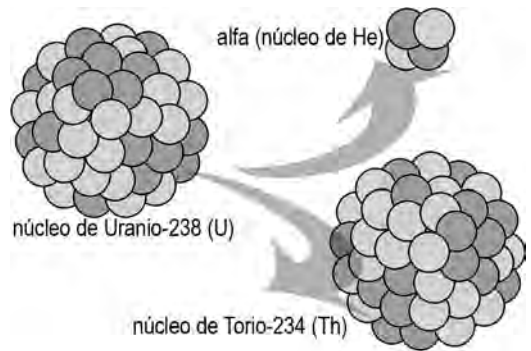
Esta particularidad física de los isótopos se aprovecha para medir la edad de un material desde el momento en que se originó.

Para conocer esta edad se cuenta la proporción entre los átomos aun activos y los descendientes. El isótopo más popular en la datación es el C-14. Sin embargo, como sólo puede ser usado para fechas no mayores a 100.000 años (en materiales sub-fósiles), casi no resulta de aplicación en el estudio de los grandes eventos de la evolución de la vida. En el apartado anexo se menciona la técnica del C-14.

Las rocas que formaron la Tierra han sido destruidas por los procesos orogénicos y sedimentarios, por lo que no es posible medirlas directamente. Sin embargo, los meteoritos, que se formaron en la misma época y con los mismos materiales, no han sufrido este proceso de transformación. Si aplicamos el método radimétrico (en este caso puede ser el rubidio-estroncio) a los meteoritos, podemos calcular la edad de la Tierra.

En 1953, Fiesel Houtermans y Clair Patterson publicaron independientemente sus estimaciones de la edad de la Tierra según dataciones radimétricas de meteoritos, ambas fueron cercanas a los 4.500 Ma.

En Australia y Canadá se han encontrado rocas terrestres con una edad de casi 4.000 Ma, lo que indica que para aquel momento ya existía una corteza



3.2. El decaimiento radiactivo del isótopo Uranio-238 se produce cuando emite una partícula alfa (un núcleo de helio formado por 2 protones y 2 neutrones). El resultado es un átomo de Torio-234. Es uno de los pares radiactivos usados para medir el tiempo mediante el reloj radimétrico.

continental en la Tierra que ha perdurado a pesar de la tectónica y el desgaste. También la Luna se originó en la misma época que la Tierra y como no posee un proceso geológico destructivo, es posible medir la edad de sus rocas originales.

El reloj Paleomagnético

Este método aprovecha el magnetismo natural de las rocas. Los minerales de hierro de la roca fundida (el magma) se orientan de acuerdo al magnetismo terrestre del momento antes de solidificar. En el capítulo 2 explicamos cómo se genera el paleomagnetismo cuando una roca baja su temperatura por debajo de los 6.000° C. Si se realiza un seguimiento en diferentes capas se puede hacer un mapa de una correlación temporal, compararlo con los fósiles, unirlo a la bioestratigrafía y a la datación por isótopos.

Todos estos métodos pueden utilizarse a la vez, contrastándolos y complementándolos entre sí. De esta forma, la información obtenida resulta cada vez más precisa y confiable. Sin embargo, existe un método independiente que toma en cuenta la evolución de los organismos vivos. Es el denominado "reloj molecular".

2. El Reloj Molecular

La estructura molecular de la vida pudo interpretarse gracias a notables avances teóricos y técnicos, desarrollados durante la segunda mitad del siglo XX.

Ya en los setenta se pudo comprobar que el chimpancé (*Pan troglodytes*) y el hombre (*Homo sapiens*)

El método de Carbono-14

Este método toma en cuenta la proporción del C-14 respecto de los otros dos isótopos, el C-13 y el más abundante C-12. La proporción en la atmósfera de estos isótopos es casi constante a lo largo del tiempo y corresponde a 99,9% para el C-12, el 1,1% para el C-13 y apenas $1,18 \times 10^{-14}$ % para el C-14.

El C-14 se forma cuando el nitrógeno N-14 atmosférico es bombardeado por la radiación cósmica. El C-14 es inestable (radiactivo) y se desintegra nuevamente en N-14 con una vida media de 5.730 años. Supongamos que la radiación promedio que recibe la Tierra desde el cosmos se mantiene constante a largo plazo. Entonces la proporción de C-14 y los otros isótopos en la atmósfera será la misma en cualquier época de la historia de la vida.

Pero esta suposición no es cierta, ya que la actividad solar fluctúa y, está probado que la proporción varió sustancialmente con las pruebas nucleares atmosféricas que se realizaron a mediados del siglo XX. Así que se requiere realizar ajustes al método. Pero, ¿Cuál es el método?

Los organismos vivos incorporan el C-14 que se encuentra en la atmósfera mediante la fotosíntesis de las plantas. El ciclo de la vida propaga al C-14 desde los vegetales a lo largo de toda la cadena alimenticia. Cuando un organismo muere, la cantidad de C-14 queda “congelada” y comienza el proceso de radioactividad natural. Si el organismo se fosiliza y es recuperado por un investigador, es posible contar la proporción de C-14 respecto de los otros isótopos.

El C-12 no es radiactivo (su cantidad es constante), pero el C-14 se desintegra, por ejemplo, si existían al momento de la muerte del organismo 1.000 átomos de C-14, 5.730 años después habrá 500, luego de 11.460 años quedarán 250 átomos, pasados 17.190 años habrá 125, etc. El tiempo transcurrido se refleja en la disminución del C-14, es decir en la relación que se encuentran con los otros átomos de carbono, C-12 y C-13.

El método de C-14 es especialmente útil para épocas cercanas (hasta 100.000 años). Para medir millones de años se requiere trabajar con isóto-

pos de mayor período de desintegración, como el rubidio-87 que se transforma en estroncio-87 a una velocidad de 48.900 Ma de “vida media”. Es posible usar este isótopo para medir edades cercanas al origen de la Tierra.

La medición del tiempo mediante los isótopos radiactivos es un método absoluto. Pero existen otros métodos que permiten llegar a un valor relativo si se conoce otro dato de referencia. De gran ayuda para sincronizar el reloj de carbono ha sido la Dendrocronología que ha permitido extender el método de datación del C-14 y en ciertos casos ayudar a ajustarlo. Este método se basa en el conocimiento de la fecha de tala de un árbol tomando en cuenta el último anillo que ha crecido. Además el espesor de los anillos es un indicador del clima del año correspondiente. Con los árboles vivientes se puede hacer un diagrama que refleje el pasado cercano, pero utilizando madera de construcciones antiguas es posible compaginar una historia de más largo plazo. Compaginando la historia del tamaño de los anillos de distintos árboles es posible extendernos hacia el pasado. De esta forma se puede calibrar y corregir el reloj del C-14.

Pero, no solo los árboles nos informan sobre el clima y el transcurso del tiempo. También los caracoles tienen sus anillos, pero estos son diarios. Utilizando esta información se sabe que en el período Cámbrico el año tenía 424 días, en el Silúrico 402 y en el Devónico tenía 396 días. Es decir, la cantidad de días disminuye a medida que nos acercamos al presente. Esto se debe a que existe una desaceleración en la rotación de la Tierra (17 segundos cada millón de años).

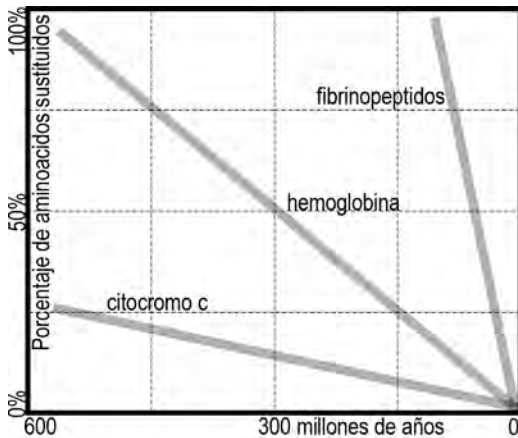
La desaceleración es producida por las mareas generadas por la gravedad que ejercen la Luna y el Sol sobre los océanos. Pero no solo la Luna y el Sol producen mareas; la variación de la presión barométrica produce 1 cm de variación del nivel del océano por cada 1 hectopascal. Este movimiento permanente del agua alrededor del planeta genera una fricción que frena la rotación de la Tierra. Pero a la vez, la disminución en la cantidad de días implica que la Luna se aleja lentamente de la Tierra a una velocidad de 38 km cada millón de años.

estaban mucho más emparentados de lo que se pensaba, compartían más del 95% de sus genes.

A inicios del siglo XXI, el ADN del hombre y de las principales especies de animales habían sido secuen-

ciados, lo que contribuyó al armado de un “arbusco de la vida” basado exclusivamente en parentesco, no en semejanzas superficiales.

El descubrimiento de que todos los seres vivos del



3.3. Las diferencias en las moléculas se acumulan a lo largo del tiempo. Se muestra el porcentaje de sustituciones de aminoácidos en el citocromo-C, hemoglobina y fibrinopeptidos, a lo largo del tiempo. Las rectas muestran la aproximación lineal a los valores reales de diferentes especies. Por ello es que el “reloj molecular” no es un cronómetro, no es determinista (es una aproximación lineal de valores dispersos).

planeta compartimos para la formación de nuestras proteínas, los mismos veinte aminoácidos, es una de las evidencias más sólidas de que todos los seres vivos provenimos de un mismo ancestro, ya que las combinaciones moleculares posibles son muchas y los veinte que usamos son fruto del azar y la contingencia.

No es de extrañar entonces que la comparación entre el ADN y otras moléculas de los seres vivos puedan entregar información de utilidad para comprender cuándo se separaron los distintos linajes en la Historia Natural. Mucho más difícil es lograr el mismo resultado con organismos extintos.

Los fósiles en rocas no preservan las moléculas. Sin embargo, la inclusión de insectos en ámbar, ha permitido la extracción de material genético. La idea, popularizada por el libro de Michael Crichton y la película basada en esa obra, “Parque Jurásico”, ha sido desarrollada intensamente en las últimas décadas. No obstante, los resultados han sido desalentadores, debido a que, el ADN rescatado se hallaba bastante fragmentado.

Un caso más exitoso es el de los organismos que fueron congelados durante las glaciaciones (por ejemplo mamuts) que, además de ser relativamente recientes, se han podido preservar en un medio inerte.

La evolución molecular

Luego de que James Watson y Francis Crick publicaran su trabajo sobre la estructura molecular del ADN en

Nature (1953), con las fotografías de rayos X de Rosalind Franklin, el crecimiento de la biología molecular se disparó. En 1965, ya se proponía el uso del “reloj molecular” en organismos de los cuales no se disponía de registros fósiles confiables.

La información así obtenida es controversial, ya que muchas veces sus resultados están en conflicto con los tiempos paleontológicos y los datos morfológicos, pero es un método que abre nuevas puertas, genera nuevas preguntas y propone otros desafíos.

No obstante, la apreciación de los “linajes fantasma” (es decir, toda una línea de organismos que se supone estaban ya presentes pero no han podido ser hallados como fósiles) se ha hecho fundamental en los últimos años.

En aquel entonces se investigó la secuencia de aminoácidos que componen la molécula de hemoglobina de la sangre. Por ejemplo, se estableció una diferencia de 18 aminoácidos entre el ser humano y el caballo. Paralelamente, la paleontología estimó en 65 Ma el momento de separación entre ambas ramas de mamíferos (los primates y los perisodáctilos).

También se encontró una diferencia de 35 aminoácidos con las aves, en tanto la paleontología remonta a 310 Ma la separación entre las dos ramas de amniotas, los vertebrados capaces de vivir y reproducirse en tierra firme. En el caso de los sapos, la diferencia es de 69 aminoácidos (correspondería con el origen del clado de los reptiliomorfos, que incluye a los reptiles, con respecto al clado que originó a los lisanfibios, el grupo al que pertenecen los modernos anfibios) y estimado en 320 Ma. Con el tiburón la diferencia es de 79 aminoácidos y se correspondería con los 420 Ma transcurridos desde la separación de los peces condriktios (rayas, tiburones y holocéfalos) con nuestro linaje de osteictios, los peces óseos.

En palabras simples, la diferencia de aminoácidos y el tiempo tendría una relación “próxima a una recta” (Fig. 3.3). Esto generó la idea de que se podría usar este reloj molecular para obtener información sobre el tiempo de evolución transcurrido. A partir de esta hipótesis, se comenzaron a estudiar otras proteínas y la molécula de ADN en particular.

La idea fundamental para definir el reloj molecular es que “la tasa de mutaciones se acumula en forma proporcional al tiempo” y esta proporción es una recta. Sin embargo, esta hipótesis ha sido puesta en duda y generó controversias, ya que la tasa de acumulación de cambios en la secuencia de genes no necesariamente ocurre a la misma velocidad.

En realidad, la tasa varía en diferentes grupos y en diferentes tiempos, por ejemplo, los pequeños organis-

mos se reproducen más rápido y la tasa de cambio sería mayor. Sin embargo, es posible que existan insectos con cambios mínimos en su aspecto (pero no en su ADN) desde hace 300 Ma. La tasa de cambio podría ser medida en términos de número de generaciones y no por número de años transcurridos.

El reloj molecular no es un cronómetro preciso, sino que trabaja a muy largo plazo. No puede dar precisión sobre cortos períodos de tiempo con fuertes fluctuaciones genéticas como es el caso de la explosión del período Cámbrico o la extinción en masa del Pérmico. Se ha propuesto que los procesos explosivos, como el que se genera luego de una extinción en masa, podrían acelerar el reloj molecular. En definitiva no podemos conocer la tasa de cambios en diferentes etapas.

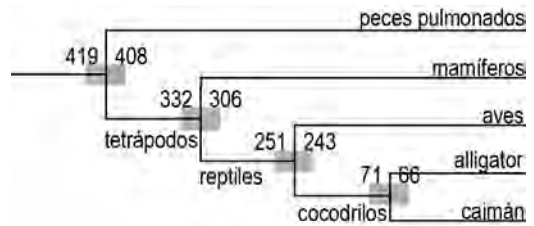
El reloj molecular no permite determinar tiempos geológicos pero da una idea de evolución que puede ser correlacionada con los métodos geológicos de medida del tiempo.

Ajustes al reloj molecular

Como el reloj molecular puede tener distinta velocidad en distinto tiempo y en distintas especies, se utilizan puntos de referencia en la historia de la vida que permiten el ajuste de toda la escala a estos puntos. Para lograrlo se requiere llegar a puntos donde la calidad del registro de los fósiles permita una datación segura y donde se disponga de una filogenia certera tanto del grupo que se está estudiando como de los grupos hermanos. De esta forma tendremos puntos intermedios precisos y dudas menores entre estos puntos, a partir de los fósiles.

También es necesario que los puntos de ajuste se encuentren distribuidos en el tiempo. Los siguientes puntos son buenos indicadores de ajuste. El primero se encuentra en el entorno 419-408 Ma cuando aparece la dicotomía entre los peces de aletas lobuladas (crosoterigios) y los tetrápodos ("anfibios"). El segundo ocurre en el entorno 332-306 Ma con la separación de los sinápsidos, que incluyen a los mamíferos, del resto de los amniotas, es decir, los reptiles. El tercero se obtiene cerca de 251-243 Ma con la separación de los dinosaurios del resto de los arcosaurios o, dicho de otro modo, de las aves y los cocodrilos. El último punto nos lo da la separación del género *Alligator* de los caimanes, hace entre 71-66 Ma (Fig. 3.4).

Esta información obtenida a partir del reloj molecular, combinada con los otros relojes disponibles, ha permitido aplicar una escala de tiempo al diagrama de árbol que acompaña cada capítulo de este trabajo. Aceptando los riesgos de esta operación, podemos observar la Historia Natural con una perspectiva que se aproxima



3.4. Algunos puntos posibles donde el reloj molecular se puede ajustar con los datos muy precisos de la paleontología.

en parte a lo ocurrido. ¿La exactitud?, suficiente para nuestros propósitos.

Trabajar con el ADN

De todas las moléculas de la vida el ADN (Ácido Desoxirribonucleico) es la más importante y conocida. El ADN es el material genético de todos los organismos (exceptuando ciertos virus).

Nuestro ADN está compuesto por nucleótidos, que son secuencias de 4 unidades químicas A-T (Adenina que se une con Timina) y C-G (Citosina que se une con Guanina). Estos pares forman cadenas que se enrollan en la conocida "doble hélice" descrita por Watson y Crick. Secuencias específicas de esta cadena forman los genes. Por ejemplo, el ser humano tiene cerca de 3×10^9 nucleótidos en 23.000 genes. Muchos genes llevan información para construir las proteínas. Pero no siempre. Gran parte del material genético es estructural y, por ello, neutro ante las mutaciones o errores de copia que pueda sufrir.

Con el ADN se realizan dos tipos de estudios para conocer el grado de familiaridad de las especies. Uno es lograr la secuenciación completa o parcial de algunos genes. El otro es comparar el ADN de dos organismos vivos distintos para observar el grado de coincidencia.

Tras descifrar la secuencia completa de pares de nucleótidos que componen la molécula de ADN, pueden compararse los resultados con los de otras especies. De esta forma se pueden mapear las partes que se corresponden con pocas diferencias y otras que son muy diferentes.

Para evaluar el grado de parentesco entre dos especies diferentes se puede usar la técnica de hibridación del ADN. Existen variantes de la técnica por lo que solo mencionamos el concepto básico. Se comienza partiendo de la molécula de ADN y separando las dos ramas de la hélice, rompiendo los enlaces entre ambos lados de la cadena, para lo que puede usarse calor.

Luego se procede a combinar el ADN de dos especies distintas y se enfría la mezcla hasta que se

Eras y períodos geológicos

La división de la historia de la Tierra en períodos es conveniente para referirse al pasado. Por ejemplo, decir que “se considera a *Marasuchus* ubicado en la base de la evolución de todos los grupos de dinosaurios y que vivió al comenzar el período Triásico” es más simple que indicar una fecha como 238 Ma, que podría cambiar con métodos de datación más exactos. Casi con seguridad, *Marasuchus* no es el ancestro de los dinosaurios, sino un descendiente derivado del verdadero ancestro que habría vivido algunos millones de años antes.

La historia de la vida se divide en cuatro grandes eones: hadeano, arqueano, proterozoico y fanerozoico, cada uno dividido en eras, según la propuesta de John Phillips (1841), que propone formalmente las eras geológicas Paleozoica, Mesozoica y Cenozoica. Durante el eón Proterozoico, desde poco después del origen de la vida (2.500 Ma) hasta 542 Ma atrás, vivieron organismos unicelulares y se originaron los organismos pluricelulares, como las plantas y los animales. Esta etapa se estudia en el capítulo 4.

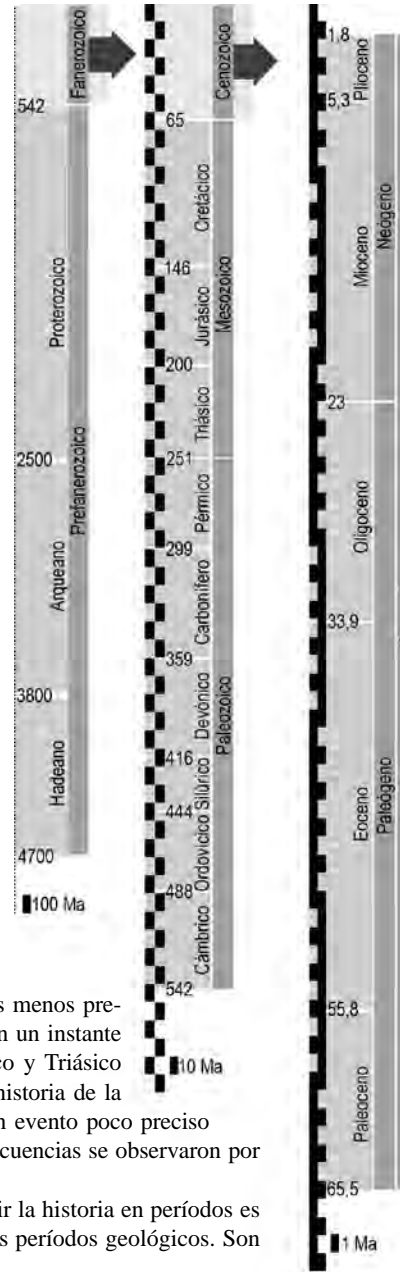
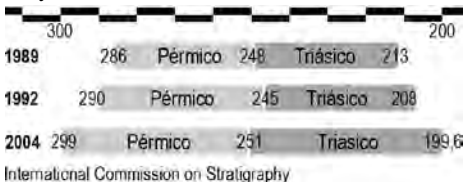
Ya en el eón Fanerozoico, su primera era, la Paleozoica, se inicia con el surgimiento de los grandes grupos (filos) de animales y vegetales y finaliza con la mayor extinción en masa de la Historia Natural hace 251 Ma. Los capítulos 5 a 10 se ocupan de esta era.

Uno de los aspectos mas evidentes de la era siguiente, la Mesozoica es el desarrollo de los dinosaurios y aves, y finaliza con otra gran extinción en masa hace 65 Ma.

La era Cenozoica, también conocida como Terciaria, abarca el período desde hace 65 Ma hasta el presente. Se la caracteriza por la evolución de los mamíferos y de los dinosaurios vivientes: las aves.

A cada una de las cuatro eras geológicas se la divide en Períodos, que están identificados por grandes eventos y límites menos precisos, ya que se definen por acontecimientos que no ocurren en un instante determinado. Por ejemplo, la división entre el período Pérmico y Triásico se fija en coincidencia con la mayor extinción en masa de la historia de la vida. Ocurrió cerca de 251 Ma, pero en realidad se trató de un evento poco preciso que pudo estar distribuido en un millón de años, y cuyas consecuencias se observaron por otros 5 Ma (Fig. 3.5).

Más allá de esta imprecisión de fechas, el método de dividir la historia en períodos es muy útil, y el lector deberá acostumbrarse a los nombres de los períodos geológicos. Son muy necesarios.



3.5. Los tiempos de cada período geológico se modifican en base a la nueva información que se incorpora.

combinan en los lugares químicamente compatibles. A esta altura del procedimiento se dispone de una molécula híbrida de ADN con material genético de las dos especies, una en cada lado de la hélice. La cadena se vuelve a enrollar formando la doble hélice, pero no podrá combinarse en las partes que sean distintas.

Para conocer el grado de compatibilidad o parentesco entre ambas cadenas de ADN se puede irradiar la mezcla con energía a 260 nanómetros (nm). La cantidad de energía absorbida será proporcional a la longitud de la cadena combinada en doble hélice.

Otra forma es calentar nuevamente la mezcla y medir la temperatura a la cual se separan. Si la coincidencia es perfecta, la temperatura será igual a la que se necesitó para el ADN de una sola especie. Normalmente es menor, ya que por haber diferencias no podrá estar unida a todo lo largo. Así, se calcula que por cada grado de temperatura de diferencia (hacia abajo) corresponderá el uno por ciento de diferencia en el ADN. Si las moléculas coinciden poco, la temperatura de separación será muy baja.

La técnica de hibridación del ADN en base a las diferencias permite estimar el tiempo en que las especies bajo estudio se separaron durante su evolución. Con menos diferencias se infiere una separación más cercana en el tiempo.

Un proyecto que llevó mucho tiempo ha sido el de medir la separación del ADN en las aves vivientes con el fin realizar una clasificación filogenética que no esté basada en los caracteres anatómicos, como lo es la clasificación tradicional. Para calibrar la escala de tiempo se ha recurrido en lo posible al registro fósil, que en el caso de las aves es muy fragmentario. De la información obtenida con esta técnica se han propuesto muchos

ajustes a la clasificación de los grupos de aves. Uno de ellos reúne en una misma línea evolutiva a las cigüeñas y a los buitres americanos. En un período estimado entre 50 y 40 Ma atrás se separaron sucesivamente los linajes de los flamencos, espátulas, cormoranes, cigüeñas y buitres americanos (jote y cóndor). Esto se puede conocer gracias a las diferencias entre el material genético, nada nos dice la paleontología.

Otros emprendimientos similares se han realizado sobre diversas líneas de animales. Incluso esta misma técnica se aplicó a la evolución humana. Se analizó el ADN-mitocondrial de unas 100 poblaciones modernas étnicamente distintas. Se encontró que las primeras divergencias se remontan a 200.000 años, época donde se estima que el *Homo sapiens* se separó del *Homo erectus* en África y luego se expandió por el resto de Asia y Europa (ver el capítulo 14).

Las mitocondrias son orgánulos celulares que pasan de la madre a la prole. Tanto las mitocondrias de los animales como los cloroplastos vegetales son -según la Teoría Endosimbionte Seriada- organismos independientes, no demasiado lejanos a las bacterias, que habitan dentro de nuestras células desde hace 2000 Ma. Por ello, como organismos originalmente independientes que viven en simbiosis, poseen un ADN propio que provee información extra para entender la evolución.

Utilizadas para determinar la época de separación de las distintas poblaciones humanas, se estimó que la madre primigenia de todas las líneas humanas vivientes, denominada "*Eva mitocondrial*", vivió hace 200.000 años y sus descendientes son las mujeres actuales.

Parte 2

Planeta vida

Origen de la vida y la biosfera
Origen y evolución de las plantas
El origen de los animales
Sobre insectos y otros artrópodos
El origen de los vertebrados

La vida probablemente se originó en la Tierra hace unos 3.800 Ma. Durante la mayor parte de su historia estuvo restringida a seres unicelulares y aún siguen siendo estos su veta más numerosa. La vida pluricelular, que incluye toda la diversidad vegetal y animal, no surgió sino hasta hace 1.000 Ma. En realidad, a pesar del largo período de evolución química y biológica unicelular, es muy llamativa la prontitud con que se generó la vida, incluyendo notables innovaciones como la fotosíntesis y la reproducción sexual, tan pronto como comenzó a conformarse una atmósfera que limitara la radiación. Estos avances y su estabilidad garantizaron la compleja vida pluricelular posterior.

4

La larga etapa de evolución unicelular

El origen del universo, de la Tierra y de la vida, son materias de gran controversia y se encuentran entre las incógnitas más profundas del ser humano. Este capítulo cuenta esa historia, que se inicia con la formación del universo hace 13.700 Ma y llega hasta unos 1.000 Ma atrás.

1. El Big Bang y la vida

1.1. El origen del universo y la Tierra El origen del universo

La teoría más aceptada sobre el origen del universo es la del Big Bang, que sostiene que el universo actual tuvo su origen a partir de una concentración de energía puntual. No existían ni el espacio ni la materia, y el tiempo no transcurría, toda la energía del universo estaba concentrada en un punto

A partir del Big Bang, hace unos 13.700 Ma se produjo una dispersión de la energía. En ese momento se inician el espacio y el tiempo.

¿Qué ocurrió antes del Big Bang y en sus momentos inmediatamente posteriores? es una incógnita que difícilmente podrá ser resuelta.

El Big Bang sostiene que el espacio está en expansión. La hipótesis opuesta, la del espacio estacionario, sufrió una grave derrota cuando se comprobó la existencia de una radiación electromagnética de fondo en el universo, que probaba que el universo es homogéneo y se expande.

Según las evidencias, la homogeneidad del universo se muestra como una distribución de materia casi uniforme en todas direcciones, aunque existen concentraciones de materia en grupos de galaxias y grandes espacios vacíos. Solo el 4% de la energía en el universo es observable, el resto se infiere a partir de la gravedad que produce.

La expansión del universo se verifica mediante la Ley de Hubble. Edwin Hubble (1889-1953) investigó la velocidad de movimiento de las galaxias y la correlación con la distancia que tienen desde la Tierra. Encontró que cuanto mayor es la distancia entre la Tierra y la galaxia en estudio, mayor es la velocidad de alejamiento.

La velocidad de alejamiento se mide mediante el "corrimiento hacia el rojo"; es decir, hacia las longitudes de onda más largas del espectro de luz que emiten los átomos de las galaxias. Los átomos emiten un espectro de luz característico de cada elemento (el espectro es la energía emitida en diferentes longitudes de onda). Este espectro se corre en frecuencia (por el efecto Doppler) en forma proporcional a la velocidad de alejamiento. Este efecto descrito por Christian Doppler (1803-1853) se suele experimentar en el cambio de sonido de la sirena del tren cuando se acerca o aleja.

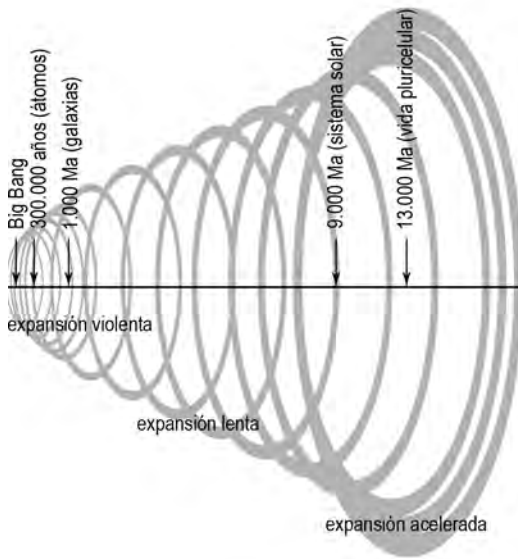
Si el universo fuera estacionario, algunas galaxias se acercarían y otras se alejarían, pero Hubble descubrió que todas se alejan y que la velocidad es proporcional en forma lineal a la distancia. A partir de ese descubrimiento se pudo calcular la edad del universo en 13.700 Ma aproximadamente.

Que todas las galaxias se alejen de la Tierra no significa que la Tierra esté en el centro del universo. Imagine un cardumen de peces que se dispersa en todas direcciones debido a la presencia de un predador, la distancia de un pez cualquiera a cada uno de los otros aumenta, sin que por ello el pez esté en una ubicación determinada.

Si todas las galaxias se alejan, si el universo está en expansión, es lógico pensar que en algún momento en el pasado estaba concentrado en un punto.

A partir del Big Bang el universo empezó a expandirse y enfriarse, la energía se convirtió en partículas que se transformarían en átomos.

Cerca de 300.000 años después, cuando la tempera-



4.1. Desde el Big Bang hace 13.700 Ma hasta el presente el universo se expandió.

tura era inferior a los 3.000° K, se formaron los átomos de Hidrógeno.

La energía que no se transformó en materia es la que hoy se detecta como una radiación de fondo fría a una temperatura de $2,7^{\circ}$ Kelvin, homogénea en todas las direcciones (0° Kelvin es el "cero absoluto" y equivale a -273° Celsius). Fue descubierta en forma fortuita cuando se estudiaba el ruido en las transmisiones de radioenlaces en telecomunicaciones y permitió comprobar la teoría del Big Bang.

Utilizando uno de los telescopios más recientes, el del Cerro Paranal en Chile, se han podido estudiar los átomos de torio y uranio de las estrellas, y aplicar el reloj radimétrico.

A la estrella más antigua conocida (HE 1523-0901) se le adjudica una edad de 13.200 Ma, lo que la ubica muy cerca de la formación del universo. La edad de esta estrella, que se encuentra en la Vía Láctea (la misma galaxia del Sol), podría confirmar la edad del universo.

Con sus flamantes 13.700 Ma de edad ¿cuál es el futuro del universo? Existen dos hipótesis, la del universo cerrado, que sostiene que la cantidad de masa que posee es suficiente para detener la expansión actual debido a la fuerza de gravedad. De esta forma, en algún momento comenzaría a contraerse hasta colapsar en un Big Crunch (lo opuesto al Big Bang).

La otra es la del universo abierto, que supone que se seguirá expandiendo y enfriando porque la cantidad de masa disponible no llega a detener la expansión

debido a la fuerza de gravedad. Será una larga agonía, una muerte térmica prolongada donde las estrellas consumirán toda su energía y la temperatura tenderá al cero absoluto.

Hoy se acepta mayoritariamente esta última hipótesis, la de un universo abierto, inflacionario y en expansión (Fig. 4.1).

Curiosamente, la hipótesis del universo cerrado, se encuentra en coincidencia con la antigua tradición hindú.

La respiración de Brahma

En la cosmología hindú, el origen del universo es explicado de un modo acorde a la teoría del Big Bang y el Big Crunch. Existe para el hinduismo una trinidad sagrada que se manifiesta en tres nombres: Brahma, Vishnu y Mahesh, representando Brahma la energía creativa, responsable de cada elemento creado en todo el Cosmos.

De este modo, el origen del universo es explicado mediante la Respiración de Brahma. El Big Bang o inicio del universo a partir de un punto de origen, la Gran Singularidad, representa la exhalación o espiración de la respiración de Brahma, que inicia el tiempo.

Hoy nos encontraríamos en los primeros tiempos de extensión del universo, con todos los elementos, la materia y la energía alejándose velozmente del centro del Big Bang.

En el futuro, una vez que el tamaño máximo del universo sea alcanzado, y el proceso creativo de Brahma se acabe, se llegaría a un punto de equilibrio, la pausa entre la exhalación y la inhalación de la respiración, que sería seguida por una nueva etapa.

Allí la dirección se invertiría, y el universo comenzaría a contraerse originando la inhalación de Brahma, que culminaría con la convergencia de toda la energía del universo en un único punto, que a la vez sería seguido por una nueva espiración de Brahma o Big Bang que formaría un nuevo universo.

Resulta interesante en este contexto que para el jonio Anaximandro de Mileto (610-547 AC), existía el "arje" o sustancia primordial a la que todo vuelve por expansiones y contracciones del universo, con el resultado de "innumerables mundos" que se suceden temporalmente.

El origen de la Tierra

Ya desde el siglo XVII, cuando Johannes Kepler (1571-1630) expuso las leyes que gobiernan el movimiento de los planetas del Sistema Solar, se desarrolló la hipótesis de que la Tierra se formó, junto con el resto de planetas y el Sol, a partir de la aglomeración de una nube de gas y polvo en el espacio.

Los átomos de hidrógeno se fueron agrupando

por gravedad, formando nubes y compactándose. En el centro del aglomerado, la temperatura aumentó y las reacciones termonucleares originaron a los demás átomos a partir del hidrógeno. Las explosiones de supernovas terminarían por dispersar los átomos pesados allí formados.

El material disperso se agrupó formando polvo y rocas, germen de las futuras estrellas y planetas (Fig. 4.2). Así comenzó, hace algo más de 4600 Ma, el Sistema Solar. La nube de gas y polvo empezó a compactarse, y a aumentar su velocidad de giro, hasta tomar la forma de un disco o estructura aplanada. La nube de gas o polvo interestelar que inició el Sistema Solar resultó perturbada al ser alcanzada por una onda de choque emitida por la explosión de una estrella cercana.

El sistema colapsó por su propia fuerza gravitatoria, reduciendo su volumen y aumentando su temperatura y presión, especialmente en la parte central, donde los altos niveles dieron origen a una protoestrella, nuestro sol. El resto de la masa de gas quedó girando, rotando alrededor del nuevo astro en un disco perpendicular al eje de rotación que se fue enfriando y perdiendo energía por radiación.

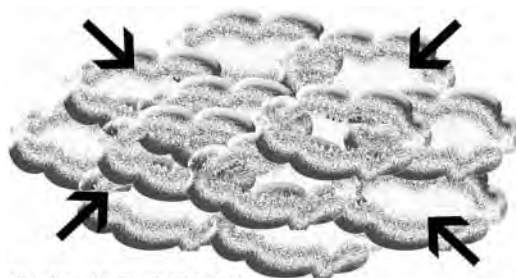
Al enfriarse, el gas pasó a la fase sólida como partículas de diversos minerales. Las partículas comenzaron a acumularse formando cuerpos de mayor tamaño cada vez, hasta alcanzar las dimensiones de pequeños asteroides. A la vez, estos cuerpos al crecer aumentaban su fuerza gravitatoria atrayendo más partículas y convirtiéndose en protoplanetas.

Hace unos 4.600 Ma de años, quedaron formados ocho planetas en órbitas estables que son los que forman el sistema solar.

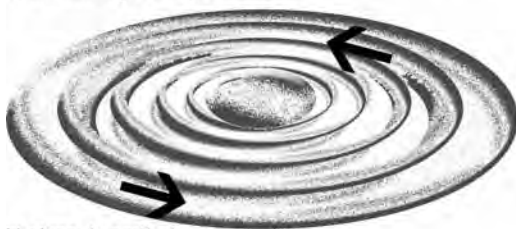
Parte de la exquisita geometría del sistema solar deriva del desorden de una nube interestelar. La acción de las leyes de la naturaleza (la física y la química, el movimiento circular junto a la gravitación, la dinámica de fluidos, etc.) aplicada en forma continuada por un período de tiempo inmenso ha sido un proceso selectivo que convirtió el caos en orden. A pesar de que en el universo las cosas tienden al caos (entropía), la aplicación de energía a un sistema puede revertir temporalmente esa entropía.

En su formación (entre 4.600 y 3.900 Ma), la Tierra estuvo sometida a una fuerte radiación solar y al impacto de meteoritos. Las huellas de estos cataclismos no se conservan en su superficie porque la acción de la tectónica de placas y de la atmósfera los borraron, pero en la Luna, donde no hay atmósfera, se encuentran las evidencias que lo confirman. Esta información fue obtenida por las misiones Apolo entre 1968 y 1972.

Las rocas más antiguas de la Tierra tienen unos



a) nubes de gas comprimiéndose



b) plano de partículas en rotación

4.2. Modelo de origen del Sistema Solar. Inicialmente las nubes de polvo se compactaron por fuerza gravitatoria. Luego, comenzó a girar y a agruparse en los cuerpos que serían el sol y los planetas. Las leyes de la naturaleza impusieron el orden a partir del desorden.

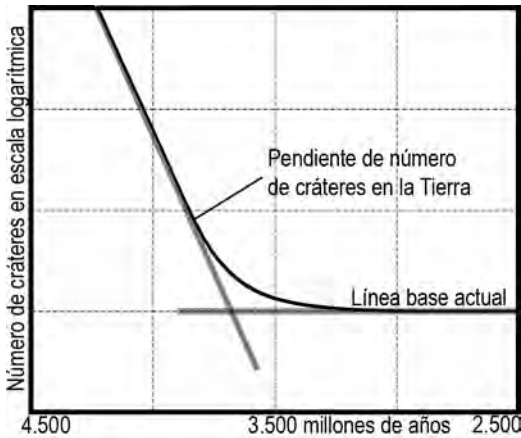
3.900 Ma, pero existen meteoritos de 4.500 Ma, de allí que la edad del Sistema Solar se estime en más de 4.600 Ma.

El período hasta los 3.900 Ma fue especialmente activo debido a que aun existían muchas rocas y asteroides en el espacio que no habían sido absorbidos por los planetas en formación.

La teoría más aceptada sobre el origen de la Luna es que se formó cuando un objeto del tamaño de Marte chocó con la Tierra, y desprendió material que se acumuló en la órbita, luego se condensó y formó la Luna. Desde aquel momento, se habría ido alejando de la Tierra. ¿Podría haber habido más de un fragmento en sus inicios? ¿Hubo una segunda luna?

Si el sistema solar empezó a formarse hace unos 4.600 Ma, el incidente que dio lugar a la Luna habría ocurrido unos 30 Ma después, en momentos en que la superficie del planeta era de roca fundida en la superficie con inicios de consolidación. Los sucesivos impactos de meteoritos y planetesimales habrían iniciado el movimiento de convección del manto y desplazamiento de fragmentos de la corteza que luego sería el mecanismo de la tectónica de placas.

El hidrógeno existente en el espacio y en la atmósfera de la Tierra fue barrido por la radiación solar. En la atmósfera solo permaneció el hidrógeno combinado con



4.3. Cantidad elevada pero decreciente estimada de cráteres durante la etapa inicial de la Tierra.

átomos más pesados. Por ejemplo, el metano, el agua, el amoníaco y el sulfuro de hidrógeno.

Para aquel entonces, la Tierra no tenía un suelo sólido, se encontraba muy caliente debido a la radiación del uranio, torio y potasio que se acumulaba en su núcleo. Los metales pesados podían fluir casi libremente hacia el centro del núcleo y el movimiento del hierro líquido comenzó a generar el campo magnético.

Hacia 3.900 Ma atrás, la Tierra se había enfriado lo suficiente como para formar una capa delgada de corteza que se incrementó lentamente. A partir de este momento estaban dadas las condiciones para la formación de la vida.

En un ambiente tan poco estable es posible que la vida se haya originado varias veces y otras tantas fuera exterminada por el choque de cuerpos extraterrestres que aun vagaban en el sistema solar. De todos modos, los impactos iban en disminución (Fig. 4.3) y las primeras lluvias enfriaban la superficie posibilitando el desarrollo de los primeros procariotas (células solitarias sin núcleo, como las bacterias), capaces de realizar fotosíntesis, de cuya presencia tenemos solo evidencias indirectas.

Así se formó la Tierra, pero su futuro dependerá enteramente del Sol. Por ser una estrella, el Sol seguirá consumiendo el hidrógeno que posee por unos 5.000 Ma más. Luego consumirá átomos más pesados y se volverá más luminoso y grande, extendiendo su diámetro hasta quizás la órbita de la Tierra. Cuando haya consumido todas las fuentes de energía (dentro de 7.500 Ma) se enfriará y compactará en una estrella muerta de la mitad del diámetro de la Tierra.

Mucho antes, se estima en 3.500 Ma, las condiciones de la Tierra se aproximarán a las actuales de Venus, su atmósfera se deteriorará y cualquier tipo de vida

será imposible. Para entonces, la protección contra los meteoritos se habrá disipado y nuevos impactos marcarán profundamente la superficie de la Tierra.

Podemos imaginar que algunos fragmentos de la Tierra, con microorganismos sobreviviendo duramente en su interior, expulsados hacia el espacio alcancen el planeta más cercano, Marte, que para entonces podría haber recuperado su atmósfera de agua y sería capaz, dentro de 2.000 Ma, de albergarlos.

Pero no debemos distraernos de nuestro objeto de estudio: el inmenso pasado que nos invita a reconstruirlo y recorrerlo.

1.2. El origen de la vida.

El empeño por conocer el origen de la vida es, en realidad, el deseo de conocer más sobre la bioquímica inicial en el planeta. La evolución biológica llegará mucho después, con la presencia de moléculas orgánicas complejas. No obstante, podríamos decir que la selección natural ya se encontraba activa.

Aunque es posible que meteoritos portadores de organismos unicelulares de otros mundos hayan caído en la Tierra impulsando la vida, la hipótesis más fuerte es que la vida se originó en la Tierra.

Esto habría ocurrido merced a la posición de privilegio que la Tierra ocupa con respecto al Sol, de modo que la temperatura se mantiene entre los extremos de congelación y evaporación del agua (0 y 100° C). También el tamaño del planeta es el ideal, porque tiene una atmósfera cercana a la superficie, con una fuerza de gravedad no demasiado pequeña para perder la atmósfera en el espacio ni demasiado grande para hacerla muy densa y obstruir el acceso de la luz solar.

Sin embargo, esto puede interpretarse de dos maneras: "estas condiciones son ideales para albergar la vida como la conocemos" o "la vida es como la conocemos porque surgió de estas condiciones".

Un requisito básico para el surgimiento de la vida en la Tierra fue la ausencia de oxígeno libre en la atmósfera, ya que el oxígeno, una molécula muy agresiva, habría oxidado las moléculas orgánicas recién formadas.

Estas condiciones fueron las iniciales, pero la vida ha modelado lentamente la biosfera (la delgada capa donde la vida puede prosperar). Es así que, la posición privilegiada de la Tierra sirvió para el origen de la vida, pero el mantenimiento y diversificación de la vida ha dependido de ella misma.

¿Qué es la vida?

La vida es un concepto abstracto, difícil de explicar por ello resulta más fácil definirla por los aspectos comunes que caracterizan a los seres vivos:

1- La utilización de los mismos componentes químicos y el mismo tipo de moléculas.

La vida como la conocemos está basada en la química del carbono. En un 99,9 % está compuesta de cuatro elementos: carbono, hidrógeno, oxígeno y nitrógeno. Son los elementos más abundantes en el universo (con la excepción del helio, que al ser inerte no reacciona con los otros). Observada desde la química, la vida es sorprendentemente simple y a la vez única, originada por varias elecciones azarosas que confirman que toda la vida parte del mismo tronco.

2- Requieren de energía externa y responden a cambios en el ambiente.

Por la forma en que capturan la energía se puede agrupar a los seres vivos en varios grandes grupos, que conocemos como reinos. Para ello existen dos estrategias; el autotrofismo (la producción de grandes moléculas mediante un flujo de energía externa como lo hacen las plantas con la fotosíntesis) y la heterotrofia (el consumo de otros seres vivos como lo hacen los animales). Las dos estrategias fueron ya utilizadas por los antiguos organismos procariotas unicelulares y heredadas por los organismos pluricelulares (eucariotas).

3- Los seres vivos se desarrollan, se reproducen y mueren.

Pueden multiplicarse y esa multiplicación (excepto en la clonación o la partenogénesis) va acompañada de variabilidad y es heredable. Además, evoluciona por selección natural.

El modo imperfecto en el que los seres vivos se reproducen es el origen de la variación. Cada hijo es una combinación y no es exactamente un 50% de cada progenitor, tiene elementos únicos, errores de copia, mutaciones, que le otorgan variabilidad y disminuyen los riesgos de extinción ante cambios del ambiente.

El escritor Julio Cortázar sugiere en el relato "Todos los fuegos, el fuego", que conocido un fuego se conocen a todos. Es común utilizar al fuego como un ejemplo para poner a prueba la definición de vida. El fuego se mueve, se reproduce y muere, y necesita el aporte de energía externa. Sin embargo, no evoluciona por selección natural.

¿Qué ocurre con un virus? Los virus no pueden reproducirse si no es dentro de una célula huésped en la que sintetiza copias de sí mismo. Al no tener una existencia celular autónoma, los virus se encuentran en el límite (mas bien externo) de la definición de un ser viviente. Es

mas, al ser su genoma muy variable, no puede trazarse su filogenia.

Sin embargo, nuevas investigaciones sugieren que los virus no solo serían mas antiguos que cualquier organismo celular sino que serían los inventores del ADN, que habrían transmitido a los seres celulares, así como de numerosos genes incorporados a nuestra genética (hasta un 30% del genoma de una bacteria es de origen viral).

El origen de la bioquímica

Las condiciones para el origen de la vida se dieron en la Tierra en el eón Arqueano (3.800-2.500 Ma). Hace 3.800 Ma la Tierra se había enfriado lo suficiente como para que la vida pudiera subsistir, y la alta proporción de Carbono-12 es considerada como evidencia indirecta de que seres vivos obtenían sus nutrientes mediante la fotosíntesis.

Hace 3.500 Ma, mientras se formaban las primeras rocas sedimentarias y la atmósfera aumentaba la concentración de dióxido de carbono, los primeros estromatolitos se formaron en aguas someras. Las pruebas más ciertas sobre el origen de la vida se basan en información obtenida de estromatolitos. Los estromatolitos son montículos formados por estructuras de capas compactadas de vida unicelular microscópica en los que la capa superior corresponde a cianobacterias que utilizando clorofila absorben parte de la luz y producen oxígeno. Los estromatolitos están formados por agrupaciones de bacterias que toleran una muy alta radiación ultravioleta y proveen nutrientes minerales, con algas, que fotosintetizan. De esta forma estaban transformando la atmósfera terrestre. Los enormes espesores de rocas con estromatolitos nos muestran, a la vez, cierta estabilidad en aquellos tiempos (Fig. 4.4). Hoy se los encuentra en pocos lugares del mundo, en ambientes extremos marinos o hipersalinos o cargados de arsénico, con mínimos nutrientes, aridez y carbonato de calcio, como en el Parque Yellowstone (EEUU), Australia, México, Chile (salar de Llamara, Iquique) y la laguna Socompa, en la Puna salteña, a 4.000 metros de altitud, según hallazgos recientes de la investigadora de CONICET María E. Farías. Estos sitios reproducen algunas de las condiciones existentes en los inicios de la historia de la vida.

Hace 3.500 Ma no había oxígeno ni capa de ozono. Las colonias de bacterias y algas fotosintéticas captaban el dióxido de carbono liberando oxígeno y precipitando el carbono como carbonato de calcio. La atmósfera se fue saturando de oxígeno, se formó la capa de ozono y los estromatolitos fueron haciéndose escasos.

Otra evidencia de vida de aquel período es el depó-



4.4. Corte de una roca que contiene fragmentos de estromatolitos.

sito de capas de hierro en bandas, procedentes de rocas de hace 2.800 Ma que prueban que existía ya un clima con estaciones. Esto supone la existencia de fuentes locales de oxígeno que podían oxidar al hierro y de interfaces de agua-sedimento para formar el depósito.

En 1924, Aleksandr Oparin (1894-1980) propuso la hipótesis que la atmósfera primitiva era muy diferente a la actual y que con los componentes inorgánicos existentes en aquel momento era posible generar una “sopa primitiva” de moléculas orgánicas.

En 1956, fue Stanley Miller (1930-2007) quien partiendo de moléculas pequeñas, sin la presencia de oxígeno libre y mediante descargas eléctricas (emulando la atmósfera primitiva) mostró que era posible obtener moléculas básicas de la vida, como los aminoácidos.

Sin embargo, una cosa es formar moléculas orgánicas a partir de materiales inorgánicos y otra cosa es la generación de vida. Esto no pudo hacerse nunca en laboratorio.

Una línea de razonamiento sugiere que moléculas cortas de ARN (Ácido RiboNucleico) pudieron sintetizarse en forma espontánea y que tenían la capacidad de autoreplicarse. Otra línea apuesta a que se desarrolló

primero el metabolismo en pequeñas esferas, antes que las funciones de replicación del ARN. Uniendo ambas ideas, llegamos a un mundo donde existían precursores de células pero cuyo material genético era ARN.

Según Patrick Forterre, los virus, que infectaban ya aquellas primeras células, desarrollaron el ADN (hipótesis virogenética), según sugiere la gran variedad de tipos y estructuras del genoma de los virus modernos frente a las células modernas.

El ADN resultó una modificación ventajosa en aquellos virus que, reproduciéndose en el interior de células hospedadoras, pudieron aprovechar la enzima celular de reparación llamada ADN polimerasa para reparar sus errores de copia y mejorar su estabilidad genética. Luego, transmitieron esa innovación a las células. De hecho, la transmisión de ADN de los virus a las células hospedadoras a ARN, habría ocurrido en distintos momentos. Así, los tres grupos de “virus a ADN” existentes, al utilizar como hospedadoras a tres grupos distintos de células a ARN, les habrían aportado el ADN y habrían originado los tres grandes dominios de la vida: Bacterias, Arqueas y Eucariotas. Muchos de estos últimos, por ejemplo, usan aun como propia la enzima transcriptasa reversa, de origen viral. Todo esto podría sugerir que el ancestro común universal (ACU, o LUCA en inglés) de los tres grupos, podría no tener ADN sino ARN.

Esta relativa oscuridad sobre el origen de la vida, demostrada por la cantidad de explicaciones que se han realizado, es un sustrato rico tanto para hipótesis conservadoras, aventureras o extremas como para los mitos religiosos. De hecho, científicos renombrados sostienen la posibilidad de la panspermia (el origen extraterrestre de la vida por la inseminación mediante meteoritos).

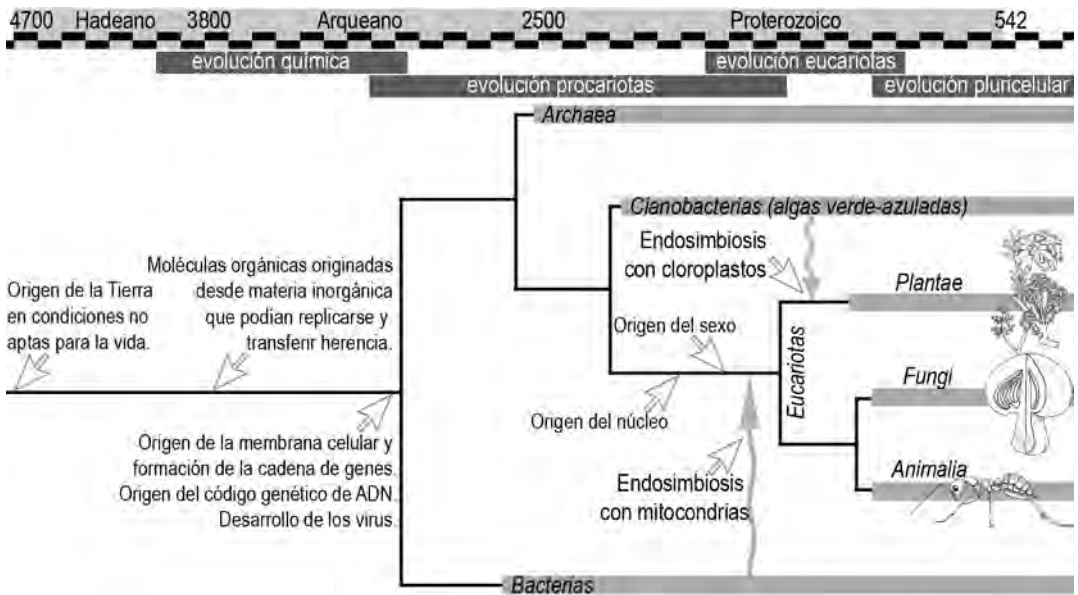
Algo que sorprende es la velocidad con la que apareció la vida sobre una Tierra de reciente formación. La vida fue precoz y su presencia hace 3.800 Ma invita a suponer que su aparición era altamente probable en aquellas condiciones.

2. El avance de la vida

2.1. Los procariotas: Arqueas y bacterias La vida procariota

Los procariotas son organismos unicelulares sin núcleo en los que el ADN esta disperso en el fluido celular (citoplasma). Se dividen en dos grupos: las arqueas, que habitan manantiales sulfurosos calientes y las bacterias, algunas fotosintéticas como las cianobacterias.

Las pruebas fósiles de la vida bacteriana más antigua se encuentran en los estromatolitos de Australia, Sudáfrica y Groenlandia (próximos a los 3.500 Ma) que fueron enterrados, calentados y comprimidos. Los



4.5. Secuencia de acontecimientos que ocurrieron desde el origen de la Tierra hasta que los diversos reinos estaban formados.

materiales que los acompañan son guijarros y granos de arena marina, lo que los vincula a la vida el mar.

Los estromatolitos actuales poseen la misma estructura de los fósiles, pareciera que no evolucionan, pero, ¿es realmente así? Sin dudas, no. Los microorganismos que forman los estromatolitos evolucionan como cualquier otra especie, pero la selección natural se encarga de preservar a la forma que más se ajusta al ambiente, en que viven, una forma a la que los estromatolitos arribaron ya hace mucho tiempo.

Las cianobacterias poseen un reloj circadiano (el reloj biológico que permite regular las actividades con periodicidad temporal). Este avance es fundamental para los procesos fisiológicos como la fijación de nitrógeno, la fotosíntesis y la división celular. Esto les confirió una invaluable plasticidad ecológica y la adaptabilidad necesaria para dispersarse.

La luz está servida

La innovación más importante en la primera etapa de la Historia Natural es la fotosíntesis. Se dio en las cianobacterias, organismos procariotas unicelulares que originalmente se alimentaban absorbiendo materia orgánica del medio.

Mediante la fotosíntesis se captura energía lumínica del sol y se la usa para unir moléculas cortas en otras más largas. De esta forma las células se independizaron de la absorción de alimentos y se dedicaron a producirlos por sí mismas.

La fotosíntesis original era distinta a la que observamos hoy en las plantas. En aquel entonces era muy abundante el sulfuro de hidrógeno, tanto de origen inorgánico como proveniente de los desechos de otras células. Los procariotas fotosintéticos tomaban este sulfuro y mediante la luz solar separaban el hidrógeno del azufre. El azufre era acumulado como gránulos.

Dado que prosperaban más los organismos con acceso a ambientes con mejor luz solar, aquellos que podían desplazarse, se encontraban en una mejor situación competitiva. También resultaba muy ventajoso disponer de sistemas simples de sensibilidad química. Así que, el movimiento mediante flagelos (un filamento que rota sobre una base circular y que se mueve mediante cargas eléctricas) junto con sensores químicos que reconocen las fuentes de nutrientes, tuvieron su origen en aquel remoto pasado.

El origen y desarrollo inicial de la vida ocurrió en el agua, un refugio natural contra la radiación ultravioleta. En aquel ambiente apareció por primera vez la reproducción sexual, aunque distinta a la que observamos hoy en plantas y animales.

El sexo primigenio representaba la mezcla o absorción de material genético por parte de un organismo vivo desde otro. No estaba inicialmente ligado a la reproducción y su ventaja residía en que aumentaba la diversidad genética. Además, el sexo se liga a la aparición de una segunda generación con un complemento génico que es la mitad del de su progenitor. Esta variación generacio-

nal habría permitido a los descendientes salir indemnes de las infecciones virales que pudieran tener sus padres, como se ve en el pequeño organismo planctónico *Emiliana huxleyi*, solo infectable cuando su genoma está completo (diploide).

Hace unos 2.500 Ma, mientras se formaba la capa de ozono, ocurrió la primera glaciación. Para ese entonces, los procariotas ya habían ocupado la mayor parte de los mares del planeta y disponían de una batería de herramientas que perduran hasta hoy. Tal es el caso de pigmentos (como el caroteno que le da el color a la zanahoria) y la vitamina A (que está involucrada en la producción de rodopsina, el pigmento que detecta la luz en la retina). Ambas permiten proteger al organismo de la radiación solar.

Las arqueas

Si bien de estructura procariota, las arqueas son fundamentalmente diferentes a las bacterias. Aún hoy son abundantes y se estima que conforman un 20% de la biomasa terrestre. Aunque comúnmente viven en forma individual, pueden formar agregados y hasta tener flagelos.

Las arqueas poseen una pared celular diferente a la de las bacterias y los elementos sintetizadores de proteínas, los ribosomas, son más parecidos a nuestras células que a las bacterianas. Difieren de las bacterias en la composición de la membrana celular, en su genética, y sus lípidos son diferentes a los de cualquier otro ser vivo.

Además, aunque no fotosintetizan, pueden obtener energía por oxidación o reducción de azufre, hidrógeno o nitratos.

Dado que sus elementos formadores y sus inhibidores son distintos de los bacterianos, las arqueas tienen una enorme resistencia a antibióticos y se las halla viviendo en zonas imposibles para otros seres vivos, como fuentes hidrotermales y géiseres con aguas a más de 100° C, pozos de petróleo, agua hipersalina, marismas, aguas residuales, agua de mar, suelos o, en el caso de las metanógenas, en el tracto digestivo de diversos animales (insectos o mamíferos, sean rumiantes o humanos). Felizmente, no producen enfermedades en humanos.

Se han hallado arqueas vivas en testigos de hielo a 3 km de profundidad, o enterradas en sedimentos a más de 1 km bajo el suelo. Los fósiles más antiguos asignados a ellas son de 2.700 Ma.

El oxígeno atmosférico (2.500 Ma)

El oxígeno es tan importante para la vida actual, como fue dañino para muchos organismos del pasado. Muchos grupos animales utilizan una molécula muy

compleja, la hemoglobina para el transporte de cuatro átomos de oxígeno en la sangre y otra más simple, la mioglobina para la acumulación de un átomo de oxígeno fundamentalmente en los músculos. Según se sabe, la hemoglobina y la mioglobina son moléculas que tuvieron un origen común hace más de 500 Ma y, aunque diferentes, están presentes en todos los vertebrados.

El descontrol en el manejo del oxígeno puede llevar a la oxidación (rotura) de moléculas esenciales para la vida. Los organismos tienen herramientas que los protegen de él. Hacen uso de antioxidantes, las vitaminas C y E y enzimas que reparan los daños que eventualmente produce el oxígeno.

Sin embargo, no siempre la atmósfera tuvo oxígeno en abundancia. El oxígeno libre apareció hace 2.500 Ma, a partir de la evolución de un nuevo grupo de bacterias (las cianobacterias) que utilizaron el agua como fuente de Hidrógeno. Esta fue una ventaja competitiva importante, ya que el azufre, usado en la fotosíntesis original, se agotaba. Estas bacterias se propagaron por las áreas donde existía luz solar y agua, dando a las superficies el color verde-azul característico.

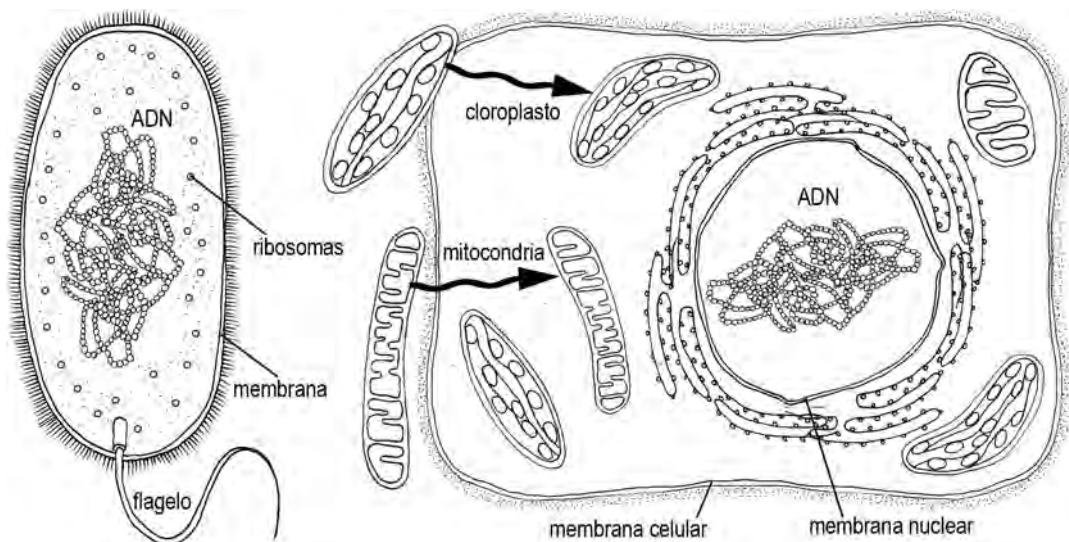
Para las cianobacterias, el oxígeno producido por la rotura de la molécula de agua, era un peligroso residuo en su metabolismo, que liberaban en la atmósfera.

El nivel actual de oxígeno en la atmósfera es del 21% y sufrió fluctuaciones a lo largo de la historia. En aquel momento partió de cero y se mantuvo bajo en tanto existían minerales en la tierra que reaccionaban oxidándose y consumiéndolo.

Aunque restos de óxido de hierro se acumularon estacionalmente en sedimentos desde hace 2.700 Ma, a lo largo de los siguientes 600 Ma esa acumulación condujo a un evento catastrófico. Al no bastar la oxidación de los minerales para controlar la cantidad de oxígeno libre, éste comenzó a acumularse en la atmósfera, generando la crisis de contaminación más espectacular de la historia de la Tierra hace 2.100 Ma y, de hecho, la primera extinción masiva por envenenamiento de la atmósfera.

La contaminación por oxígeno exterminó a la mayoría de las procariotas anaerobias que no estaban protegidas convenientemente. Otras, habitantes de lugares adonde el oxígeno no llegaba con facilidad, como los fondos marinos, sobrevivieron. También lo hicieron las arqueas, expertas en ambientes difíciles y con una membrana muy resistente.

Pero otro grupo de organismos procariotas se vio favorecido. Uno capaz de procesar el oxígeno mediante la respiración aeróbica. Con esta adquisición se habían desarrollado ya los dos mecanismos de obtención de energía: la fotosíntesis, que libera oxígeno, y la respiración, que lo consume.



4.6. La célula procariota tiene una estructura simple, sin núcleo ni orgánulos. La célula eucariota muestra su material genético encerrado en el núcleo. Mediante simbiosis, incorporó posteriormente a las mitocondrias y cloroplastos, en las células animales y vegetales respectivamente.

La presencia de oxígeno libre en la atmósfera tuvo otra consecuencia secundaria. Se formó la capa de ozono en la parte alta de la atmósfera, capaz de funcionar como escudo contra los rayos ultravioleta. Esta capa se transformaría en la protección fundamental para que la vida fuera del agua pudiera prosperar.

De ese modo, para hace unos 1.500 Ma, la superficie terrestre estaba cubierta por una delgada capa de bacterias y arqueas. El nivel de oxígeno libre se incrementaba y una capa de ozono comenzaba a proteger la vida fuera del agua. Los cambios bioquímicos habían terminado y la atmósfera era, aunque con distintas proporciones de gases, similar a la actual.

2.2. La explosión vital Las células eucariotas

Es muy difícil saber cómo fueron los primeros eucariotas. Hoy probablemente no existan organismos comparables.

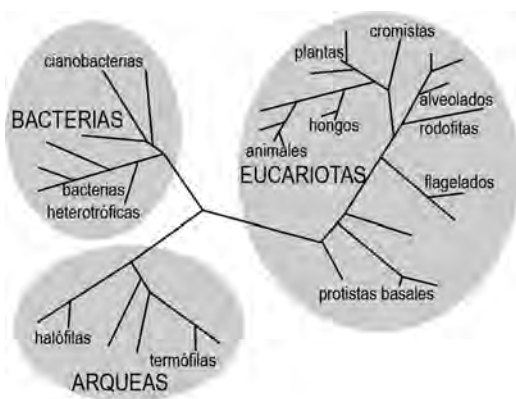
Los eucariotas vivos son en realidad conjuntos de simbiosis, según la teoría revolucionaria de Lynn Margulis. Los simbiosis son organismos que viven en una relación que permite que sus integrantes salgan mutuamente beneficiados.

La característica más llamativa de los primeros eucariotas era la vacuolización, la capacidad de utilizar parte de su capa exterior, la membrana plasmática para formar vacuolas. Es decir, se alimentaban englobando sustancias del medio ambiente que llevaban a su inte-

rior, donde las degradaban. De ese modo se deshacían también de los desechos, llevando vacuolas cargadas hasta los límites de la célula y liberando los restos no digeribles al exterior mientras las paredes de la vacuola se fusionaban nuevamente a la membrana celular.

Dado que los eucariotas tienen la característica de agrupar su material genético sobre las paredes externas de las vacuolas, el cierre sobre sí mismo de una vacuola dejaría al ADN en el interior de una gran vacuola de pared doble, tal como lo vemos en el núcleo de las células eucariotas. Esto hizo que incorporaran eubacterias de vida libre que respiraban y tenían su propio ADN, y en lugar de servirles de alimento, quedarán en su interior perdiendo así parte de su identidad original. A la vez que estos pequeños simbiosis ganaban protección y alimento las células hospedantes aprovechaban una maquinaria capaz de producir energía a través de la luz (fotosíntesis) y utilizaban el oxígeno (respiración celular). Así, los simbiosis atrapados, originados en algas verde-azuladas, se modificaron transformándose en las organelas de las células: las mitocondrias y los cloroplastos (Fig. 4.6).

Específicamente, las mitocondrias permiten el procesamiento de la tóxica molécula de oxígeno para la producción de energía, tanto en plantas como animales. A la vez, los cloroplastos permiten la fotosíntesis en las plantas. Con el transcurso de las generaciones esas simbiosis se tornaron cooperaciones tan íntimas que llevó mucho tiempo reconocer que esas organelas habían



4.7. Clasificación de la vida por Woese, mostrando tres gigantescos grupos monofiléticos o dominios equivalentes: Bacteria, Archaea y Eukarya, que forman una división tripartita del arbusto de la vida.

sido alguna vez organismos independientes y, de hecho, conservan parte de su propio ADN.

Los fósiles eucariotas más antiguos, aunque muy discutidos, sean probablemente *Grypania spiralis* y *Chuarina circularis*, organismos cilíndricos de 50 mm de longitud y 2 mm de diámetro. *Grypania* vivió hace unos 2.000 Ma en Michigan y la India, y *Chuarina* en China y la India. Ambos son de máxima importancia en la Historia Natural.

Toda la vida pluricelular está basada en células con núcleo. Podemos dividir al grupo en los unicelulares u oligocelulares (protistas) y a los francamente pluricelulares (plantas, hongos y animales).

La contabilidad de los reinos

Cuando Lineo preparó la primera jerarquía taxonómica de la naturaleza la dividió en tres reinos: el animal (que incluía a los animales y protozoos), el vegetal (que incluía las plantas, algas, hongos y bacterias) y el mineral. No era el primero en emprender una clasificación de la Naturaleza, ya mencionamos en el capítulo uno al rey sumerio Samsuiluba y a Aristóteles, también su discípulo, Teofrasto (370-287 AC) realizó una clasificación de las plantas en árboles, arbustos y hierbas.

Un milenio después Al-Jahiz de Basora escribió su "Libro de los Animales" (Kitab al-Hayawan) clasificándolos por similitudes y subdividiéndolos hasta la unidad de especie.

Ocho siglos después, en Occidente, Guillaume Rondelet (1507-1566) realizó una clasificación de los peces según su ecología, y el boticario y viajero Pierre Belon (1517-1564), clasificó a las aves por su tamaño, forma y hábitat.

En cuanto a la clasificación de las plantas, Andrea Cesalpino (1519-1603), las clasificó según el método aristotélico, seguido por Leonard Fuchs (1542), que nombró 500 especies de plantas y Luca Ghini (1544), autor del primer herbario. Gaspard Bauhin (1560-1624) intentó una clasificación del reino vegetal en grupos naturales, describiendo 6.000 especies, esfuerzo superado por las 18.000 especies de John Ray.

Aunque el español Félix de Azara (1742-1821) incorporó miles de especies americanas a las ya conocidas, su obra fue ignorada por oponerse al prestigioso Buffon y por usar nombres en guaraní para su taxonomía.

A fines del siglo XIX, Ernst Haeckel (1834-1919) propuso la división de los seres vivos en los reinos animal (que incluía a los protozoos), vegetal (incluía los hongos) y Monera (las bacterias). Haeckel fue el primero en introducir el árbol evolutivo como iconografía para la filogenia.

Hasta hace pocos años, prevalecía la visión de los cinco reinos: moneras, protistas, hongos, plantas y animales. Esta clasificación se ha mantenido por muchos años, considerando al reino Monera "en la base de la pirámide de la vida".

Dos elementos han cambiado sustancialmente el diagrama del árbol. Por un lado, el cladismo, para el que no hay base ni techo, primitivo ni evolucionado o direcciones definidas, sino que todo es una profusa ramificación dicotómica formando un arbusto sin direcciones preestablecidas. El otro elemento es el descubrimiento de las arqueas, el reino ignorado. Así, a partir de la clasificación de Woese, existen tres gigantescos grupos monofiléticos equivalentes: Bacteria, Archaea y Eukarya formando una división tripartita del árbol de la vida donde las cercanías de uno con otro son fuertemente discutidas (Fig. 4.7).

La mayoría de los integrantes de esos tres grandes dominios corresponden a organismos unicelulares, lo que refleja la realidad de la vida en nuestro planeta. Por ello, resulta obvio que el uso del microscopio contribuyó sobremanera a entender la complejidad de los seres vivientes.

Si bien las primeras observaciones se realizaron sobre abejas, Francesco Stelluti (1577-1652) y sobre minerales, Henry Power (1623-1668), el auge de la microscopía comenzó despejar el horizonte del conocimiento. De hecho, cuando Galileo le lleva un microscopio a Cesi, fundador de la Academia Científica de los Linceos, todo el grupo comenzó a desarrollar fuertemente la microscopía.

En 1665, Robert Hooke (1635-1703) publicaba *Micrographia* y en 1683, Anton van Leeuwenhoek fue el primero en observar bacterias (1683). El mundo de

las observaciones a nivel celular se inicia con Jan Swammerdam, que observa glóbulos rojos al microscopio (1658) y con el polémico botánico alemán Matthias Jakob Schleiden (1804-1881), que formula la teoría celular.

En Sudamérica, el cura uruguayo Dámaso Larrañaga (1771-1848), héroe de la independencia –en contacto con Bonpland y Saint Hilaire, clasificador de unas 500 especies de su tierra– investigó con el microscopio y el telescopio hasta quedar ciego. El cirujano argentino Ignacio Pirovano (1844-1895) incorporó luego la microscopía para los estudios celulares.

En 1876, Robert Koch valida la teoría germinal de las enfermedades de Louis Pasteur, e identifica a una bacteria como causante del ántrax.

El dominio Bacteria fue originalmente conocido como Monera, que provenía del griego “simple” y se lo ubicó en la base del árbol de la vida.

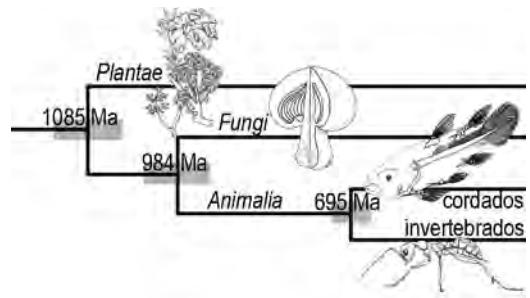
Monera incluye las células sin núcleo (procariotas), el resto son seres que poseen células eucariotas (células con núcleo) e incluyen a los animales, plantas y hongos.

Los Protistas

A mediados del siglo XX, Robert Whittaker (1920-1980) introdujo la idea de agrupar a los seres vivos en cinco reinos separando a Protista (o protoctistas o protozoos, antes considerados animales) y Fungi (los hongos, que alguna vez fueron incluidos entre las plantas).

Originalmente, el reino Protista se “armó” para reunir a miembros que no podían ser incluidos en otros. A pesar de ser sumamente diversos, tienen algunas características en común.

Los protistas son eucariotas mayormente unicelulares de estructura bastante simple, que nunca forman tejidos celulares. No pueden vivir al aire libre, por lo que se los encuentra en el agua, en ambientes húmedos o en el medio interno de otros organismos. Se alimentan



4.8. La separación de los reinos Plantae, Fungi y Animalia adaptado de E. Douzery et al, “The timing of eukaryotic.” PNAS No 43, octubre 2004.

por fotosíntesis, por ingestión o por absorción y pueden reproducirse en forma sexual o asexual.

Los protistas son los más importantes componentes del plancton (viven en suspensión en el agua), del bentos (habitan en el fondo de ecosistemas acuáticos) y edáficos (habitan los suelos).

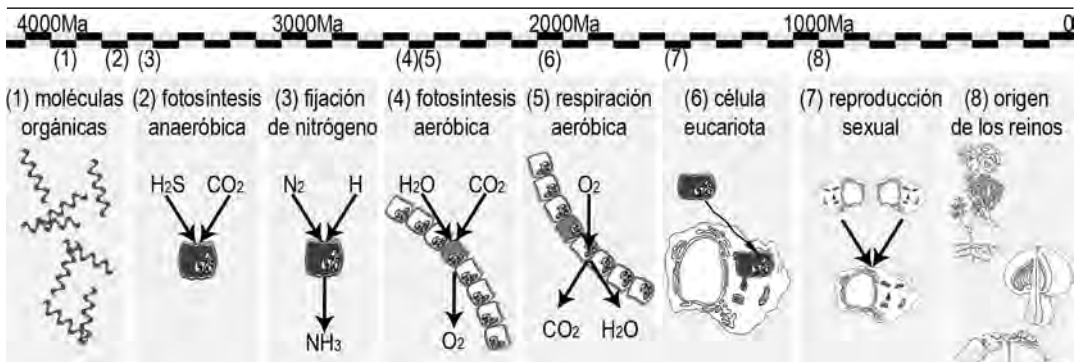
Actualmente la clasificación y sistemática es sumamente inestable, debido a los aportes de la genética molecular, que obliga a exhaustivas revisiones, reorganizaciones, particiones y asociaciones de reinos.

Ediacarontes y la vida pluricelular (1.000 Ma)

De acuerdo con el reloj molecular todos los organismos vivos descienden de un antepasado común que vivió hace 2.500 Ma. Esta conclusión fue obtenida a partir de un estudio sobre 57 proteínas muy antiguas y dispersas de todos los reinos, que fue publicado en la revista *Science* en el año 1996.

Posteriormente, en algún momento cercano a los 1.000 Ma se separaron los eucariotas pluricelulares (Animalia, Plantae y Fungi).

Como veremos en diferentes capítulos, la informa-



4.9. Principales adquisiciones de los seres vivos durante el período 3.800-1.000 Ma.

ción obtenida con el reloj molecular (la secuenciación de aminoácidos y nucleótidos) y la presencia de fósiles no siempre es coherente. En general, las fechas provistas por el reloj molecular son mayores a las disponibles mediante fósiles. En resultados dados a publicidad en el 2004, se compararon 129 proteínas de 36 organismos eucariotas. La conclusión indica que los organismos eucariotas se diversificaron durante el período comprendido entre 1.260 y 950 Ma (Fig. 4.8). Estos valores son más altos que los registros fósiles disponibles.

3. La evolución en acción

3.800 hasta 1.000 Ma

Podemos resumir las adquisiciones más importantes que ha incorporado la vida en este período, de la siguiente forma (Fig. 4.9).

Las primeras moléculas que hoy conocemos como orgánicas se originaron a partir de la combinación de elementos inorgánicos básicos. Estas moléculas adquirieron capacidad para multiplicarse y transferir la herencia de varios modos, como lo explican, Aleksandr Oparin (1894-1980) y numerosos investigadores posteriores. Esas moléculas, capaces de dejar copias de sí mismas, y que conocemos como replicantes (los genes) se unieron en cadenas (los cromosomas). De esta forma cuando una molécula se replica, se replican todas a la vez, evitándose la competencia para replicarse y favoreciendo la cooperación entre genes. El ADN se estructuró como molécula tridimensional empaquetada con ayuda de proteínas, las histonas.

Aunque todos los seres vivos poseen su material genético, en los llamados eucariotas, el mismo se encuentra protegido en el interior de un núcleo de membranas dobles. Los precursores de los eucariotas incorporaron dos tipos de células en simbiosis; las que se alimentan mediante fotosíntesis liberando oxígeno (cloroplastos, desde cianobacterias) y las que lo consumen (mitocondrias, desde bacterias).

Los eucariotas presentan dos tipos de reproducción, la asexual que asegura cantidad (mitosis) y la sexual que garantiza variedad (meiosis) mediante el intercambio de genes. Aunque la mayor parte de los eucariotas son unicelulares, lo que evidentemente es una estrategia que sigue siendo exitosa, otros, hace 1.000 Ma se organizaron formando organismos pluricelulares.

3.1. El origen del sexo

La reproducción sexual tiene un origen confuso. Para empezar hay que destacar que "reproducción sexual" es justo lo opuesto a una reproducción. En lugar de repro-

ducirse una célula dividiéndose en dos, en el sexo dos células se convierten en una. En las bacterias (células procariontas) la sexualidad, entendida como intercambio de material genético, se desarrolló hace unos 3.000 Ma. Las dificultades que se hallan en combatir a los virus relacionados a las gripes, es su posibilidad de combinar su ADN entre las distintas cepas y a la vez con el infectado. Por ello, en sentido estricto (visto como el intercambio de material genético) la infección en un humano con el virus de la gripe es un cierto tipo de sexualidad.

Los organismos de reproducción asexual tienen solo un progenitor, una madre y, desde este punto de vista, el organismo es casi inmortal. Al crecer, simplemente se divide, originando un clon de la célula madre. Algo semejante permanece hoy en algunos vertebrados que se reproducen por partenogénesis, como el lagarto *Cnemidophorus uniparens*. La reproducción de hembras asexuales será ventajosa en cuanto a la cantidad de descendientes que pueden reproducirse frente a las sexuales. Sin embargo, su variabilidad genética será tan baja que estarán expuestos a la extinción completa de la especie ante la menor enfermedad contagiosa.

Es probable que la aparición de la sexualidad, es decir, de una fecundación cruzada, fruto de dos organismos distintos con la mitad del complemento génico, capaces de unirse a su par y reproducirse, haya ocurrido en varias oportunidades en forma independiente.

La sexualidad beneficia a las poblaciones y constituye el motor de la evolución al permitir un aumento de la diversidad. Su consecuencia es un aumento en las posibilidades de sobrevivir ante un cambio ambiental mediante el uso de un comodín ignorado, oculto en el genoma, que sale a relucir ante el cambio. La población sexual sólo tendrá ventajas sobre una población asexual en un ambiente cambiante, como el de nuestro planeta.

El costo de la reproducción sexual se puede evaluar en dos líneas, el costo de producir machos (que son básicamente, una variación mutante de las hembras) y el costo de comportamiento.

Para aparearse, ambos sexos deben buscarse y desarrollar conductas específicas que conduzcan a atraerse. Posteriormente, la hembra deberá producir (y quizás alimentar) a descendientes machos que no producirán descendencia directa. En muchas especies de aves los machos colaboran en el cuidado parental, lo cual puede contabilizarse como una reducción de los costos de la reproducción sexual.

La producción sexual de hijos distintos es una ventaja teniendo en cuenta la variabilidad y no la cantidad. Esto se ha comparado con comprar "boletos de lotería"; donde sería mejor comprar solo 50 boletos distintos que 100 boletos iguales.

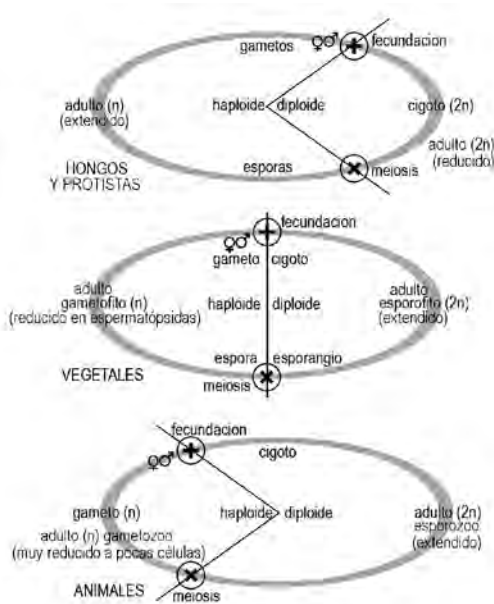
Pensemos en la relación entre los humanos y los microbios patógenos; los microorganismos atacan tanto a humanos como a otros animales, pero gracias a la diversidad aportada por el sexo, los patógenos deben enfrentarse a especies donde los sistemas de defensa involucran diversos complementos químicos y cambiantes conjuntos de proteínas.

La reproducción sexual genera organismos distintos, mezcla de dos padres y por ello se dice que con el sexo se pierde la inmortalidad personal. De hecho, hay otros modos de generar diversidad. La prueba está en que en los procariontas y eucariotas originarios se hallaba presente únicamente una generación, la asexual. Se piensa que la aparición de la segunda generación (sexual) permitió a las células escapar de las infecciones virales.

Las incógnitas que aun encierran al sexo han llevado a que Margulis dijera que los animales y vegetales llegaron a evolucionar a pesar de la reproducción sexual, no gracias a ella.

Un problema de identidad

Nosotros estamos acostumbrados a pensar en nosotros mismos como un único organismo, un individuo. Sin embargo somos dos. Si, dos, pero no es por doble personalidad.



4.10. Esquemas mostrando los ciclos vitales de los eucariotas, donde se alternan las fases o generaciones haploides (n) y diploides (2n). Tanto en animales vertebrados como en plantas con semilla, la generación haploide se ha reducido y vive en forma dependiente de la diploide.

La mayor parte de los eucariotas tienen sus ciclos de vida compuestos por más de una generación, comúnmente dos (A y B), que se suceden una a continuación de la otra. Es decir, A produce esporas, que al germinar producen a B. Al crecer, B produce gametas que al unirse con otra gameta, forman un huevo (o cigoto), que al crecer dará un nuevo A. Con esto vemos que las dos generaciones se reproducen de distinto modo, A es asexual y B es sexual. Pero si las células simplemente se unieran para producir un nuevo organismo, entonces la cantidad de cromosomas se duplicaría en cada fecundación y pronto su número sería elevadísimo. El secreto es que antes de que haya fecundación, ocurre en las células una división a la mitad del número de cromosomas.

La mayor parte de las células de nuestro cuerpo son diploides. Es decir, que cada una posee un número duplicado de cromosomas, que en los humanos es de 46. Durante el proceso de meiosis, la cantidad diploide (2n) se reduce a la mitad, dando origen a células haploides (n).

El número diploide se recuperará cuando las células sexuales haploides (gametas) se combinen con una gameta procedente de otro gametozoo (organismo animal productor de gametas). La aparición de estas dos generaciones sucesivas con grandes diferencias genéticas, además de aumentar la variabilidad, habría surgido como un medio de escape a las infecciones virales, incapaces de reconocer como víctima a las reducidas células sexuales.

En la Naturaleza existen dos tipos de organismos: el productor de esporas (esporozoo o esporofito, según si se trata de animales o plantas) y el productor de gametas (gametozoo o gametofito) (Fig. 4.10). Las células del productor de esporas son siempre diploides. No obstante, en su estructura productora de esporas (esporozoo o esporofito) ocurre la reducción del número de cromosomas o meiosis, por lo que las esporas que disemina ya no son diploides como él, sino haploides.

Esas esporas dan origen a un nuevo organismo, completamente haploide, en general más reducido, que es el productor de gametas, ya sean masculinas, femeninas, o ambas pero en distintas estructuras (gametangios). En el momento adecuado, el nuevo organismo liberará a sus gametas haploides, en general provistas de movilidad, que al fusionarse con su opuesto durante la fecundación formarán un huevo o cigoto diploide, generador de un nuevo organismo productor de esporas.

Este modo de vida es el más frecuente entre todos los eucariotas y existe de modo patente, aunque con ligeras variantes, en protistas (eucariotas unicelulares), hongos, plantas y numerosos animales invertebrados, que alternan su generación asexual (2n) con la sexual

(n) en cuerpos independientes. Por ejemplo, en protistas como *Chlamydomonas* y el hongo *Neurospora*, el que está reducido es el productor de esporas y casi todo el ciclo es haploide. En plantas y animales suele darse el caso inverso.

A lo largo de la evolución, por un cambio en las instrucciones genéticas ocurrido en muchos organismos, las esporas haploides no fueron liberadas, fueron retenidas en el organismo productor de esporas. Así, en vez de nacer y formar un organismo independiente en otro lado, crecieron sobre el mismo cuerpo de su progenitor diploide, como una extensión haploide, casi en forma parásita. Sin embargo, mantuvieron su principal función: la producción de gametas.

Esto se aprecia especialmente en la mayor parte de los organismos de gran tamaño, tanto las plantas espermatópsidas (con semilla) como en muchos animales de simetría bilateral. Entre los vertebrados, por ejemplo, nuestra generación B nace en los órganos genitales en el momento de la madurez sexual a través de instrucciones hormonales. El organismo se halla reducido a unas pocas células, los espermatozoides secundarios en el caso masculino y los ovocitos secundarios y corpúsculos polares en el caso femenino. Su única función se limita a la producción de gametas y secreción de hormonas, a través de las cuales interactúa con su organismo parental (el resto de nuestro cuerpo). Es posible que la ventaja adaptativa de retener en el cuerpo al organismo productor de gametas se relacione con que es mucho más fácil la comunicación química si se reduce la distancia entre ambos.

Parece un cuento de ciencia ficción y es muy difícil de aceptar para muchos, pero aunque parezca increíble, la parte de los testículos y los ovarios que producen gametas en los vertebrados, incluidos los humanos, son en realidad parte de un individuo humano distinto, nuestra segunda generación, el gametozoo, reducido a la expresión de unas pocas células productoras de gametas.

Las gametas masculinas buscarán a las femeninas y se unirán en un huevo fecundado que dará un individuo A, con la cantidad normal de material genético, pero proveniente de diferentes padres, lo que origina una descendencia con modificaciones en lugar de clones.

3.2 El impacto de los predadores y el origen de los animales

La vida procariota representa la etapa de diversificación bioquímica de la primera biosfera, en tanto que la vida eucariota conlleva la expansión de nuevas

estructuras y la diversidad morfológica de la vida pluricelular.

La aparición de las células eucariotas, de acuerdo con la evidencia molecular y estructural, ocurrió por un proceso de endosimbiosis. Es posible que uno de los factores cruciales que actuaran en la integración de los endosimbiontes haya sido la búsqueda de refugio ante la predación y la supervivencia de la presa dentro del predador. Otra posibilidad (o ambas), es que el procariota se sintiera atraído por los desechos químicos del hospedador, se acercara demasiado y acabara incorporado en una vacuola.

Una vez formadas, las células eucariotas se diversificaron y, más adelante, surgió la reproducción sexual vista como unión entre células de macho y hembra.

En el capítulo 6 analizamos la diversificación del reino animal. Veremos que la denominada Explosión del Cámbrico fue un evento de máxima importancia en la diversidad de la vida. Los prerrequisitos para esta diversidad fueron la existencia de un medioambiente adecuado, por ejemplo una suficiente concentración de oxígeno libre en el agua. Muchas de las adaptaciones que aparecieron en este momento estuvieron relacionadas a la predación.

La relación predador-presa es aparentemente muy antigua y ha motivado innovaciones e introducido nuevos tipos de organismos con gran capacidad de diversificación.

La predación podría ser considerada como un motor que acelera la diversidad en una especie de carrera de armamentos. Así, la selección natural favoreció la generación de defensas químicas, de estilos de vida diversos, de las migraciones, del mimetismo mediante formas o colores, etcétera.

Las relaciones entre individuos son importantes fuerzas evolutivas. Entre ellas se puede mencionar a la competencia entre miembros de la misma especie, la relación de simbiosis, que cubre carencias de cierta especie con el aporte de otras y la relación predador-presa.

El aspecto central de la predación es la muerte de la víctima. Un animal herbívoro no es predador (aunque las plantas son seres vivos) ya que usualmente no matan a la planta, sino que comen algunas partes de ellas. El parasitismo o el carroñeo tampoco pueden ser considerados como eventos de predación.

Es importante considerar la relación predador-presa cuando nos encontremos ante eventos significativos en la Historia de la Vida.

Anexo: La evolución en acción

Gaia y el paleoclima

El concepto de Gaia

Gaia (nombre de la Tierra en griego, idioma en el cual se pronuncia *guea*) está ligada a una teoría controvertida introducida por James Lovelock en 1969 y retomada posteriormente por Lynn Margulis, que no puede ser ignorada, si se pretende entender el pasado y el futuro de la vida.

Una manera atrevida y discutible para presentar la hipótesis de Gaia es decir que "la Tierra es un organismo viviente".

En su versión más simple, la hipótesis dice que la vida mantiene las condiciones adecuadas que necesita para desarrollarse. La vida se encargaría de autorregular (con una tendencia al equilibrio) las condiciones esenciales de la biosfera como la temperatura, el balance químico de los gases que componen la atmósfera, la salinidad de los océanos, etcétera, a partir del equilibrio entre lo que se consume y lo que se desecha. Por ejemplo, los animales desechan dióxido de carbono y consumen el oxígeno que desechan las plantas, que consumen dióxido de carbono en el proceso de fotosíntesis.

De lo contrario, la regulación del nivel de oxígeno en la atmósfera (21% de oxígeno en el aire) y de la salinidad en el mar (3% de sal en el agua), serían dos problemas mayúsculos que se habrían mantenido autorregulados desde el Cámbrico. De hecho, el exceso de oxígeno podría producir que los seres vivos ardan en forma espontánea (y la carencia que se asfíen), mientras que el exceso de sal en el organismo provocaría que las membranas celulares se rompan.

Una forma de encarar la hipótesis de Gaia es preguntarse ¿Cuál es la respuesta para explicar las diferencias entre la Tierra y otros planetas? ¿Son solo los ciclos geológicos los responsables de la estabilidad?

Por ejemplo, la Tierra sin vida tendría, como Marte y Venus, un porcentaje de oxígeno en la atmósfera muy inferior al 1%, pero en cambio se ha mantenido en valores cercanos al 20% (con picos entre 10% y 35%). El porcentaje de dióxido de carbono debería ser muy superior a 95%, cuando en la realidad muestra valores insignificantes. El nitrógeno, que debería mantenerse por debajo del 5%, se encuentra casi al 80%. ¿Por qué?

La hipótesis de Gaia dice que la autorregulación surge de la vida, las células del cuerpo en forma aislada no conservan la temperatura; sin embargo, juntas pue-

den hacer que un animal sea homeotermo. De la misma forma, cuando se considera la vida en su conjunto, ésta puede hacer que espacio en el que se desarrolla (la biosfera) se encuentre autorregulado.

El Paleoclima

Se entiende por paleoclima a las características climáticas de la Tierra a lo largo de su historia: las modificaciones del nivel de los gases en la atmósfera y los océanos, la circulación atmosférica y de las corrientes marinas, el nivel de los océanos, la temperatura, la radiación solar. Es una de las materias más interesantes para conocer la Historia Natural.

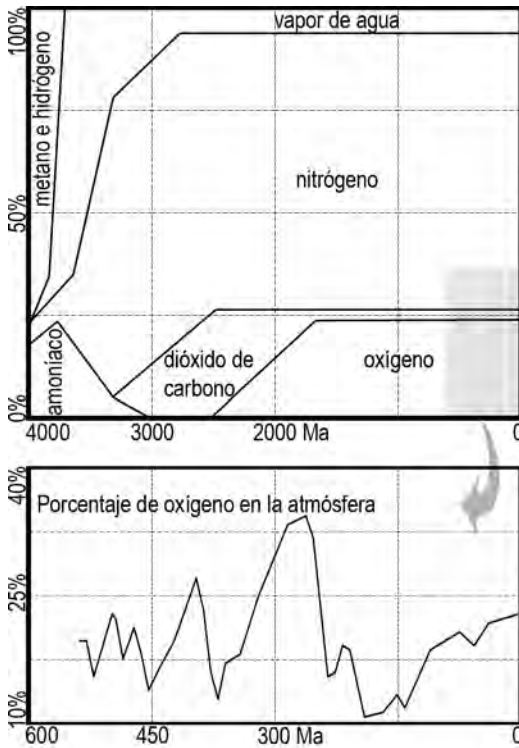
El paleoclima tiene conexión con dos conceptos claves en nuestro estudio: la vida y la evolución de la corteza terrestre (el movimiento de las placas continentales). Además, la variación del clima a lo largo del tiempo es uno de los principales sospechosos de las extinciones en masa. Es decir, el clima no se modifica en forma aislada, sino en consonancia con otras variables físicas, químicas y biológicas y tiene consecuencias mayúsculas sobre la vida.

Entre las variables físicas que alteran al clima se encuentran las astronómicas. La radiación solar, por ejemplo, cambia de acuerdo al movimiento de la Tierra alrededor del Sol o con cambios en el eje de rotación de la Tierra.

La concentración de dióxido de carbono tiene una fuerte influencia en los períodos de glaciación. Cuando se estudiaron los hielos antárticos antiguos, se encontró que una concentración de 190 ppm (partes por millón) de dióxido de carbono produce un descenso en la temperatura, mientras que con 280 ppm se llega a una edad interglaciar, o de alta temperatura. La concentración de dióxido de carbono se debe encontrar entre límites tolerables.

En el capítulo 6 veremos cómo estos límites se escaparon durante el período 850-600 Ma (antes del Cámbrico).

También el movimiento de los continentes tiene influencia sobre el paleoclima. Durante la época de Pangea los continentes se agruparon, las extensiones costeras se redujeron, la circulación de las corrientes oceánicas variaron y todo esto afectó a la cantidad y diversidad de la vida.



4.11. Evolución general de la composición de la atmósfera en 4.000 Ma. El dióxido de carbono y el oxígeno comenzaron a acumularse gracias a la actividad de la vida. En el gráfico inferior se muestran las fluctuaciones de oxígeno desde el Cámbrico.

El oxígeno atmosférico

El nivel de oxígeno en la atmósfera es la causa y la consecuencia de la evolución biológica. El oxígeno estaba ausente en la atmósfera inicial de la Tierra y, como vimos en este capítulo, fue producido por las cianobacterias (algas verde-azuladas). Partiendo desde una concentración cercana al 0% hace 2.500 Ma, creció hasta niveles cercanos al 20%, con fluctuaciones entre 10 y 35%.

Cuando se observan los cambios de la composición atmosférica (en particular del oxígeno) a lo largo de la historia de la Tierra se está mirando, en parte, la obra de la vida. A pesar de que han existido fluctuaciones permanentes de los principales valores del paleoclima, se pueden identificar valores medios con extremos tolerables. Como las fluctuaciones locales son aún mayores que los promedios para todo el planeta, se dificulta extrapolar, partiendo de datos locales, la evolución del paleoclima planetario en su conjunto (Fig. 4.11).

El oxígeno ha tenido una importante participación en la retención del hidrógeno en la atmósfera. De no haber sido por el oxígeno, el hidrógeno habría sido barrido de la superficie terrestre hace tiempo, tal como observamos en Marte y Venus. Aunque probablemente el planeta haya perdido varias veces su oxígeno en las primeras etapas, finalmente el oxígeno reaccionó con el hidrógeno generando el vapor de agua. Sin vida, es probable que los océanos se hubieran desecado en las primeras fases de la Tierra.

Según la hipótesis de Gaia, la vida mantiene relativamente constante la concentración de los gases en la atmósfera. Sin embargo, en un principio se desbalanceó el oxígeno, hace 2.000 Ma, luego el dióxido de carbono, produciendo una glaciación (850 Ma) y en un momento más reciente de la historia (375-275 Ma), la biosfera mostró un nuevo incremento desproporcionado de oxígeno. En el mismo período se produjeron vastos depósitos de carbón (de allí el nombre de período Carbonífero).

Probablemente la principal causa del incremento del oxígeno fue la extensión de las plantas vasculares en ambientes húmedos. Sin embargo, el incremento de oxígeno no podía continuar indefinidamente sin perjudicar la continuidad de la vida, ya sea por el riesgo de combustión o por la agresividad del oxígeno para los organismos.

Durante la combustión, el fuego consume solo una fracción pequeña del carbono de la madera, de forma que el carbón vegetal acumula el resto del carbono que no puede ser consumido mediante la degradación bacteriana. Muchos otros acontecimientos ocurrieron en este período y podrían estar ligados al incremento del oxígeno. Tal el caso del gigantismo de los insectos y la diversificación de los vertebrados en la tierra.

La ecología del fuego tiene especial interés, más allá de la influencia en el Carbonífero. Algunos árboles usan el fuego para protegerse. Las coníferas y eucaliptos eliminan detritus inflamable que es consumido por el fuego rápidamente sin dañar a los árboles mayores. Otras coníferas requieren del fuego para abrir las cápsulas y liberar las semillas.

La temperatura global

Un indicador muy importante del paleoclima es la temperatura del océano, que se puede estudiar mediante el balance de la vida en cada período. Una alternativa es analizar los foraminíferos fosilizados (Fig. 4.12). Los foraminíferos son unos protozoos microscópicos del grupo Sarcodina, parientes de las amebas, poseedores de una compleja conchilla generalmente calcárea, que pertenecen al zooplancton marino. El estudio de la composición de su conchilla permite conocer el balance



Conchilla de foraminíferos (MILP)

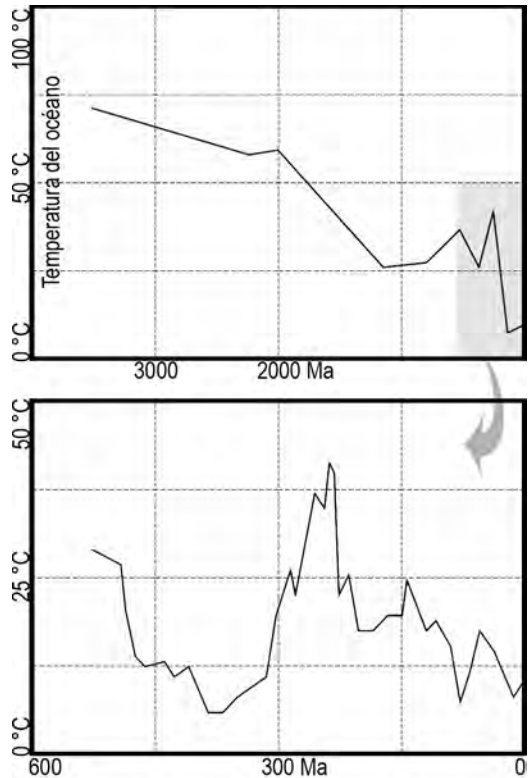
4.12. Columna de conchillas de foraminíferos que pertenecen al zooplancton marino.

de isótopos de Oxígeno-16 y O-18. El O-16 (isótopo 16) es más ligero y se evapora más fácilmente que el O-18 (isótopo 18), que requiere más calor. La relación entre ambos isótopos proporciona una idea de la temperatura en el sedimento marino estudiado. Mayor cantidad de O-18 implica una menor temperatura.

Utilizando diversas técnicas se ha estimado la paleotemperatura de los océanos. Si bien hay datos con mucho margen de error, varios reportes coinciden en una temperatura descendente desde los 70° C hace 3.500 Ma hasta los 25° C hace 1.000 Ma. A partir de allí, la temperatura se mantuvo en torno de los 10° y 40° C (Fig. 4.13). Se trata de un amplio margen, pero siempre dentro de los límites tolerables por la vida. ¿Otra indicación de Gaia?

Debemos hacer notar que aun nos encontramos en una etapa exploratoria en cuanto a la comprensión del paleoclima. Por ejemplo, la concentración de dióxido de carbono en la atmósfera se relaciona con el efecto invernadero. La concentración de este gas y la temperatura deberían estar sin duda correlacionadas. Sin embargo, no todas las mediciones son coherentes con este criterio.

Las dificultades comienzan al trasladar las mediciones locales al clima global del momento, y a las alteraciones naturales en la concentración de oxígeno en



4.13. La variación del paleoclima medido a través de la temperatura de los océanos. Partiendo desde un océano muy caliente (70° C hace 3.500 Ma), la temperatura descendió paulatinamente hasta valores de 25° C hace 1.000 Ma. Debajo, se muestra un detalle más preciso desde el período Cámbrico.

las muestras. Por ello es que las curvas presentadas en las figuras adjuntas son una aproximación a partir de las más recientes mediciones. Es interesante observar que la tendencia de las últimas décadas es atribuir el actual ascenso de la temperatura global al uso de combustibles fósiles. Sin embargo, el estudio del paleoclima muestra situaciones similares ocurridas en el pasado por causas naturales. Lamentablemente, el grado de responsabilidad humana en el actual ascenso de la temperatura y la forma de corregirlo, están pobremente comprendidas.

La humanidad ha gastado mucho más recursos en la guerra que en entender el aire que respira.

La sal oceánica

La concentración de sal en los océanos es tan problemática como lo es el oxígeno en la atmósfera.

La sal, como el oxígeno, es imprescindible y a la vez potencialmente destructora. La mayoría de los orga-

nismos tienen un medio interno con una concentración de sales del 1%. Muchos son capaces de sobrevivir en agua de mar (3%), donde nos originamos, pero ninguno podría sobrevivir en una concentración superior al 6% (donde las membranas celulares se vuelven permeables y se desintegran). Una posible explicación es que la concentración intracorporal de sales o del medioambiente interno de los organismos vivos, es igual a la que tenía el mar en tiempos del origen de la vida.

Para regular el contenido de sal en el interior del organismo, los animales deben gastar energía en el bombeo de sal al exterior. Por ejemplo, las aves marinas lo hacen gracias a las "glándulas de la sal", que poseen sobre el pico o cráneo y que generan una mucosidad de concentración muy elevada de sal (casi el 6%). Estas glándulas también están presentes en algunos reptiles y en aves marinas fósiles del Cretácico, lo cual sugiere

que pueden haber estado presentes ya desde el origen de los tetrápodos. También sabemos que los peces descargan la sal directamente por las branquias, por lo que no requieren glándulas especiales, que sí son requeridas por aquellos tetrápodos que viven cerca del agua salada.

Teniendo en cuenta que el nivel de los océanos fluctúa junto con las glaciaciones y que la concentración de sal debería variar en esos tiempos, el mantenimiento de condiciones de vida aceptables en el mar ha sido una de las variables más complejas a lo largo de la historia de la vida.

En suma. La vida parece tener participación en la regulación de las condiciones de la biosfera. El grado en que esto ocurre se encontrará comprendido entre los azares a la hipótesis de Gaia u otras teorías que permitan comprender las variables geológicas y atmosféricas que interactúan con la biosfera.

Las plantas tuvieron su origen, a partir de organismos considerados como algas verdes, hace unos 1.000 Ma. Hasta 450 Ma estaban representadas por vegetales de bajo porte como los musgos, que habitaban las zonas húmedas o las costas de cuerpos de agua dulce. En aquellas primeras plantas, el agua se transmitía por difusión entre las células. No había tejidos especializados en el transporte de líquidos. Plantas posteriores, capaces de habitar zonas más lejanas al agua, poseían para ello una herramienta fundamental, células alargadas que facilitaban el transporte de líquidos: las traqueidas. Son las plantas vasculares, o traqueofitas. Algunos grupos posteriores de plantas con semilla, en especial las plantas con flores, desarrollaron vasos, capaces de transmitir una mayor cantidad de agua en menos tiempo, característica que les valió el domino de los ambientes terrestres.

5

Los reinos inmóviles: hongos y plantas

1. El oculto mundo de las plantas

Somos animales. Como tales, concentramos más la atención en nuestro propio grupo y nuestro interés por los otros reinos es menor, por ejemplo por los hongos o las bacterias, verdaderas y exitosas dueñas de nuestro mundo y, sin embargo, apenas merecedoras de una breve reseña.

Historias botánicas

El uso de las plantas y sus propiedades se pierde en la prehistoria. Hace más de 5000 años los sumerios fabricaban cerveza de cebada y los egipcios conocían y nombraban las distintas especies del valle del Nilo. Tiempo después, hace 4500 años, los sumerios importaban vides de Siria y Palestina para hacer vino. Hacia esa misma época, las plantas medicinales eran bien conocidas en Harappa y Mohenjo Daro, y también en Sumeria, como lo demuestran recetas médicas en tablillas de arcilla halladas en Nippur. De la misma época es la historia de Gilgamesh, rey de Uruk, Sumeria, cuya historia de doce tablillas conocidas como *Sha nagba amaru* (El que vio las profundidades) relata como Utnapishtim, sobreviviente de la Gran Inundación, le ofrece la inmortalidad a partir de las propiedades de una planta acuática.

En su lista de precios autorizados, el rey sumerio Samsuiluba, de la dinastía Larsa, clasifica a los vegetales en árboles, hortalizas, cereales, especias y drogas. Los avances en conocimiento botánico se extendieron luego a los asirios, que hace 2800 años escribieron documentos demostrando que la palmera datilera tenía sexualidad y que si no se plantaban machos, las hembras, aunque fértiles, no darían dátiles. También demostraron las ventajas de la fecundación asistida, uniendo artificialmente las flores de uno y otro. Ya en Babilonia, un siglo después, el rey Mardukaplainin, escribió un texto de Horticultura que incluía ornamentales, hortalizas, especias, forrajeras y otras.

Los estudios botánicos entre los griegos fueron de avanzada. El jonio Jenófanes de Colofón (570-470), considerado como el primer paleontólogo, describió restos de hojas fósiles, asignables a un laurel, hallados dentro de una roca en Paros y Malta. Luego, Aethlios de Cnidos, el primer embriólogo, hace 24 siglos, describió la fisiología del crecimiento de las plantas, Teofrasto (370-287), discípulo de Aristóteles, realizó una clasificación de las plantas en árboles, arbustos y hierbas.

Del otro lado del mundo, el emperador hindú Asoka (264-226), construyó jardines botánicos y hospitales tras abandonar sus comienzos guerreros. Cuatro siglos mas tarde, el astrólogo chino Qiao Zhou (200-270) describe en su *Yizhou yiwu zhi* (Las Cosas Extrañas de Yi), la geografía, fauna y flora local.

Ya entre los romanos, el famoso senador, viajero y naturalista Plinio "El Viejo" (23-79), describió madera petrificada en su enciclopedia de 37 volúmenes. En la Alejandría romana del año 100 DC tuvo lugar la escritura del *Physiologus*, un libro anónimo sobre la Naturaleza que incluía entre muchas plantas medicinales las propiedades del *Peridexion* de la India, útil para alejar dragones.

Obras botánicas de más peso fueron, por ejemplo, los catorce libros sobre agricultura, botánica y zoología escrita hacia el año 300 por Vindonios Anatolios de Berytos; los 70 volúmenes de la enciclopedia médica de Oribasio de Pérgamo (325-400), médico del emperador Juliano y el libro *De plantarum et animalium proprietates*, escrito por San Cirilo (Kyriilos) de Alejandría (380-444).

En el mundo árabe, el célebre filósofo de Basora, Al-Kindi (805-873), de la Casa de la Sabiduría, escribió entre otras 270 obras, *De medicinarum compositarum gradibus*, donde establece una base matemática para las posologías farmacológicas. Más de un siglo después, los shiítas sirios conocidos como "Hermanos de la Pureza", publican *El propósito de la Salvia*.

Hacia 1150, se publicó el *Gyuschi*, una compilación de medicina tibetana con detalles sobre hierbas, raíces y minerales.

Volviendo al mundo europeo, el teólogo y cura belga Thomas de Cantimpré (1201-1272), escribe la gran enciclopedia de veinte tomos *Liber de natura rerum*, incluyendo botánica. El monje franciscano inglés Bartholomeus Anglicus (1230-1240), escribe los diecinueve tomos de *De proprietatibus rerum* (Sobre la naturaleza de las cosas), incluyendo botánica y citando a muchos autores previos.

La botánica tuvo un especial florecimiento hacia el siglo XVI, donde hallamos obras muy bien ilustradas de herboristas alemanes como Otto Brunfels (1488-1534) y Leonhard Fuchs (1501-1566), así como Nicolas Monardes (1508-1588), dedicado a las plantas medicinales americanas.

Entre los españoles destacan el botánico toledano Francisco Hernández (1514-1578), que culmina sus tres años de viaje con un geógrafo y dos botánicos, con la publicación de 38 volúmenes sobre flora y fauna americana, incluyendo notas en náhuatl, lamentablemente desaparecidos tras el incendio de la biblioteca de El Escorial (1671). Cristóbal de Acosta (1525-1592), describió las plantas de Asia y el jesuita José de Acosta (1539-1600), conocido como “el Plinio del Nuevo Mundo”, describió las numerosas plantas y tubérculos (maíz, papa, maní, banana, ají, coca y otros) americanos. En 1553, Pedro Cieza de León publicó un amplio volumen sobre flora y fauna del Nuevo Mundo. Dado que entre las plantas descubiertas se destacaba el tabaco, en 1604 el rey inglés James I hace una condena pública al uso de esa planta por sus efectos perjudiciales sobre la salud.

Al comprobar la inmensa cantidad de plantas que el Nuevo Mundo aportaba, se plantearon las preguntas ¿era posible saber cuántas plantas existían en el mundo? ¿podían ser clasificadas? ¿cómo hacerlo?

Algunos tomaron en cuenta la técnica de Lobelius (Mathias de L'Obel, 1538-1616), de separar a los grupos vegetales de acuerdo a la forma y detalles de sus hojas, que Fabio Colonna (1567-1650) utilizó posteriormente para comparar las hojas con los pétalos.

El médico y botánico suizo Gaspard Bauhin (1560-1624), continuando el previo intento de Jean Bauhin (1541-1613), clasifica en *Pinax Theatri Botanici* (1623) al reino vegetal, de acuerdo a grupos naturales capaces de transmutar gradualmente, y asigna a las 6.000 especies que registra, un sistema de dos nombres (como el actual). El médico de Cambridge John Ray, llevará en su *Historia Plantarum*, el número a 18.000 plantas, dando generalidades y consejos prácticos como una guía de campo, pero utilizando una nomenclatura muy complica-

da. Joachim Jungius (1587-1657) ayudará a estabilizar la terminología y dar las definiciones básicas.

En 1599, Ferrante Imperato intenta en su publicación *Natural History*, catalogar todos los animales, vegetales y minerales del mundo, un logro que realizaría luego el naturalista y médico sueco Lineo (de quien ya hablamos en el capítulo 1), en realidad llamado Carl Bengtsson, en la décima edición de su *Systema Naturae* (1735), donde asienta la nomenclatura binominal y la clasificación de especies vegetales de acuerdo a la disposición y forma de las estructuras reproductivas (en especial carpelos y estambres).

Mucho después, el naturalista y cartógrafo español Félix de Azara (1742-1821), haría un cuantioso aporte con la detallada descripción de especies americanas, criticando la taxonomía que utilizaba el francés Buffon. Lamentablemente, sus colecciones no fueron valoradas ya que utilizó una taxonomía con nombres en guaraní, y sería ignorada por autores de renombre como el mismo Buffon.

Al comenzar el siglo XVII se asistía al resurgimiento de los jardines botánicos, no solo por el conocimiento teórico de las plantas sino también por las implicancias económicas de cultivarlas. En 1591, Girolamo Porro planifica un jardín botánico en Padua, buscando adquirir plantas de todo el mundo, una idea que resultaría a la larga irrealizable. Medio siglo después, en 1636, se funda el célebre Jardín du Roi, en París, para estudios químicos y botánicos.

En esta etapa de estudio comienza a destacar la anatomía, y Nehemiah Grew (1641-1712) propone el estudio de los cortes de la madera según tres planos diferentes. También estudia en detalle la sexualidad de las plantas. En 1669, Perrault y Edme Mariotte publican una detallada obra de fisiología vegetal describiendo el ascenso de la savia, la nutrición por minerales y el desarrollo.

Una parte importante del conocimiento de las plantas en Sudamérica fue aportada por los jesuitas. Por ejemplo, el gallego Pedro de Montenegro (1663-1728), al curarse de su tisis con guayacán realizó estudios sobre la botánica nativa, publicados e ilustrados en español y guaraní en *Materia Médica Misionera*. En 1673, el jesuita Nicolás del Techo, publicó *Historia del Paraguay*, describiendo e ilustrando la flora. El jesuita Pedro Lozano (1697-1752) trabajó en la región que luego sería la Argentina, describiendo la flora medicinal, animales y costumbres indígenas del litoral. Publicó *Historia de la conquista de la provincia del Paraguay, Río de la Plata y Tucumán*, donde provee detalles botánicos y zoológicos. Jesuita de origen inglés, Thomas Falkner (1702-1784), que había estudiado con Newton, viajó por Santa Fe,

Córdoba, Mendoza y Santiago de Chile. Al volver a Inglaterra en 1767 preparó *Observaciones botánicas y de mineralogía de productos americanos* y *Tratado de enfermedades europeas curadas con drogas americanas*. Florián Baucke (Paucke 1719-1780), jesuita de origen alemán que trabajó como misionero entre los mocovíes (Santa Fe, Argentina), realizó 34 láminas con descripciones sobre la flora local. El jesuita chileno Juan Ignacio Molina (1740-1829) describe las plantas de su país en *Compendio de la historia geográfica, natural y civil del Reyno de Chile* (1782). De origen argentino, el jesuita botánico Gaspar Juárez (1731-1784), que plantaría en Roma un jardín de plantas americanas, publicó *Historia Natural del Río de La Plata* (1790) y *Observaciones fitológicas* (1790-1793), acerca de la introducción de plantas exóticas. El jesuita José de Guevara, describió la flora en *Historia del Paraguay, Río de la Plata y Tucumán* (1764), donde además menciona restos de vertebrados fósiles.

En Uruguay, la flora fue estudiada por el cura español José María Pérez Castellano (1743-1815) y Dámaso Larrañaga (1771-1848), quienes además lucharon por la libertad uruguaya y por la reconquista de Buenos Aires en las Invasiones Inglesas, colectando plantas en las campañas militares. Este último, que clasificó 500 plantas uruguayas, se hallaba en contacto con Bonpland y Saint Hilaire. Utilizó la microscopía en la clasificación hasta quedar ciego. A partir de su *Diario de Historia Natural* (1813-1824) escribió un libro de Botánica y Zoología.

Tal vez las mayores contribuciones al conocimiento de la flora sudamericana provengan del viaje del alemán Barón Friedrich Heinrich Alexander von Humboldt (1769-1859) con el francés Aimée Bonpland (1773-1858), el último retornaría para quedarse hasta su muerte entre Argentina y Paraguay.

En los años siguientes se inició una nueva etapa que, más que buscar la clasificación de las plantas, intentaba entender cómo funcionaban. El médico inglés Joseph James Thomas Redhead (1767-1847), corresponsal de Humboldt en el norte argentino y amigo de Belgrano y Güemes, estudió la vegetación del norte argentino y cómo afectaban el sol y la atmósfera en las regiones altas a los animales y los vegetales. La microscopía haría también contribuciones fundamentales. El botánico alemán Matthias Jakob Schleiden (1804-1881), describe al microscopio la existencia de las células como unidades de la vida (junto al fisiólogo Theodor Schwann, que la extendería a los animales).

El estudio de las plantas ha provisto tal vez los conocimientos más notables en la historia de las ciencias naturales, como la genética a través del estudio de las arvejas por Mendel. Sin embargo, uno de los hallazgos más sorprendentes realizados sobre plantas es el de la

evolución por Selección Natural...treinta años antes que Darwin.

El naturalista escocés Patrick Matthew (1790-1874), publicó *On Naval Timber and Arboriculture* (1831). Allí simplemente describe cómo mejorar la madera de los árboles para fabricar barcos. Sin embargo, en un apéndice, Matthew dice que las especies de árboles son de forma variable en la Naturaleza y que se los puede seleccionar artificialmente para mejorar sus características, a semejanza de la Naturaleza, donde los individuos menos óptimos mueren por causas naturales sin reproducirse. También el botánico inglés Joseph Dalton Hooker (1817-1911), amigo de Darwin, Gray y Huxley, que exploró con James Clark Ross los mares del sur en el Erebus, realizó estudios sobre la variación dentro de las especies de plantas antes que Darwin.

Finalmente, Ernst Haeckel (1834-1919), autor de la *Ley biogenética fundamental*, descubriría seres "intermedios", ni plantas ni animales, de enorme peso evolutivo.

Más allá del interés científico por todos los seres vivos que han demostrado desde antaño los botánicos y herboristas, las plantas son, comparadas con el estudio de los animales, relegadas a un papel escenográfico o funcional.

Es mas, en este libro el espacio destinado a los animales tiene una proporción de 10 a 1, con respecto a las plantas. Sin embargo, es justo decir que las plantas y otros organismos autótrofos son la base de la vida en el planeta. Nada existiría aquí sin ellas. Pero hasta donde podemos saber, ninguno de sus integrantes ha desarrollado (o no hemos podido aún conocerlo) un sistema nervioso o una conducta compleja, lo que limita el interés de su estudio. ¿Es esto importante? ¿Es crucial en nuestro mundo ser grande o inteligente? No realmente; lo único importante es, en realidad, ser exitoso para sobrevivir y dejar descendencia.

En las plantas, la maquinaria sensorial es distinta a la nuestra.

Sus centros de reacción están dispersos y la comunicación es química y más precisa, como la que utilizamos nosotros con las hormonas. Nunca esbozaron algo comparable al sistema nervioso mediante el cual los animales transportamos la información: un sistema de tipo electromecánico.

Las plantas tienen una conducta claramente reactiva a la luz (fototropismo), al tacto y a compuestos químicos, además de regular el crecimiento a partir de la duración del día, de la humedad y de la temperatura.

Puede relacionarse esto con su forma de alimentación. Mientras las plantas permanecen en un lugar y obtienen sus recursos sin desplazarse, los animales

deben moverse en búsqueda de su alimento, por lo que han sufrido en su evolución una fuerte presión selectiva a favor de un sistema de comunicación interna basado en la electricidad, el sistema nervioso, de velocidad muy superior al químico, del que podríamos decir que trabaja en “tiempo real”, es decir sin retardo. ¿Qué es mejor? ¿Pasar los canales del televisor tocando los botones en el aparato o utilizar el control remoto? Bueno, cuando funcionan bien, los dos son útiles, ¿no?

Las plantas tienen, de hecho, el control remoto. Sin embargo, puede ser menos veloz que el modo directo cuando hay interferencias en la señal.

El vasto registro fósil que muestran las plantas ofrece innumerables aportes y numerosas intrigas para la comprensión de la Historia Natural. Empecemos a observar en detalle, entonces, a los protagonistas de la evolución de las plantas.

1.1. El verdín del borde y el origen de las plantas

Los vegetales se habrían originado hace aproximadamente 1.000 Ma, pero no fue sino hasta hace unos 450 Ma que aparecen las formas modernas: las plantas. La primera gran radiación de diversidad en las plantas se produjo entre los períodos Silúrico y Devónico (444-359 Ma). Fue para las plantas un equivalente a lo que fue la “Explosión del Cámbrico” para los animales (capítulo 6). Casi todas las líneas evolutivas desarrolladas por las plantas terrestres pueden rastrearse hasta aquel momento, con la probable excepción de las plantas vasculares con flor, las angiospermas, que aparecen en el registro hace sólo 130 Ma (Fig. 5.1).

Los distintos grupos de animales pluricelulares adquirieron una notable diversidad en sus formas antes de ocupar posiciones en tierra. El gran impulso acuático ocurrió en el intervalo 600-450 Ma para los invertebrados y 550-400 Ma para los vertebrados. Las plantas, en cambio, son organismos originalmente terrestres, cuya diversificación morfológica más notable ocurrió “con los pies en la tierra”, por lo que debemos contar su tiempo de desarrollo desde el momento en que empiezan la radiación en la tierra, hace alrededor de 450 Ma. No obstante, las formas ancestrales se encontraban en las orillas de los cuerpos de agua dulce desde mucho antes.

El origen de las plantas ocurrió a partir de un grupo de algas verdes. Estas algas formaban una capa verde en los bordes de lagunas y pantanos. Entre los vegetales, las glaucofitas, pequeñas algas provistas de cloroplastos semejantes a los de las bacterias verde-azuladas (cianobacterias), así como las rodofitas, o algas rojizas se relacionan lejanamente a las plantas. Pero los grupos más cercanos son las algas verdes (clorofíceas,

trebuxiofíceas y ulvofíceas), las aplanadas coleoquetales y las erectas carales, todas ellas formando parte del grupo conocido como viridiplantas. En particular, las dos últimas (coleoquetales y carales), junto con la move-diza *Spyrogira* son, con las embriofitas o plantas con embrión, parte del grupo de las estreptofitas, pues comparten el mismo tipo de división celular, la presencia de moléculas precursoras de la cutícula que impermeabiliza a las plantas, así como el mismo tipo de pigmentos flavonoides, que protegen a las plantas de los rayos ultravioletas, pero también atraen polinizadores, rechazan a los animales herbívoros y, de paso, poseen innumerables propiedades saludables para la alimentación humana.

La diferencia entre estas algas y las plantas se encuentra en las estructuras y estrategias que les permiten a las plantas vivir en la tierra y, sobre todo, exponerse al aire, ya que uno de los principales problemas que debe afrontar un organismo acuático es la desecación.

Sin embargo, la vida en el agua es restrictiva, dado que la luz más útil para la fotosíntesis se absorbe sólo en los primeros centímetros, zona en la que los gases, como el oxígeno y el dióxido de carbono son más accesibles. La provisión de luz y gases en tierra firme, en cambio, es ilimitada y constituyen una fuente de recursos aprovechable por los seres pluricelulares con características capaces de contrarrestar sus efectos negativos. Dadas sus ventajas, la colonización de espacios fuera del agua era entonces cuestión de tiempo en un mundo donde la variación genética y la Selección Natural son la regla.

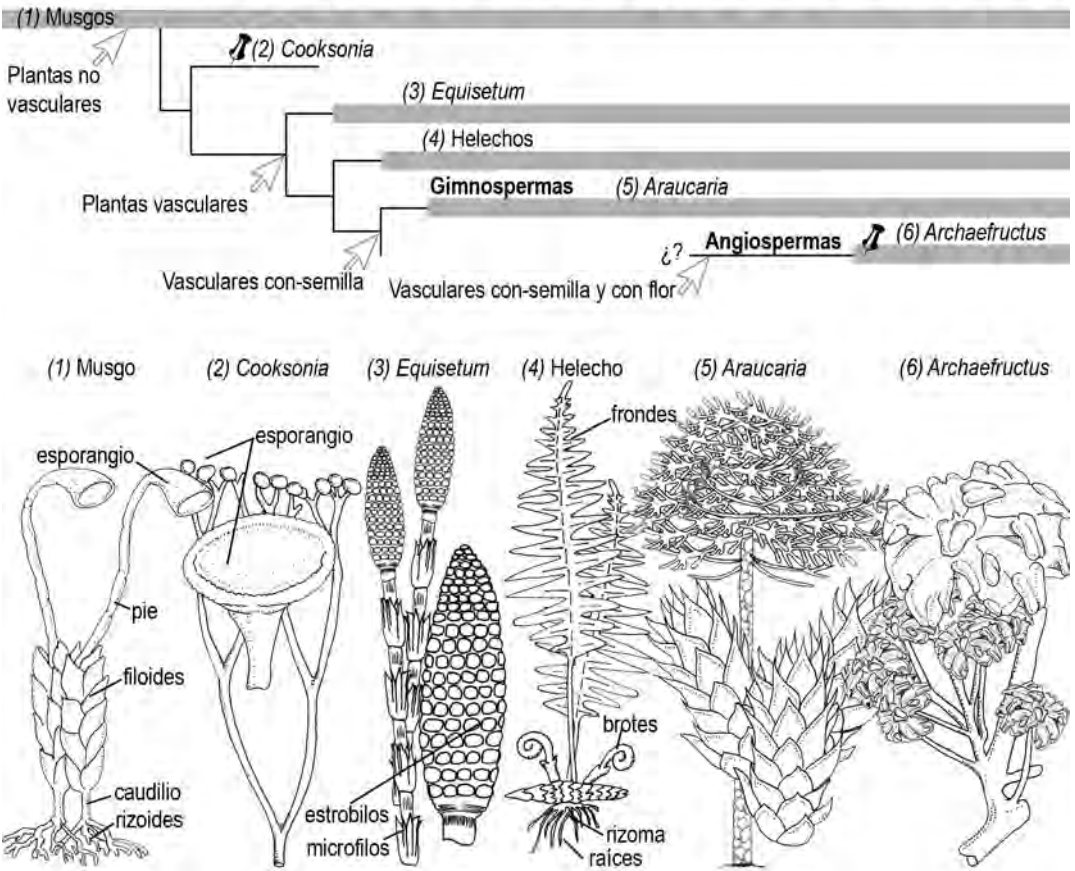
Solo debía esperarse a que las innovaciones surgidas en los vegetales acuáticos les posibilitaran la exploración de nuevos hábitats.

Hongos

La evolución de los hongos es contemporánea a la de las plantas. Si bien los hongos son tratados a veces en los libros de botánica, no son plantas. Son organismos eucariotas (células con núcleo) que se diferenciaron hace unos 1.000 Ma y pertenecen al reino Fungi.

De hecho, muchos consideran a los hongos como más emparentados con los animales que con las plantas, y lo cierto es que las diferencias son muchas. Los hongos no poseen cloroplastos como las plantas, por lo que no pueden realizar fotosíntesis. Su estrategia de alimentación se basa en captar las sustancias orgánicas de su entorno, como los animales, pero de un modo más sutil.

Su forma de alimentación incluye la descomposición de la materia orgánica muerta y los excrementos. A diferencia de los animales, los hongos realizan la digestión en forma externa, secretando enzimas para luego absorber las moléculas disueltas y, a diferencia de las plantas, los nutrientes que absorben son de origen orgánico.



5.1. Evolución de las plantas. Las plantas tienen su origen desde algas verdes hace 1.000 Ma. Las plantas no-vasculares (musgos) habrían dado origen a las pteridofitas, que son plantas vasculares que se reproducen por esporas a lo largo de dos generaciones sucesivas definidas (equisetos, licopodios y helechos). *Cooksonia* es un género extinto de pteridofita. Data del Silúrico (425 Ma) y ha sido encontrada en Bolivia, entre otros lugares de Sudamérica. Es parte de un grupo muy cercano a las briofitas. *Equisetum* es un género viviente que tiene más de 300 Ma (es el más antiguo viviente). Es una planta herbácea donde el tallo verde es la estructura dominante. Crece a partir de un rizoma con raíces. Las hojas son muy pequeñas, con aspecto de escamas, y forman una corona en la unión entre nudos. Las hojas son fotosintéticas solo al principio y luego se secan. Los esporangios se ubican en el extremo del tallo. Entre las plantas que desarrollaron semillas se encuentran muchos grupos fósiles como las pteridospermas y también las actuales gimnospermas (como las coníferas, que fueron dominantes en el Mesozoico) y las angiospermas (las plantas con flor, que son dominantes desde el Cenozoico). El origen de las angiospermas es aun una incógnita y está indicado de esa forma.

Aunque muchos hongos son solo parásitos, otros han adoptado una relación de convivencia muy estrecha con las plantas. Residen en las raíces de las plantas y ayudan a absorber nutrientes del suelo. Esta simbiosis fue esencial para que las plantas se dispersaran fuera del agua formando parte de los ecosistemas continen-

tales. Pero las plantas también dependen de bacterias fijadoras de nitrógeno. Lo que las plantas no pudieron hacer por sí mismas lo lograron mediante asociaciones de mutua conveniencia. ¿Podrían las plantas haber dominado los ambientes terrestres sin asociarse a hongos o a bacterias? Probablemente no. Del mismo modo,

Gigantes del Carbonífero

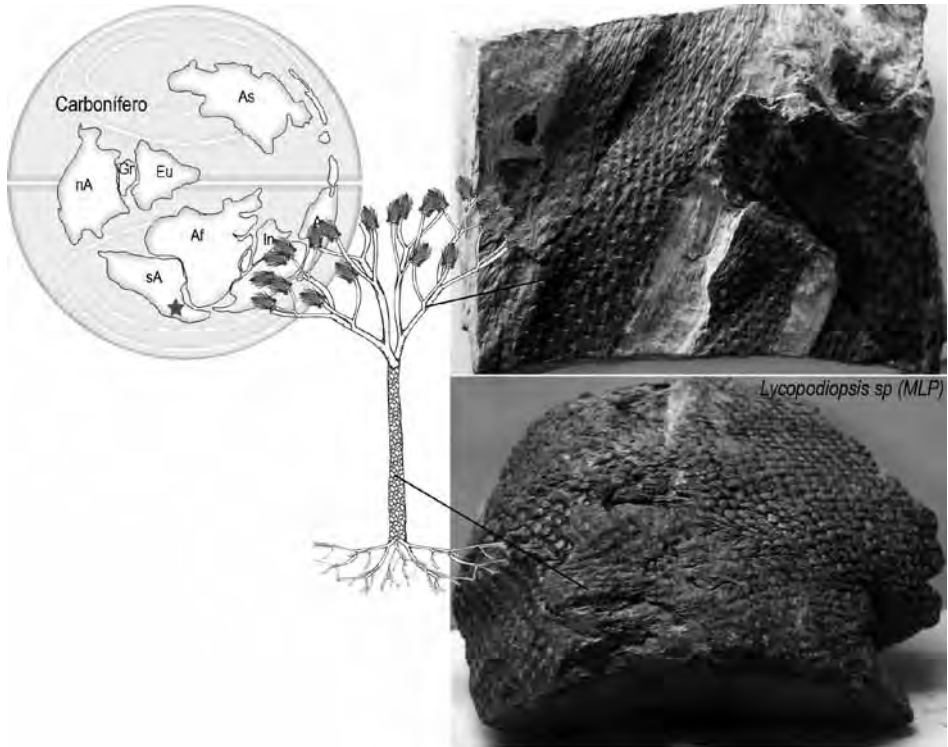
Las plantas y el Carbón

Las plantas vasculares evolucionaron a lo largo del período Devónico (416-359 Ma) junto con los primeros insectos. Paulatinamente, la vida vegetal fue haciendo a la tierra más habitable. Los animales terrestres aprovecharon estos hábitats un tiempo después, desde el período Carbonífero (359-299 Ma).

El Carbonífero debe su nombre a los depósitos de carbón mineral. El carbón mineral es una roca sedimentaria compuesta de restos comprimidos y alterados de plantas terrestres. Como intervalo geológico, es el de mayor número de fósiles de plantas, producto de un medioambiente favorable para su preservación.

Con el nivel de oxígeno en la atmósfera duplicado, la temperatura de la tierra subió decenas de grados centígrados y los incendios se propagaban con facilidad. El nivel del océano variaba regularmente y los pantanos eran secados e inundados. En este ambiente se formaron los yacimientos de carbón a partir de los pantanos de tierras bajas, con gran acumulación de troncos de árboles.

En el hemisferio norte, con un clima tropical, vivían los lepidodendrales, parientes gigantes y de troncos columnares de los pequeños licopodios que se hallan hoy en suelos húmedos. A pesar de su tamaño, eran gigantes de madera blanda y raíces débiles. En aquellas comunidades tropicales la masa productiva vegetal no era procesada y la



5.2. Bosques del Carbonífero. Fósiles de troncos y ramas de Licopodiales del Carbonífero de Argentina. El mapa muestra que América del Sur se hallaba en la región cercana al polo sur, por lo que el clima, aunque no tan helado como hoy, era lo suficientemente frío como para que los bosques crecieran menos que en América del Norte, entonces ubicada cerca del ecuador. La reconstrucción muestra cómo debió ser la forma de un árbol de *Lycopodiopsis*. Las reconstrucciones no se realizan a partir de un sólo hallazgo sino de numerosos fragmentos aislados que permiten suponer la forma general. Muchas veces, cada uno de esos fragmentos recibe un nombre independiente pues se desconoce si era parte de un árbol o de otro.

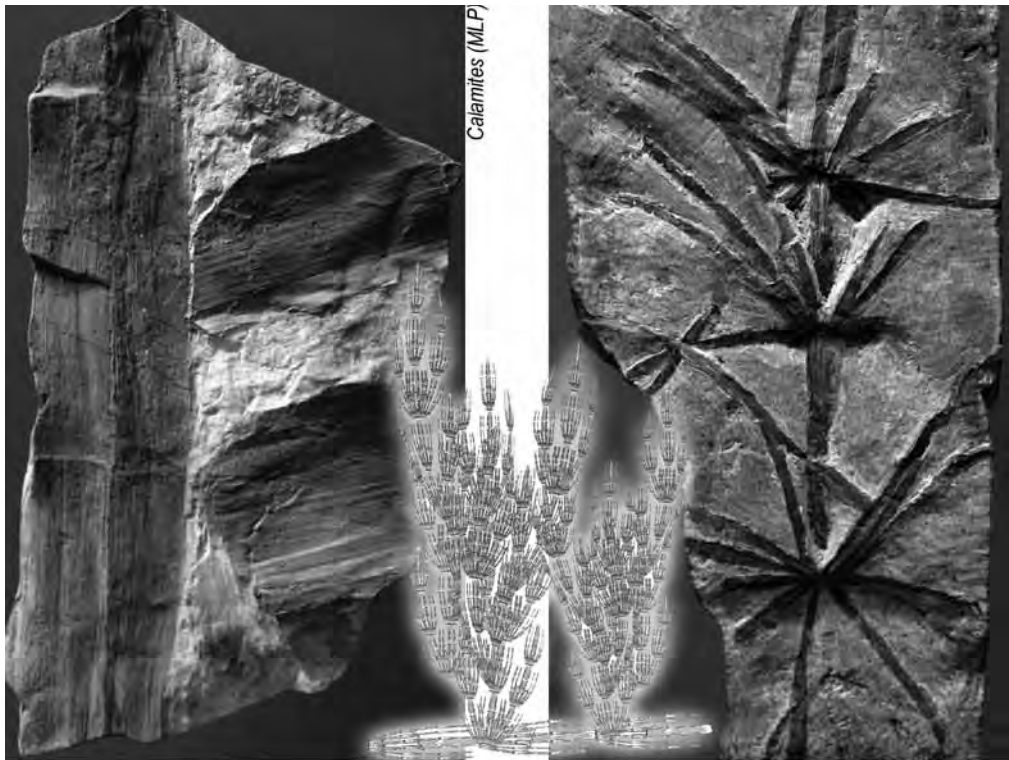
lignocelulosa se acumulaba en el suelo por toneladas, por lo que esa capa, condensada y calentada, llegaría luego a formar los combustibles fósiles. Esta gran concentración de carbón se explica debido a que las bacterias y hongos que se alimentan de vegetales no eran capaces de romper la celulosa y lignina. Las primeras termitas comedoras de madera (xilófagas), comenzaron a procesar la madera entre el Carbonífero y el Pérmico, y detuvieron el proceso de formación de carbón. En el hemisferio sur, bajo una glaciación, se formaron los depósitos de Río Turbio (Santa Cruz, Argentina). El carbón seguía procesándose, tal vez porque el clima era demasiado frío para las termitas.

La ausencia de oxígeno en las aguas de los pantanos del hemisferio norte ayudaba a retardar la desnaturalización de los organismos muertos. Las bacterias pueden vivir en ausencia de oxígeno, pero los desechos que generan terminan acumulándose y matándolas.

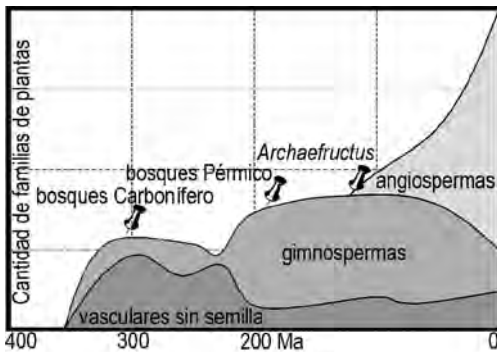
Las plantas que no estaban completamente

putrefactas se acumulaban formando capas que hoy se conocen como turba. La turba generada, puede utilizarse como combustible, pero cuando se entierra y compacta, se altera y se transforma en lignito, un tipo de carbón donde aun se observa la estructura de la planta. Este proceso libera oxígeno y otros gases y concentra el carbono. La turba tiene un 50% de carbono y el lignito un 70%. Cuando el carbón sufre procesos de metamorfosis más profundos genera tipos de carbón con concentración del 80 al 98% (llamado carbón bituminoso y antracita).

Los estratos de carbón fósil reúnen una muestra de aquella biomasa de plantas enterradas. Los actuales combustibles fósiles han sido producidos por la naturaleza a lo largo de todas las eras geológicas, pero en el período Carbonífero la producción fue particularmente elevada. Los hidrocarburos (petróleo y gas) tienen otro origen. Se forman a partir de microorganismos de mares y lagos que quedaron sepultados en aguas con poco oxígeno. En la medida que aumenta la profundidad de ente-



5.3. Ramas y hojas fósiles de *Calamites* y *Neocalamites*, parientes gigantes del Carbonífero de los actuales equisetos o “colas de caballo”, que viven hoy en las zonas pantanosas de todo el mundo y que podemos hallar a la vera de los arroyos bonaerenses.



5.4. Las tres olas de dominancia: plantas no-vasculares en el Carbonífero, gimnospermas en el Jurásico y la actual expansión de las angiospermas.

rramiento se calientan y se compactan y, finalmente, transforman en hidrocarburos.

A fines del Carbonífero ocurrió una glaciación extensa en Gondwana, que se encontraba entonces cerca del polo sur. A lo largo del período siguiente (Pérmico), el supercontinente Pangea generó un núcleo continental cálido y seco seguido de un nuevo período glaciario muy extenso. Al final del Pérmico se produjo la mayor de las extinciones en masa. Esto provocó que las plantas vasculares tuvieran un retroceso en su abundancia. De la extinción se repusieron en mejores condiciones aquellas plantas cuyos embriones pudieron esperar a germinar en buenas condiciones ambientales. Con el tiempo, las primeras plantas vasculares, las pteridofitas, dieron paso al dominio de las plantas con semilla, las pteridospermas, las gimnospermas y, posteriormente, las angiospermas ya en el Cretácico (Fig. 5.4).

El Carbonífero en Sudamérica

Las plantas fósiles se hallan comúnmente fragmentadas porque sufren el transporte de las corrientes de agua o del viento, y por la degradación lenta de las bacterias y hongos. Por ello es que las hojas, tallos y semillas, se suelen encontrar aisladas. Por otro lado, cuando una planta se fosiliza lo hace con las características estacionales del momento en que ocurre; las flores y frutos son estacionales y en algunos casos las hojas también.

En el Carbonífero, la actual precordillera, en el oeste de Argentina, que constituye los restos de un pequeño continente adosado a Sudamérica poco

tiempo antes y cuya sutura puede verse en San Juan, se encontraba cerca de la costa occidental del continente. Se trataba entonces de una cadena montañosa de baja altura con corrientes de agua que se dirigían hacia el este. Estaba cubierta de vegetación y con lagunas donde se depositaban las plantas muertas. Como se encontraron sus fósiles completos, se supone que las aguas eran tranquilas y que las plantas no sufrieron un transporte destructivo.

Durante el Carbonífero las plantas más abundantes eran las pteridofitas o vasculares sin semilla. Los representantes que hoy podemos observar son pequeños comparados con los gigantes de hace 300 Ma. Se trata de los licopodios y equisetos, pequeñas plantas que habitan hoy a la vera de arroyos y pantanos en todo el mundo. También helechos arborescentes de menor tamaño ocupaban la parte baja de la flora. En realidad, los helechos siempre encontraron su hábitat a cubierto de otras plantas de mayor tamaño.

Entre las mayores pteridofitas se encuentran los lepidodendros, gigantes parientes de los licopodios (en la Fig. 5.2 es el género *Lycopodiopsis*). Eran plantas arborescentes que dominaban los ambientes en el Paleozoico. Poseían raíces, un patrón de ramificación dicotómico (con brazos casi idénticos) y hojas simples dispuestas en espiral. Los esporangios, que liberaban las esporas al aire, se ubicaban en las axilas de las hojas.

El desarrollo del gigantismo en las plantas les daba una ventaja competitiva por disponer de mayor superficie de fotosíntesis y elevar la altura de dispersión de las esporas. Las plantas, primero ocuparon los espacios libres (toda la tierra), pero luego desarrollaron una verdadera competencia por la altura, entre las que primaron las dotadas de una estructura columnar. Las que no desarrollaron altura, poseerán adaptaciones que les permitieron vivir a la sombra de los gigantes.

Los pantanos de atmósfera húmeda y clima templado (no tropical), favorecieron el desarrollo de los licopodios gigantes. En este ambiente, las restricciones que tenía este tipo de planta con reducida cantidad de tejido vascular no fue un problema para su expansión y éxito. Durante el Carbonífero llegaron a tener hasta cuarenta metros de altura, pero al final del mismo con un clima más seco, se extinguieron, dejando solo representantes pequeños hasta el presente (los *Lycopodium*).

Otro tipo de pteridofita que desarrolló algunas

especies de gran tamaño son los equisetos, en particular los géneros *Calamites* y *Neocalamites* (Fig. 5.3). Llegaron a tener gran altura, aunque hoy día llegan sólo a un metro y habitan casi todo el mundo, en general en zonas húmedas como los bordes de arroyos y cañadas de la región pampeana de Argentina. Las formas arborescentes eran similares a las actuales, con un tronco principal sencillo, erguido y dividido por nudos. Las ramas

salían de los nudos en forma de corona. La superficie externa del tronco era lisa y el estriado que se observa en los fósiles se debe a la desaparición de la corteza externa antes de la fosilización. El estriado representa el molde de las nervaduras. Las hojas eran pequeñas, ordenadas en el borde de los nudos y el tallo realizaba el trabajo de fotosíntesis. Se reproducían por esporas o mediante el rizoma subterráneo.

ni las plantas ni nosotros hubiéramos podido respirar oxígeno si nuestras células no hubieran sido invadidas por mitocondrias.

La clasificación e historia evolutiva de los hongos es confusa por falta de fósiles. Sin duda acompañaron o precedieron a las plantas cuando ellas comenzaron a ocupar la tierra hace 450 Ma; mientras que antes eran acuáticos. Pero existen tantas incógnitas en cuanto a su origen, diversificación y especiación, que es casi imposible obtener una clasificación mayormente aceptada. De acuerdo con el análisis molecular se trata de un grupo monofilético, es decir, todos los hongos tienen un origen común y se los agrupa en siete filos vivientes, de acuerdo con su forma de reproducción. Sin embargo, es importante considerar que no todas las formas microscópicas que se incluían entre los hongos lo siguen siendo. Muchas son consideradas hoy como parte de otros grupos dotados de un modo de vida similar.

Plantas no-vasculares

Las algas verdes vivían en lagunas o ríos de agua dulce o salobre como las coleoquetales, que se adhieren a superficies sumergidas o las charales como *Chara*, que forman densos manojos de vegetación sumergida de hasta medio metro de altura.

Una adquisición fundamental que permitió más tarde a las plantas desarrollarse en contacto con el aire fue la aparición de una cubierta que evita en parte la desecación: la cutícula. Esta protección se fijó con anterioridad, seguramente bajo la presión de un ambiente diferente. Como los antepasados de las plantas fueron algas verdes, el desarrollo de una cubierta fue sin duda una característica previa que les permitió sortear los peligros de un medio variable, como las orillas de los ríos y lagunas de agua dulce, algo que lograron mucho antes del Silúrico.

Las ventajas que provee un medio como el agua dulce son claras: una mayor abundancia de dióxido de carbono, fosfatos y nitratos, todos esenciales para la síntesis de las moléculas resultantes de la fotosíntesis, y escasos en el desierto líquido que constituye el medio

marino. Impulsados por oferta de estos elementos, los organismos capaces de aprovecharlos se internaron en el nuevo hábitat, pero sólo aquellos capaces de enfrentar la diferencia de concentración de sales.

Las células tienen un ambiente interno de agua salada. Al agua le gusta la democracia y tiende a desplazarse hacia las regiones con mayor concentración de sales y no detiene su flujo hasta que las concentraciones sean equivalentes. De ese modo, cualquier célula, normalmente salada, que sea puesta en agua dulce, absorberá el agua hinchándose hasta estallar si sus paredes no aguantan la prueba.

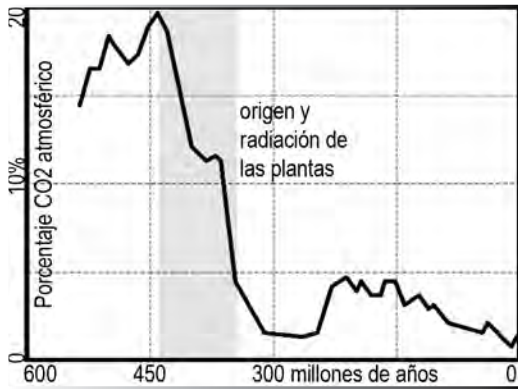
Aquellas plantas con paredes celulares gruesas tolerarán mejor este hábitat. Además, paredes celulares más rígidas erigen una primera barrera contra la sequedad del aire deteniendo la desecación y protegiendo a las células contra la radiación ultravioleta que destruye el ADN.

De esta forma, las plantas terrestres pudieron empezar a soportar la estación seca sobre una orilla de río o laguna que se desecaba y crecer nuevamente durante la temporada lluviosa; un ciclo al que debieron adaptarse todas las formas de vida fuera del agua.

Durante el período previo a 450 Ma las plantas dominantes eran las no-vasculares, como los musgos, antoceros y hepáticas. Aquellas primeras plantas, herederas de las algas verdes, carecían de tejidos especializados en el transporte de agua e iones disueltos (el xilema) y de azúcares (el floema).

Debido a su estructura, estas plantas que perduran hasta hoy, son pequeñas y su estrategia de supervivencia consiste en vivir agrupadas en densas masas, donde el agua se desplaza por capilaridad desde el suelo. Los minerales son absorbidos por difusión a través de las paredes celulares. No presentan estructuras especializadas en sostén o absorción, como las de las plantas vasculares posteriores.

No se han conservado restos fósiles de este tipo de plantas de aquel período, debido a la fragilidad de su estructura y a la voracidad del medioambiente para



5.5. Las plantas tuvieron una especial intervención en la reducción del nivel de dióxido de carbono en la atmósfera en el período 450-300 Ma.

degradarlas. Para estudiarlas, debemos observar a sus parientes más cercanos, vivientes: las briofitas (musgos), las marcantiomorfas (hepáticas) y antoceros, agrupadas bajo el nombre generalizador de briofitas. No debemos olvidar, sin embargo, que el tiempo no pasa en vano y que su estructura ha incorporado muchos cambios en los últimos 450 Ma. Aunque semejantes a sus parientes preteritas, las briofitas actuales no son idénticas a aquellas.

Gracias a éstas sabemos que probablemente vivían sobre el suelo o las rocas y con mucho aporte de humedad. Hoy este grupo de plantas es principalmente terrestre, con unas pocas especies que toleran el agua dulce y ninguna de agua marina, lo que podría sugerir cuáles fueron los ambientes y condiciones donde se desarrollaron por primera vez.

El ciclo reproductivo de las briofitas se divide en una parte asexual, mediante esporas, y una sexual, mediante gametas, ciclos que se hallan divididos en dos generaciones diferentes y sucesivas. A semejanza de lo que podemos observar en animales y en plantas como las cicas, las briofitas requieren del agua para que los espermatozoides puedan nadar hacia el huevo, y los embriones (esporas) quedan luego protegidos por capas de tejido materno.

Las dos generaciones alternadas, el esporofito, que produce y libera esporas y el gametofito, que produce y libera gametas, se encuentran en dos estructuras distintas pero cercanas en el espacio, ya que el esporofito nace sobre el gametofito, a expensas del cual sobrevive, del modo opuesto al que ocurre en nosotros, los vertebrados, donde el gametozoo vive dependiente y fusionado al esporozoo.

Lo mismo ocurrió luego en las pteridofitas, pero ya

no en las espermatofitas, o plantas con semilla, donde el gametofito fue integrado por el esporofito y vive reducido y dependiendo de él.

Las plantas poseen células que les permiten el intercambio gaseoso: los estomas. De todos los tipos de plantas, las hepáticas, briofitas aplanadas que crecen sobre rocas y troncos, son las únicas que no poseen estomas. En el resto se desarrollaron estos poros rodeados de células que se abren mediante un dispositivo basado en concentraciones químicas, permitiendo el intercambio de gases de oxígeno y de dióxido de carbono, y que pueden cerrarse para evitar la pérdida de agua por transpiración en el aire. Los estomas aparecieron en los tallos y más tarde en las hojas, que no son otra cosa que tallos modificados durante la evolución.

Unos pocos musgos tienen conductos especializados en la circulación del agua, pero no presentan una estructura de pared y de lignina como en las plantas vasculares posteriores.

La lignina es un material producido a partir de azúcares mediante la extracción del agua en forma irreversible; es decir, no puede destruirse por hidratación. Por eso a las plantas que poseen mucha lignina se las llama leñosas. La madera muerta que forma la estructura de los árboles está formada por células cuyas paredes se han lignificado.

Como sabemos la madera en el agua logra sobrevivir por largo tiempo sin destruirse.

Las primeras plantas vasculares

Al inicio del Paleozoico la temperatura en la atmósfera era tan alta que el ambiente árido de la tierra impedía el avance de la vida fuera del agua. La tierra carecía entonces de vida macroscópica.

Estudios paleoclimáticos (Fig. 5.5) muestran que hacia el Silúrico las condiciones mejoraron, disminuyendo los niveles de dióxido de carbono, de forma que la vida vegetal y los invertebrados pudieron comenzar a vivir en las costas. En rocas del Silúrico aparecen los fósiles de las primeras plantas terrestres. Para el Devónico son ya numerosas las zonas adaptativas ocupadas en tierra firme. De esta forma, durante el Carbonífero la competencia y lucha adaptativa entre las plantas incluyó formas capaces de sostenerse en altas columnas verticales, acaparando toda la luz posible, lo que dio origen a los bosques.

Cuando las primeras plantas comenzaron a colonizar la tierra, el paisaje era muy distinto al actual. Debido a la baja cantidad de humus, el suelo era estéril y las primeras plantas erguidas carecían de raíces, sistema vascular y hojas, factores que determinaron luego el éxito de sus sucesoras en la mayor parte de los ambientes terres-

tres. Estas plantas tenían tallos rígidos y sencillos y se anclaban al suelo mediante un rizoma, que no es una raíz verdadera, sino la prolongación del tallo bajo tierra en forma horizontal.

Entre estos predecesores de las plantas terrestres se encuentra *Cooksonia*. En Sudamérica, los primeros restos de *Cooksonia* corresponden a rocas del período Silúrico en Tarija, Bolivia.

Si trazáramos una hipotética línea entre las formas originales acuáticas y las más terrestres, las *Cooksonioides* podrían considerarse “los anfibios” de las plantas, ya que su hábitat era semiacuático. De tamaño pequeño (10 cm de altura), se reproducían mediante la eliminación de esporas al viento desde sus extremos (los esporangios).

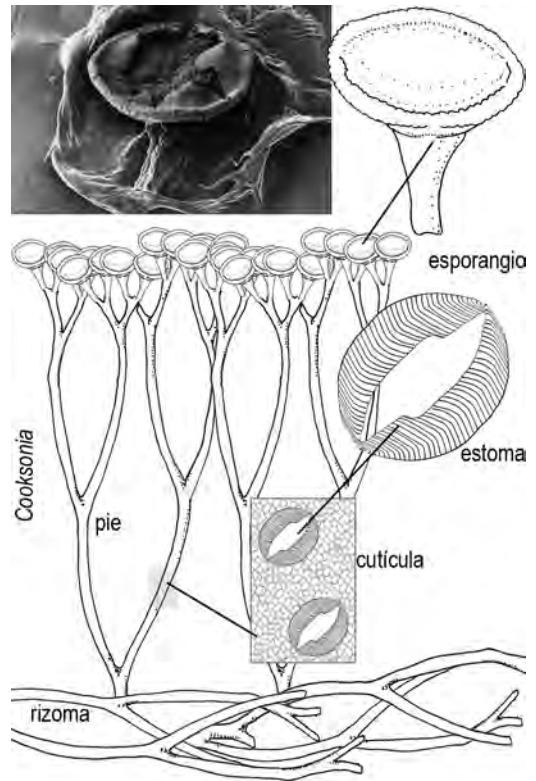
Cooksonia nos muestra las principales adaptaciones que permiten la vida en un ambiente terrestre. Es decir, un rizoma, células del tallo especializadas en el transporte de nutrientes, un revestimiento de cutícula con estomas, la bifurcación simétrica de las ramas y los esporangios en los extremos o en las ramificaciones como en la actual *Psilotum*.

La primera innovación, antes de la evolución de raíces y hojas, fue el tejido vascular (Fig. 5.6).

Cuando aparecen las plantas vasculares o traqueófitas, la diferenciación interna de conductos permitió el transporte de materiales de una a otra parte de la planta. Sin embargo, debido a las diferencias en las posibilidades de fosilización, las plantas vasculares más antiguas conocidas están datadas en 410 Ma mientras que las no-vasculares en 350 Ma. Esto muestra a las claras una de las reglas del registro fósil: no siempre lo más antiguo hallado es lo primero que surgió. El auxilio del reloj molecular les asigna fechas anteriores, corrigiendo así la ausencia en el registro fósil.

Hacia el Pérmico, la tierra estaba principalmente cubierta de plantas vasculares que se reproducían sin semillas (Fig. 5.7). Estas plantas realizaban la fotosíntesis en el tallo, por eso eran de color verde. El tallo simple poseía bajo la superficie células que realizaban la fotosíntesis, estomas para el intercambio gaseoso y hacia el centro células especializadas en el transporte de agua y nutrientes. Sin embargo, la distancia en estructura entre una planta vascular y un precursor como *Cooksonia* implica la aparición de raíces, tallos y hojas. Todas estas partes derivan de elementos de las plantas no vasculares y las hipótesis que permiten explicar como ocurrió son analizadas en “La evolución en acción”.

Los descendientes de las primeras plantas vasculares se dividen en las pteridofitas (licopodios, helechos y equisetos) y las plantas con semilla (pteridospermas, gimnospermas y angiospermas). El período de apogeo de



5.6. Las innovaciones que nos muestra *Cooksonia* (el primer enlace con las plantas vasculares) se introdujeron durante el Silúrico (444-416 Ma) o antes. Se observa en su anatomía un rizoma (por el cual crecen expandiéndose bajo tierra), estomas (que regulan el intercambio de gases en el tallo de la planta), un tallo o pie con división bifurcada y esporangios (que contienen las esporas que se dispersarán al viento). Con una estructura muy simple y un tallo que se bifurca de a pares, solo crecían pocos centímetros en altura. No se han encontrado sus raíces. Es muy probable que tuvieran tejido vascular en el centro de los tallos. En el período Devónico (416-359 Ma) las innovaciones que se introducen en las plantas son las raíces, las hojas y las semillas. De esta forma, el Silúrico-Devónico es a las plantas lo que el Cámbrico a los animales; todas las formas (excepto las flores) aparecieron en esta etapa de la Historia Natural.

las pteridofitas fue el Carbonífero. Un detalle más preciso de este período se ofrece en el apartado “Gigantes del Carbonífero”.

Dentro de las pteridofitas o primeras plantas vasculares, los licopodios y equisetos incluyeron ejemplares



Cladophlebis (MLP)

5.7. *Cladophlebis* pertenece al orden de helechos Filicales y se lo encuentra entre el Pérmico y Mesozoico sudamericano.

de más de cuarenta metros de altura, mientras que los helechos siempre fueron relativamente pequeños, aun en las formas arborescentes. Sus máximos exponentes fósiles, del Carbonífero de Canadá, alcanzaron los cinco metros de altura.

Los helechos son un grupo antiguo cuyo origen preciso se desconoce, tal como ocurre con casi todos los grupos de plantas. A lo largo de toda la Historia Natural de los últimos 350 Ma, los helechos ocuparon un hábitat privilegiado a la sombra de los grandes árboles.

Sin embargo, mientras licopodios y equisetos se encuentran hoy día pobremente representados en diversidad y cantidad de individuos, los helechos son abundantes (Fig. 5.7).

La gran adaptabilidad mostrada durante este largo período por los helechos prueba que tienen un acervo genético muy variable como para afrontar cambios en el medioambiente. Sin embargo, la diversidad actual del grupo es insignificante frente a la que existía antes de la extinción KP (65 Ma) y especialmente antes de la extinción Pérmico-Triásica (250 Ma).

1.2. Por una semilla.

Los animales pueden moverse y de esta forma se desplazan en caso de adversidad climática. Las plantas, que no se mueven, poseen otras estrategias que les per-

miten superar las temporadas adversas. Una de ellas es disponer de semillas que resistan el paso del tiempo sin germinar. Las plantas sin semillas en cambio, generan embriones que, según las condiciones ambientales en el momento, germinan o mueren de inmediato.

Las semillas son tan eficientes en mantener la vida latente que han podido hacerse germinar semillas de miles de años. Por ejemplo semillas de palmera de 1.990 años (según datación del C-14) encontradas en la fortaleza de Masada, en el desierto de Judea, próxima al Mar Muerto. Pero no es el único caso, en Inglaterra, Sudamérica y China se conocen casos similares de semillas de menor edad.

Las plantas luchan de diversas formas contra los cambios ambientales. Crecen durante toda la vida (con diferencias estacionales) y viven por largo tiempo (se sabe de pinos con más de 4.900 años). Además, regulan el metabolismo interno, lo cual se pone en evidencia en los anillos anuales del tronco, que muestran un crecimiento diferenciado, acorde con las características de cada estación.

Los granos de polen pueden ser transportados por medios físicos (como el agua, el viento y la gravedad) o por animales (insectos, murciélagos o aves). Cuando los gametos masculinos transportados por el grano de polen hacen contacto con el gameto femenino, protegido en el reducido gametofito femenino, se forma el cigoto o huevo, y luego el embrión, el cual crece hasta un determinado estado. En este punto se hace realidad la magia hormonal de las plantas: el crecimiento se suspende, queda en un estado de latencia y pasa a denominarse semilla. Logran este estado de vida latente gracias a la desecación (el contenido de agua de una semilla es inferior al 10%).

La latencia permite que las semillas pasen el invierno y puedan germinar en el verano en mejores condiciones ambientales.

Las plantas con semilla aparecieron en el Devónico, pero se harían dominantes hacia el Pérmico y el Triásico. Entre ellas, la mayoría extintas, destacan las conocidas como "pteridospermas", además de las vivientes angiospermas y gimnospermas.

Muchas de aquellas pteridospermas (las lignopteridáceas y calistofitáceas), presentaban estructuras de protección para las semillas comparables a las que luego desarrollarían las angiospermas. No obstante, este desarrollo de estructuras protectoras se habría dado en forma independiente. Otras pteridospermas (las glossopteridáceas y coristospermáceas), fueron la principal fuente de alimentos en la época en que surgían los primeros dinosaurios.

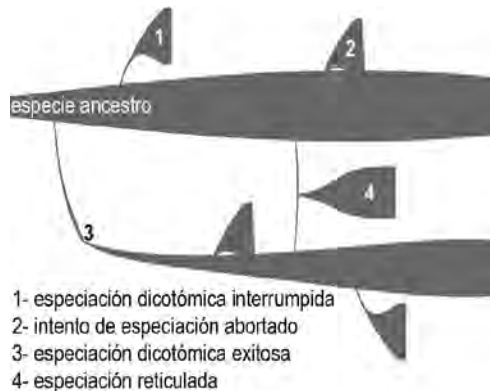
La pteridosperma *Glossopteris*, que se difundió por

El “arbusto de la vida” y las plantas con flor

El origen de las angiospermas es aun oscuro. Darwin calificó como un “abominable misterio” su rápida diversificación, según una carta que envió a un colega en 1879. Es difícil explicar esa explosión de diversidad y determinar quien pudo ser el ancestro de las angiospermas. En la práctica muchos tipos de plantas han sido postulados como ancestros (en especial las bennettitales y las gnetales, que incluyen a las actuales *Ephedra*, de la que se obtiene la efedrina, *Welwitschia*, una extraña planta del desierto de Namibia, y la liana *Gnethum*, de las selvas de Sudamérica). En la actualidad se tiende a ubicar a los ancestros de las plantas con flores en grupos de pteridospermas como las caitonáceas, liginopteridáceas, y pentoxiláceas, que habían desarrollado complejas estructuras de protección de los óvulos.

La resolución de las relaciones de parentesco entre los grupos de plantas, actuales y fósiles ha sido ardua y a veces frustrante por lo incompleto del registro.

Adicionalmente, la búsqueda se topa aquí con una limitación del método cladístico: las dicotomías. ¿Es el cladograma el diagrama más apropiado para explicar el origen de las angiospermas? La división dicotómica (el método exige que una rama deba abrirse en un nodo en solo dos caminos), prohíbe la posibilidad de un reticulado (por ejemplo, mediante hibridación natural con descendencia próspera). Sin embargo, en muchos casos se puede dar la reproducción cruzada de especies (en bacterias y angiospermas) y un diagrama que permita la posibilidad del reticulado podría ser más representativo que el simple diagrama de árbol dicotómico (Fig. 5.8). Seguramente la evolución reticulada es muy representativa para la vida procarionte (recor-



5.8. El árbol de la vida teniendo en cuenta la posibilidad de la especiación reticulada donde dos especies dan lugar a una tercera.

demos la endosimbiosis del capítulo 4) y quizás de varias especies entre las plantas que se reproducen por flor.

La velocidad es el sello de evolución de las angiospermas y su rápida diversificación durante el Cenozoico precisa ser explicada. Se ha estimado que una especie vive un promedio de 3,5 Ma y que cada rama del arbusto de la vida genera una nueva especie en 0,38 Ma. Teniendo en cuenta que el promedio de vida de una planta es de 5 años (muchas son simplemente anuales), los 0,38 Ma corresponden a 76.000 generaciones. En el archipiélago de Hawai se ha podido observar que muchas angiospermas endémicas de una isla tienen 0,48 Ma, lo que corresponde a 84.000 generaciones.

Menos de 100 mil generaciones sería la cantidad promedio para cada una de las ramas del cladograma en las angiospermas. Lo que para un paleontólogo puede aparecer como un evento puntual (por ejemplo, el equilibrio puntado mencionado en el capítulo 1), para un ecólogo es la suma de innumerables generaciones sucesivas.

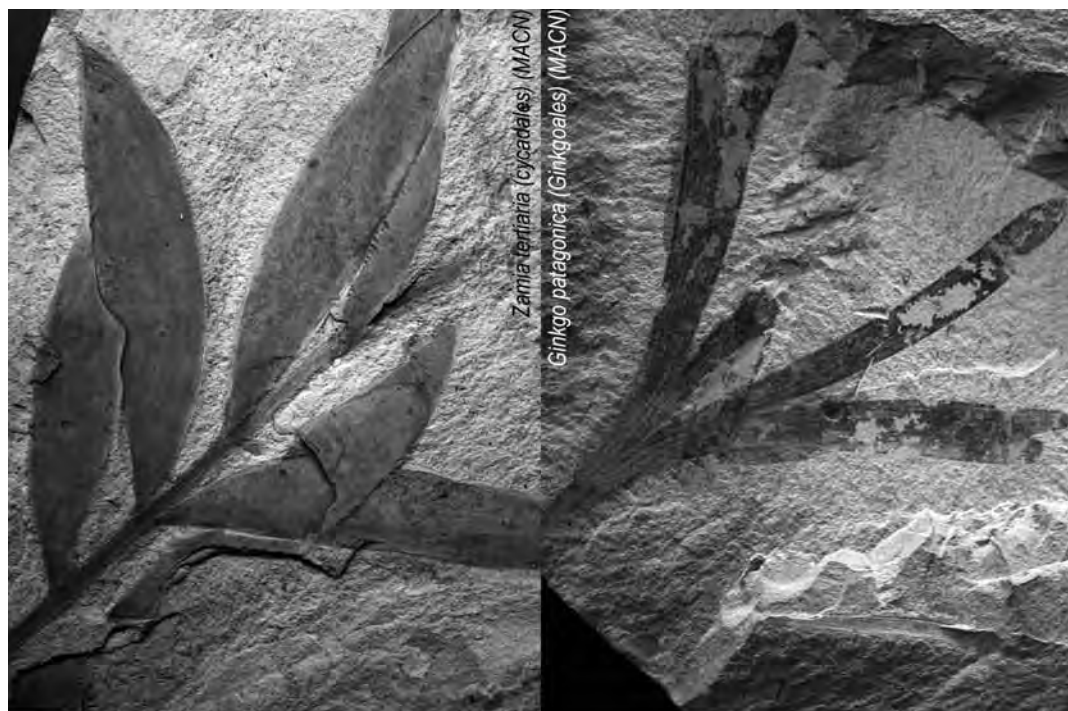
todo Gondwana, es emblemática ya que fue utilizada alguna vez como prueba de la antigua unión entre continentes (capítulo 2).

Algunas pteridospermas, como *Dicroidium*, tan común en Ischigualasto, el Valle de la Luna (San Juan), fueron halladas en todo el hemisferio sur, incluyendo la Antártida, que entonces no era fría.

Se supone que las gimnospermas no forman un grupo natural, con un único ancestro común exclusivo para todas ellas, sino que es parafilético, es decir, que la

planta que dio origen a todas ellas, es también el ancestro de otras, no les es exclusiva. No obstante, mientras no se resuelva esta situación, el nombre clásico es de gran ayuda desde el punto de vista morfológico.

El nombre de gimnosperma (del griego, semilla desnuda), se refiere a que las semillas no están protegidas dentro de una flor o el tejido de un fruto (como en angiospermas posteriores), sino apenas apoyadas sobre una estructura portadora, la bráctea. La mayor parte de los grupos de gimnospermas se han extinto



5.9. Bosques del Jurásico (I). Durante el Mesozoico, las gimnospermas fueron dominantes. Tres grupos son los más importantes: las coníferas, los cicas y ginkgos. Si bien tienen sobrevivientes hasta hoy día, su diversidad está muy reducida. En las fotografías se muestran las hojas de cicadas (orden Cycadales) y ginkgos (orden Ginkgoales) del Mesozoico de Argentina.

(como cordaitópsidas y chekanowskiáceas), pero muchas sobreviven.

El grupo más abundante de gimnospermas es el de las coníferas (Fig. 5.9). En ellas la semilla está protegida a presión dentro del cono. Algunos pinos (como el pino Ponderosa) tienen el cono tan apretado que solo el fuego puede abrirlo. Aunque parezca irreal, muchas especies han evolucionado en relación a la existencia de situaciones adversas que, por frecuentes, forman parte de las circunstancias “esperables” en dicho ambiente y las especies precisan de su existencia para prosperar, ya que en el pasado fueron seleccionadas por tolerar esa situación.

Así, los pastos precisan de un pastador que se coma la parte seca, algunos frutos precisan ser comidos para que sus semillas germinen, o ser congelados en el mas crudo invierno, y otros precisan ser casi destruidos por el fuego. Si el agente desaparece, la especie adaptada a él se extingue. Otras coníferas tienen material carnosocomestible, pero no son verdaderos frutos, sino desarrollos carnosos de las brácteas que portan a las semillas.

También hay desarrollos carnosos en el enebro

(*Juniperus*) con cuya fermentación se elabora la ginebra, o el fruto rojizo del tejo (*Taxus*) y el del pino del cerro (*Podocarpus*), sin duda de importancia en la alimentación de los dinosaurios sudamericanos.

En sentido estricto, se considera fruto a la transformación del ovario de la flor. Las semillas de la *Araucaria araucana* (Pehuén), que fueron el alimento básico de la dieta de los indios pehuenches, aborígenes de los andes patagónicos, están agrupadas en un gran cono que se va deshaciendo (a diferencia de la peligrosa *Araucaria bidwilli*, la australiana, tan común en las plazas de Buenos Aires, cuyo pesado cono cae de golpe al suelo partiéndose con el impacto) (Fig. 5.10).

Entre las gimnospermas, no solo las coníferas fueron abundantes en el Mesozoico; también las cicadas y los ginkgos. Las cicadáceas y ginkgoales tienen en la actualidad muy pocos representantes, ya que las plantas con flor ocuparon muchos de los hábitats preferidos por aquellas. En cambio, las coníferas forman hoy grandes bosques, con una gran cantidad de individuos, pero con poca diversidad de especies, principalmente en las zonas frías del planeta.

Tanto las cicadáceas como sus parientes extintas,

las bennettiales fueron muy abundantes y hay evidencias firmes de que fueron alimento para algunos tipos de dinosaurios. Tenían un crecimiento lento pero formaron grandes bosques. Aunque varias especies de cicas sobreviven en nuestros días, las bennettiales se extinguieron en el evento KP que golpeara duramente a la diversidad de fines del Cretácico. Entre sus formas más comunes se incluyen *Dictyozamites* y *Ptilophyllum*, géneros nominados tras el estudio de hojas aisladas.

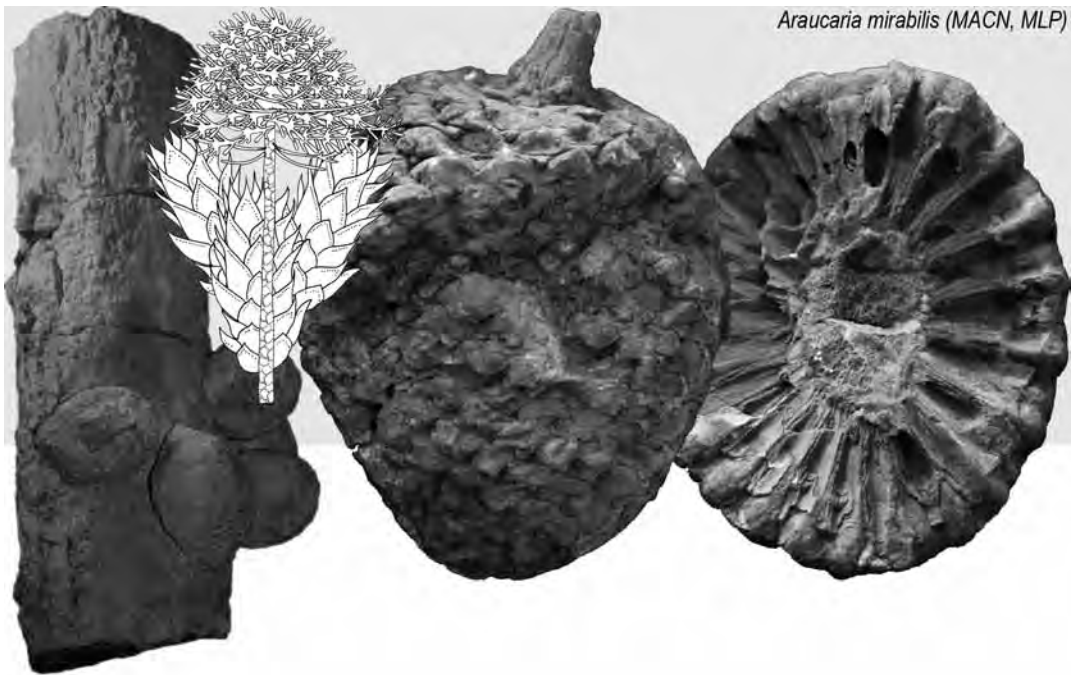
Los ginkgoales fueron muy importantes en el Triásico y Jurásico pero hoy sobrevive apenas una especie, *Ginkgo biloba*, que procede de China, donde se halla casi extinto. Es considerado el género de gimnosperma viviente más antiguo, pero la estabilidad en la forma de sus hojas no necesariamente implica que el actual pertenezca al mismo género que los del Jurásico. Es posible que los fructificaciones carnosas de los ginkgos, de desagradable olor a causa del ácido butírico, fueran agradables para algunos animales como los dinosaurios herbívoros que, al extinguirse, dejaron a esta planta

sin sus dispersores naturales. El ginkgo fue una de las primeras especies protegidas por el hombre ya que solo sobrevivieron al ser cultivados por su valor ornamental en los templos budistas.

1.3. Las plantas con flor

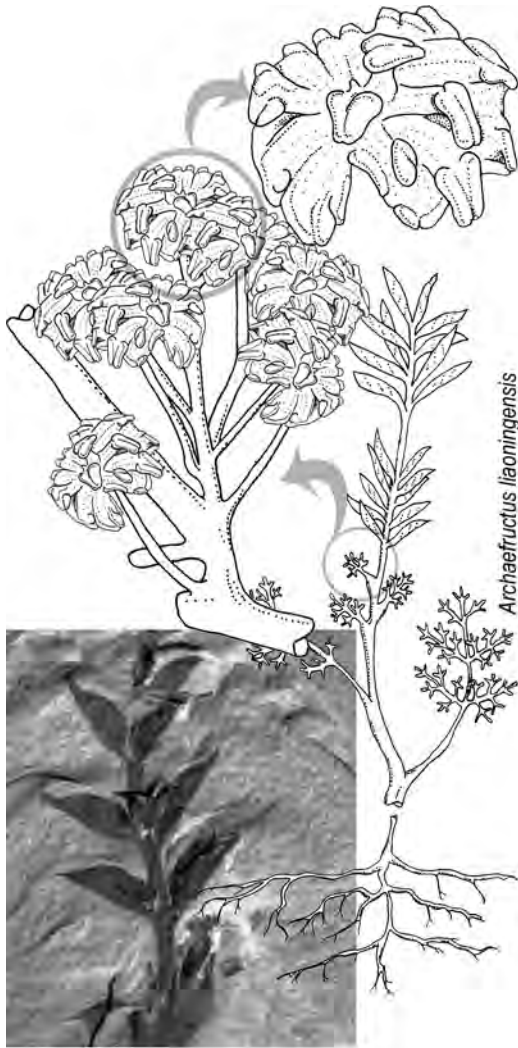
La palabra angiosperma proviene del griego y significa semilla en ánfora. El nombre se debe a que los óvulos y semillas se encuentran encerradas en un carpelo. Fue el poeta y naturalista Goethe, quien propuso que así como el cráneo se formó por la adición y transformación de vértebras, las flores se formaron como suma y modificación de hojas, los carpelos, alrededor de un tallo. Las hojas fueron modificadas y estructuradas en cuatro anillos concéntricos (Fig. 5.12).

El carpelo impide la autopolinización, lo que favorece la fecundación cruzada aumentando la diversidad genética. Si bien las angiospermas son en general plantas o árboles pequeños, algunos como los *Eucaliptus* llegan a tener más de cien metros de altura.



Araucaria mirabilis (MACN, MLP)

5.10. Bosques del Jurásico (II). Entre las coníferas se presenta a *Araucaria mirabilis*, una de las más conocidas. Durante el Jurásico la cordillera de los Andes no existía y en la Patagonia se extendían grandes bosques de coníferas. Hace 150 Ma se produjo una fuerte actividad volcánica que tumbó a los árboles en una misma dirección y tapó de cenizas lo que hoy es el Cerro Madre e Hija en Santa Cruz, Argentina. Este es el bosque petrificado más grande del mundo. Algunos troncos llegan a 2,5 m de diámetro y 100 m de longitud. Gracias a la rápida cobertura de cenizas, en los árboles se reemplazó el carbono por silicio y se fosilizaron. Por ello es que muestran detalles microscópicos como óvulos y embriones de piñas, así como los anillos de crecimiento.



5.11. *Archaeoфраuctus* es la angiosperma más antigua conocida (130 Ma). De *Archaeoфраuctus* no se conoce la flor (en la figura se completa con la flor de *Amborella* por razones interpretativas). Quedan dudas acerca de si es una planta en la base evolutiva de las angiospermas o una planta demasiado modificada por su adaptación a la vida acuática. Los fósiles de polen de angiospermas más antiguos datan también de 140 Ma.

Las angiospermas se han desarrollado en una variedad asombrosa y su importancia para la humanidad es muy grande. Son angiospermas (un filo con 230 mil especies) casi todas las plantas comestibles, los frutos, y de ellas se obtienen la mayoría de las drogas y medicamentos. Las angiospermas desarrollaron la flor y un fruto relacionados a su reproducción. Estas son sus

características visuales más destacadas. La evolución generó innumerables variantes sobre esta estructura básica.

El origen

El punto de partida en la evolución de las angiospermas es incierto. Las angiospermas más antiguas en el registro fósil datan de hace 130 Ma, aunque hay hojas con sus características desde el Triásico.

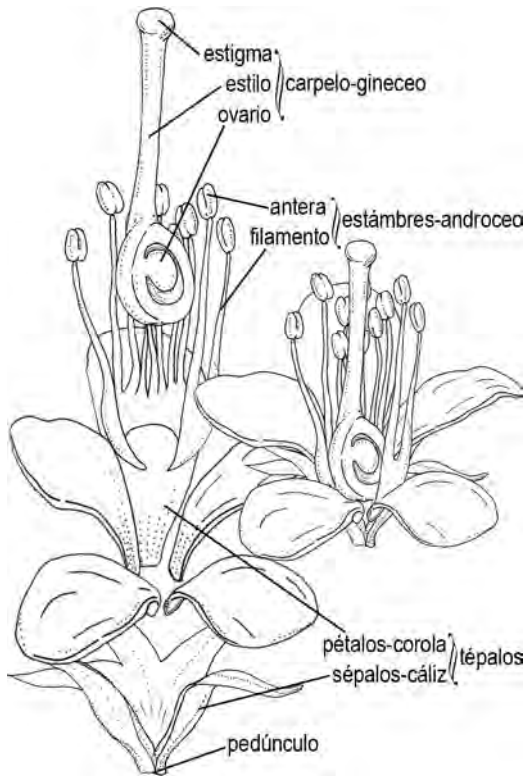
Cuál fue el grupo que originó a las plantas con flores se desconoce, y la clave de la búsqueda radica en cómo deben haber sido las primeras angiospermas. Para ello, hay dos tendencias: La primera considera que las flores ancestrales deben haber sido simples y pequeñas, unisexuales y polinizadas por el viento. Las mismas se hallarían en grandes sacos agregados y alargados y cada uno contendría a un solo óvulo de tegumento simple en un único carpelo. Sería homóloga al órgano reproductivo unisexual de las gimnospermas. Las angiospermas que responden hoy a este modelo son las amentíferas Hammamelidae, como el plátano, el álamo y el sicomoro.

La otra alternativa propone que las primeras flores deben haber sido grandes y con muchas estructuras dispuestas en espiral, polinizadas por insectos y derivadas de un órgano reproductivo (estróbilo) bisexual no ramificado. A estas características responden hoy las Magnoliaceae, que incluyen a las magnolias, la chirimoya y el canelo fueguino, el árbol sagrado de los selk'nam (onas).

Aunque su polen se conoce ampliamente en casi todas las rocas del Cretácico inferior del hemisferio sur, el fósil mejor preservado proviene, por supuesto, del increíble *lagerstätten* (localidades de preservación excepcional) de Liaoning, China. Hallada en 1998, fue denominada *Archaeoфраuctus*. Esta planta, con características acuáticas, vivía en ambientes inundables (Fig. 5.11).

En Argentina, fósiles de angiospermas de poco menos de 130 Ma han sido hallados en la provincia de Santa Cruz en rocas de las formaciones Kachaiké y Baqueró. De la primera se han registrado algunas angiospermas sobre un total de veinte especies, que incluyen en primer lugar pteridofitas, pteridospermas y coníferas, así como briofitas, bennettitales y ginkgos.

Sin embargo, la mayor cantidad de información proviene de la Formación Baqueró. En la misma se han registrado unas doscientas especies vegetales, que incluyen en el sector inferior bennettitales y coníferas, acompañadas por pteridofitas, pteridospermas, cicadales y ginkgos. Las angiospermas, aunque presentes, son escasas. En el sector superior (zona de *Gleichenites*), dominan los helechos, acompañados de coníferas y cicadales.



5.12. Evolución y estructura de la flor. A partir de los estudios de Johan Wolfgang von Goethe, sabemos que la estructura de la flor evolucionó a partir de 4 capas concéntricas de hojas que se modificaron y adaptaron a diferentes funciones. La flor surge en un extremo del tallo (el pedúnculo). La primera capa, la base de la flor, se llama cáliz y está formada por sépalos, que son hojas de color verde que cubrieron a la flor en su formación. La segunda capa, la corola, está formada de pétalos, hojas modificadas capaces de producir olores y mostrar colores que atraen a los polinizadores. La cantidad de pétalos nos permite reconocer a las monocotiledóneas (3 o múltiplo de 3) y las eudicotiledóneas (4 o 5 pétalos). En las plantas más antiguas, los pétalos y sépalos no estaban diferenciados. Luego, se especializaron permitiendo, por coevolución, seducir a los polinizadores. La tercera capa, el androceo, está formada de estambres. Estas hojas, muy modificadas, dan lugar al gametofito masculino y producen el polen que se acumula en las anteras superiores y genera el néctar en la base. El néctar es entregado a los polinizadores, los cuales se llevan el polen adherido al cuerpo. La cuarta capa, la central, es el gineceo. Esta formada de carpelos y contiene el estigma en la parte superior, donde se captura el polen y en la inferior el ovario con los óvulos. Los óvulos fertilizados darán lugar a las semillas y el gametofito femenino que forma al ovario al fruto externo.

Una característica de importancia es que ¡Las angiospermas de Baqueró poseen adaptaciones xerófilas (adaptadas a un medio con escasez de agua)!

Si bien mucho se ha discutido acerca de los ambientes en los que las angiospermas se habrían originado, las nuevas propuestas sugieren que se distribuían por zonas áridas, sujetas a sequías, a partir de las cuales habrían avanzado conquistando nuevos terrenos, o como vegetación costera halófila (zonas afectadas por la salinidad). Sin embargo, debe considerarse que las plantas más antiguas colectadas parecen ser hierbas acuáticas tropicales.

El 97% de las angiospermas se distribuyen entre las monocotiledóneas y las eudicotiledóneas; mientras que el 3% restante son de características que podrían ser consideradas basales o primitivas. Una hipótesis basada en el estudio de estas últimas sugiere que las primeras plantas con flor eran de ambientes cálidos, húmedos y sombreados.

Deben haber sido especies oportunistas, de corta vida y edad reproductiva temprana, con una estrategia de reproducción explosiva. Con flores pequeñas y muchas semillas con pocas reservas, su ambiente debe haber sido rico para la procreación y normalmente inestable. Esta estrategia tiene grandes pérdidas por morta-

lidad cuando el clima es desfavorable y recuperaciones rápidas posteriores. Muchas de estas características pueden observarse en *Archaeofructus*.

Esta hipótesis, junto con el registro fósil, apunta a que el origen de las angiospermas ocurrió cerca del ecuador y que paulatinamente migraron hacia latitudes más frías. La lentitud para migrar a zonas frías probablemente se debió a la biología de reproducción mencionada y a la necesidad de reemplazar una flora muy bien establecida. Aun hoy las angiospermas son menos eficaces en las zonas frías.

Las arqueofructáceas son claramente herbáceas y de ambientes acuáticos. Curiosamente, el registro más antiguo hasta entonces correspondía a una ninfeácea también acuática del Barremiano (125 Ma) de Portugal. El hallazgo de *Archaeofructus* ha apoyado una teoría adicional sobre el origen de las angiospermas: la de las "paleohierbas", en las que se mezclan aspectos típicos de monocotiledóneas (un solo cotiledón embrionario) y de dicotiledóneas (venación reticulada). Así, el grupo basal es llamado ANITA, un anagrama con las iniciales

de sus componentes (amborelláceas, ninfeáceas, illiciáceas, trimeniáceas y austrobaileáceas).

De allí surge que las primeras flores habrían sido pequeñas y bisexuales, dispuestas en espiral y sin pétalos ni sépalos. Serían polinizadas por insectos y sus carpelos se hallarían abiertos o apenas pegados, no soldados.

Existe otro tipo de pistas para conocer el origen de las angiospermas. El oleanano es un producto orgánico generado como defensa contra insectos, hongos y microbios parásitos. Es producido por las angiospermas, pero no por las gimnospermas. Lo cierto es que esta molécula puede ser hallada en plantas del Pérmico, como las gigantoptéridas chinas.

No significa esto que las plantas con flor estaban presentes, pero sí que algunos de sus ancestros podrían rastrear más atrás que los inicios del Cretácico. ¿Será posible pensar que la extinción en masa del Pérmico fue el puntapié inicial en la evolución de las angiospermas?

El éxito

Se han formulado cuatro hipótesis para explicar la veloz diversificación de las angiospermas que ocurrió en los últimos 100 Ma. La primera se relaciona con ciertos cambios climáticos favorables, que incluyen la ruptura de Gondwana, la elevación de la temperatura y humedad, así como el nivel del mar. Esta hipótesis es sustentada por la aparición de ejemplares en todas las regiones marginales del océano Atlántico, primero en Inglaterra (135-127 Ma) y la costa oriental de América del Norte, y luego en la región del *rift* del Atlántico Sur, entre Brasil y África. La dispersión por altas latitudes habría ocurrido mucho después.

La segunda hipótesis, supone que una nueva camada de dinosaurios herbívoros habrían consumido las gimnospermas a una tasa elevada y que esto liberó el terreno para las angiospermas. La tercera, que es la más difundida, vincula el éxito a la coevolución de flores y frutos con los animales. Tratamos estos aspectos en la "La evolución en acción".

La cuarta hipótesis señala que las angiospermas tendrían una tasa de mutación muy elevada y la diversificación no precisaría otra explicación que la selección natural. Sin embargo, se supone que las mutaciones son al azar y por ello relativamente constantes. No pueden acelerarse, excepto por situaciones que aceleren los errores de copia en el ADN. Además, estas plantas tienen una corta vida y generaciones casi anuales lo que les da una velocidad evolutiva diferenciadora. Quizás por esta razón es que superaron la extinción del Cretácico con muy pocas pérdidas.

Las principales claves para el éxito de las angiospermas debemos buscarlas en la flor y el fruto, su diversidad química y su gran resistencia a las plagas y el ataque de los herbívoros. Pero una razón de peso es la flor bisexual.

En las gimnospermas, como la coníferas por ejemplo, hay ramas modificadas (reducidas y desplegadas en espiral rotando en el eje central) que contienen a los microesporangios (los conos masculinos) y a los megaesporangios (los conos femeninos). Los microesporangios se ubican en la zona baja del árbol y los megaesporangios en la zona alta, lo cual ayuda a la inseminación cruzada. En primavera se libera el polen al viento desde los microesporangios (son granos pequeños con alas que son movidos con facilidad), mientras que los megaesporangios liberan una gota adhesiva con la que retienen al polen que les llega.

En las flores de las angiospermas existe una diferencia muy importante para este ciclo: ambos órganos sexuales están en la misma flor. Esto es beneficioso puesto que se aprovecha cada visita de un polinizador en dos sentidos: la emisión de polen de la flor y la recepción de polen de otra flor (en distintos momentos del ciclo reproductivo). Esta innovación parece haber surgido muy tempranamente en la evolución del grupo.

El fruto de las angiospermas es otra de las claves de su éxito. A diferencia de algunas estructuras carnosas que se desarrollan en algunas gimnospermas, en las angiospermas el fruto es el ovario maduro y contiene a las semillas. En la evolución del grupo aparecieron diferentes estrategias que optimizaron la dispersión de las semillas: frutos carnosos o secos; comestibles o venenosos, dispersados por animales, por el viento o por el agua, frutos que se adhieren al pelo de los mamíferos, etc. Volveremos en "La evolución en acción" para analizar mejor estos aspectos.

2. La evolución en acción

2.1. Hojas, transpiración y endotermia

Las plantas se encuentran en la base de la pirámide alimenticia. Producen su propio alimento (son autótrofas). En vida son el alimento para el reino animal (que es heterótrofo) y muertas lo son para hongos y bacterias.

Las plantas son fotosintetizadoras. Al inicio de la vida era muy abundante el sulfuro de hidrógeno. Las bacterias que fotosintetizaban tomaban este sulfuro y mediante la luz solar separaban el sulfuro de hidrógeno. Pero con posterioridad evolucionó la estrategia de usar agua como fuente de hidrógeno para la fotosíntesis. Las bacterias que lo hacían pasaron a vivir dentro de las

células eucariotas vegetales donde los conocemos como cloroplastos (capítulo 4).

Estos orgánulos portan en su interior moléculas de clorofila. Su procesamiento químico les permite utilizar la luz solar como fuente de energía y con los materiales obtenidos del medioambiente (dióxido de carbono del aire junto con agua y minerales desde la tierra) producir los azúcares que necesita la planta para crecer.

En tanto, “contaminan” el ambiente liberando como desecho el oxígeno. La planta misma y el oxígeno, serán usados como alimento por los animales, en un circuito cerrado donde uno aprovecha casi todos los productos y desperdicios del otro.

Como las plantas no pueden moverse y deben obtener los nutrientes del terreno, necesitan crecer permanentemente, extendiendo las raíces en busca de agua y minerales y elevar las hojas para obtener luz solar. Pero además, para hacerse de los materiales básicos, las plantas necesitan de la asociación con bacterias, hongos y animales.

Hojas y raíces

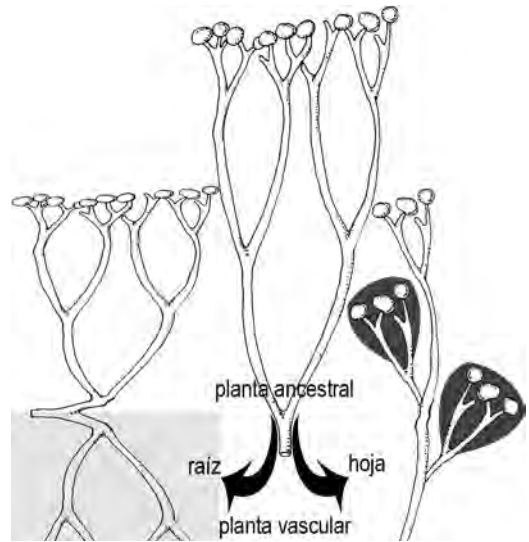
Las plantas vasculares obtienen nutrientes y producen azúcares gracias a las raíces y las hojas. Pero, ¿Cuándo y cómo se desarrollaron estas estructuras?

La hipótesis más aceptada parte de una planta no-vascular que posee un rizoma que se bifurca en forma dicotómica (con dos derivaciones en cada nodo). Así fue posible que una de las ramas se hundiera en la tierra formando la raíz y la otra permaneciera en el aire formando el tallo vertical. Las raíces se especializaron entonces en el sostén y la búsqueda de nutrientes básicos (agua y minerales) y las ramas pudieron generar las hojas (Fig. 5.13).

Siguiendo la misma línea de la hipótesis, se puede pensar que los tallos ramificados en forma dicotómica se aplanaron y se desarrolló un tejido fotosintético entre ellos. Los tallos quedaron encerrados en las hojas. La forma de las hojas ha variado por control genético y se hallan entre los indicadores más importantes para la taxonomía.

La hoja es el centro de crecimiento de las plantas ya que allí se produce la energía básica. Es una máquina de fotosíntesis especializada. Como las hojas dependen de la absorción de la luz solar, tienen gran superficie con poco volumen. Las plantas que habitan climas secos poseen un tejido con reservas de agua en las hojas, el resto la obtienen de la tierra y algunas del aire. Por ejemplo, las plantas que hoy viven en el desierto de Atacama-Chile (el más seco del mundo) solo reciben el agua de la neblina (la camanchaca) desde el Océano Pacífico.

En muchas plantas, además de la fotosíntesis, las



5.13. *Cooksonia* era una planta vascular que carecía de hojas pero tenía la punta del tallo bifurcado de a pares simétricos. La teoría más aceptada indica que las raíces aparecieron cuando una bifurcación se enterró y la otra se elevó formando un tallo. Cada una de estas partes se especializó en una función específica. Las hojas aparecieron cuando las bifurcaciones quedaron unidas mediante una película fotosintética. La superficie creada de esta forma tiene varias ventajas por sobre las que ofrecen los tallos y entonces la capacidad de fotosíntesis pasó del tallo a las hojas. Con raíces, hojas y semillas, el Devónico emergió con todas las herramientas para la diversificación y éxito de las plantas.

hojas se modificaron pudiendo así prestar distintas funciones adicionales: reservorios de energía; almacenamiento de agua; colores atractivos a los polinizadores; zarcillos con los que se enroscan las plantas trepadoras; extremos puntiagudos en las espinas que evitan la pérdida de humedad e impiden que sean comidas; con forma de canal donde acumulan humedad. Incluso en algunos casos, estas modificaciones les permitieron atrapar insectos y digerirlos dentro de las hojas (las plantas carnívoras) supliendo así la falta de nitrógeno del suelo donde crecen.

La complejidad de las hojas se incrementó lentamente hasta que en las angiospermas se produjo una diversidad sin precedentes en lo poco que conocemos de la vida vegetal del pasado.

Las hojas reciben agua y minerales desde las raíces, captan la energía solar, intercambian gases con la atmósfera y entregan a la planta los hidratos de carbono que sintetizan mediante la fotosíntesis. Pero hay hojas

a decenas de metros de altura y hasta allí debe llegar el agua. Además, el agua se pierde en las hojas por transpiración, así que el bombeo debe ser permanente. ¿Cómo lograron las plantas desarrollar esta habilidad? La respuesta está en la estructura de las células y no en un sistema de bombeo especial.

Las células de las plantas y de los animales son diferentes. En las plantas existe una conexión que permite el pasaje de agua, iones y azúcares. El mecanismo que impulsa el agua hacia arriba se describe en tres etapas:

- la transpiración (el agua abandona la hoja debido a que hay más agua en la hoja que en el medioambiente);
- la cohesión (el agua está unida en el interior de planta por enlaces entre las moléculas de agua dentro del tubo vascular llamado xilema) y
- la tensión (de esta forma el agua es tirada desde arriba por la transpiración y absorbida en las raíces en una columna sin discontinuidad).

Como resultado, el agua y los iones minerales suben en forma pasiva, sin gasto de energía por parte de la planta. Pero además, gracias a este mecanismo tan simple, las plantas aprovecharon la transpiración en las hojas para regular la temperatura. Esto fue importante en aquellas plantas que se desarrollaron en ambientes muy cálidos.

Las plantas del Carbonífero prosperaban en un ambiente de alta temperatura pero a la vez muy húmedo, por lo que disponían de agua suficiente para la transpiración. Si al sostener una hoja no se la encuentra fría es porque la transpiración no es eficiente y debe regarse la tierra.

Pero la pérdida excesiva de agua también es un problema. Una cubierta de cera que es impermeable al agua reduce la pérdida, pero también es impermeable al dióxido de carbono. En una fase muy temprana de su evolución aparecieron los estomas, que permitieron a la planta seguir disponiendo de una superficie de respiración. Los estomas son aberturas con forma de ojal rodeadas de células guardianas especializadas: por allí respiran y pierden agua. Pueden cerrarse o abrirse hinchando las células que los bordean, de acuerdo con las condiciones ambientales de su entorno y los requisitos de la fotosíntesis.

¿Pueden las plantas controlar su temperatura?

Cuando en los animales hablamos de endotermia la pregunta es ¿eran de sangre caliente? (ver el capítulo 12 referido a la endotermia de los dinosaurios) En el caso de las plantas esta simplificación parece imposible.

Sin embargo, sabemos que existe una regulación del metabolismo en las plantas, a través de los anillos

anuales del tronco que se producen por crecimiento diferenciado de acuerdo a las estaciones climáticas.

Es destacable que en las hojas hayan aparecido mecanismos como la transpiración, el movimiento fototrópico y el uso de pigmentos, que son herramientas relacionadas a la regulación térmica. Es sorprendente que mecanismos similares estén disponibles en los animales, en dos reinos separados por 1.000 Ma de historia evolutiva.

Estas son herramientas que utilizan las plantas para lograr la homeostasis, es decir, el conjunto de variaciones que permiten al ser vivo mantener un equilibrio dinámico.

Varios grupos de animales fueron más lejos, pues no solo regulan la temperatura sino que generan calor interno mediante el metabolismo. A la vez, ciertos grupos de plantas también desarrollaron mecanismos que generan calor mediante el metabolismo. Lamarck en 1778 ya había mencionado que algunas flores tienen mayor temperatura que el medio ambiente.

La forma de generar calor en las células vegetales es mediante las mitocondrias, tal como lo hacen los animales. Recordemos que la endosimbiosis de las mitocondrias ocurrió antes de la separación entre vegetales y animales y por ello se encuentran en ambos reinos. La tasa de generación de calor en las mitocondrias es elevada y variable de acuerdo con la temperatura exterior. Como algunas cicadáceas tienen esta habilidad, además de las angiospermas, es probable que la generación de calor en las plantas también sea bastante antigua.

Se ha comprobado que la generación de calor por gramo de peso en algunas flores es el doble de la que genera un picaflor cuando vuela. Lo cual es mucho decir.

Un caso particular es el de las calas, que elevan mucho su temperatura mediante una vía química alternativa. Ese calor las hace llamativas a los insectos que perciben las diferencias térmicas, pero además la alta temperatura ayuda a evaporar los perfumes. Es posible entonces que las flores desarrollaran la generación de calor en relación a la vaporización de esencias atractivas para insectos.

Generar calor es una cosa, pero las plantas también regulan la cantidad generada. ¿Por qué habrían de controlar el calor generado? Es posible que fuese beneficioso un mecanismo de control de forma que ofreciera un hábitat más agradable y estable a los polinizadores. También es posible que mantener elevada la temperatura tenga relación con los requisitos del sistema reproductor de la flor, y en especial la estabilidad de sus hormonas. Lo cierto es que existe un solapamiento entre la generación de calor y el período reproductor.

Indicadores de ambiente

Cuando se estudia la paleoflora se toma en cuenta la forma de las hojas de las plantas con flor, al menos en el caso de las dicotiledóneas. Dado que el clima influye en las hojas (el intercambio de calor, la fotosíntesis, la evaporación de agua y el suministro de nutrientes) el borde de las hojas variará en distintos ambientes. Cuando el clima es templado, el borde de las hojas es aserrado (con dientes), mientras que cuando el clima es más cálido tienden a tener bordes lineales (Fig. 5.14). Las hojas son entonces un indicador del paleoclima.

2.2. La reproducción asistida

Como las plantas no tienen una movilidad comparable a la de los animales, han evolucionado utilizando otros medios que permiten la dispersión de la especie. No obstante, la movilidad es crucial para ellas, primero, la necesitan para la distribución exitosa del polen hacia el óvulo y luego para la diseminación de las semillas. Estas dos etapas se han resuelto de distinta forma.

Las primeras plantas estaban muy ligadas al agua y el medioambiente líquido permite la dispersión del polen. En las plantas de ambientes terrestres, el aire efectúa el transporte y, en muchos casos, la fecundación cruzada queda postergada frente a la dispersión, y tiene lugar la autofertilización (por contacto directo dentro de la flor, por ejemplo en las arvejas). La fertilización cruzada (entre flores de distintas plantas de la misma especie), tendrá lugar cuando las condiciones estén dadas.

En las primeras plantas terrestres solo se podía aprovechar el viento para la dispersión. Dada la falta de control de ese medio de dispersión impredecible, el polen era abundante y los granos pequeños (menos de 0,3 mm de diámetro), en muchos casos con pequeñas alas, como se observa hoy en los pinos. Es decir, mucha inversión en cantidad y baja inversión en calidad.

Los insectos participaron en la dispersión del polen desde el período Devónico al comenzar a alimentarse de esporas. Al parecer, durante el Cretácico aumentó la diversidad y especialización, tanto de las plantas con flor como de insectos. Estas plantas desarrollaron diferentes estrategias, cada vez más complejas, logrando que el polen (el gametofito masculino formando apenas un grano que transporta los gametos masculinos) llegue hasta el ovario (el órgano femenino de la flor).

Las plantas con flor que utilizan el viento como medio de dispersión poseen un largo tubo o estilo que culmina en una zona especializada, el estigma (prolongación del ovario) que es adhesivo y retiene al polen. Además tienen flores pequeñas, en gran cantidad y expuestas, que hacen que el polen se disperse con facilidad con un poco de viento.



5.14. *Nothofagus lanceolata* del Cenozoico de Chubut, Argentina.

Muchas de las angiospermas aprovechan a los animales en la polinización, sean insectos, murciélagos o aves. Los mecanismos de coevolución favorecieron la aparición en algunas flores de olores para insectos (las abejas no pueden ver el color rojo) y colores para las aves.

Las plantas polinizadas por murciélagos (nocturnos) son grandes, de color blanco y con fuertes olores. Además, como son animales pesados que se posan en la flor, éstas deben ser fuertes para sostenerlos.

Los órganos y la forma de la flor se especializaron interactuando con diferentes tipos de polinizadores. Al ir por el néctar que se juntaba en la base de la flor, los animales reciben el polen desde lo alto de la misma. Plantas y animales se enfrascaron en una carrera de especialización y adaptación mutua guiados por el éxito reproductivo de las plantas y por la facilidad de alimentación en los animales.

La captación del polen puede ser realizada mediante un pico con canal en el extremo (el picaflor) o una lengua con pelos en la punta (el murciélago). En cambio los insectos polinizadores son bañados literalmente con polen cuando ingresan en las flores. Las abejas están cubiertas de pelos donde se retiene el polen en forma temporal. Reúnen el polen en bolsos de las patas posteriores y lo transportan hasta la colmena. Pero a la vez esparcen el polen de una flor a otra.

Una vez polinizada, se desencadena una secuencia hormonal que lleva a que la flor se marchite y los pétalos se pierdan, lo que conduce al vector polinizador a otras

flores aun receptivas. El ovario en su conjunto y las semillas (los óvulos fecundados) se convierten en un fruto. Cada semilla contiene a un embrión que se deseca al 90%, estado en el cual no puede seguir desarrollándose. En este estado latente esperará las mejores condiciones para el desarrollo.

En las plantas, la evolución llevó al desarrollo de estrategias diferentes que beneficiaron la distribución de las semillas. Los frutos pueden ser secos o carnosos. Algunos frutos secos poseen alas que les permiten "volar" gracias al viento. Los frutos carnosos pueden ser comestibles, de forma que ayudan a la dispersión de las semillas, menos digeribles. No obstante, no siempre la estrategia del consumo es benéfica y como protección, algunas plantas producen frutos venenosos que impiden ser consumidos. Pero normalmente, tanto la flor como el fruto seducen al animal aumentando la probabilidad de dispersión.

La bendición del fuego

Antes de que existiera suficiente oxígeno en la atmósfera el fuego era imposible. Antes que las plantas colonizarán la tierra no había materiales combustibles para el fuego. El fuego se originó con las plantas en la tierra y al ser tan extensa su historia conjunta, tarde o temprano surgieron plantas que comenzaron a aprovechar los beneficios y sufrir las consecuencias.

Todos los compuestos orgánicos de las plantas (leña, carbón vegetal o derivados) son combustibles. Pero además, el oxígeno necesario para la combustión también es liberado por las plantas. La ignición o activación del fuego puede darse por una temperatura elevada (cada combustible tiene su temperatura de ignición). El fuego es solo la manifestación visual de la combustión, de la liberación de energía en forma de calor (radiación infrarroja) y de algunos gases (que le dan color).

Así que las plantas son, en cierta forma, las "inventoras" del fuego en la Tierra, pero además son las primeras que pudieron utilizarlo a su favor. Algunas plantas producen semillas endurecidas que resisten el fuego y a la vez producen tallos y hojas que se incendian fácilmente. De esta forma, el fuego ataca a las plantas que son fácil presa de las llamas y a cambio beneficiará a sus semillas.

2.3. La coevolución con los animales

Una característica de las plantas con flor es la interrelación lograda con el reino animal. Es la causa y efecto de la amplia variabilidad y dispersión lograda por este tipo de plantas. Pero el origen mismo de las angiospermas quizás no esté ligado a la coevolución.

La coevolución es tanto bioquímica como morfológica. Es bioquímica porque diversos productos secundarios de las plantas han sido seleccionados en relación a los animales. Son manifestaciones de estos el color y el olor. Podemos mencionar a alcaloides como la morfina, cocaína, cafeína y nicotina. Ingredientes como la marihuana y opio pueden estar relacionados con mecanismos de disuasión a los herbívoros. Pero lo más impresionante es el aroma y el color.

Abejas y plantas

La mitad de los insectos son herbívoros y su relación con las plantas se inició desde el mismo momento en que ambos iniciaron la evolución fuera del agua y tal vez desde antes. Para alimentarse de las plantas, los insectos debieron vencer limitaciones y adaptarse mediante variadas estructuras.

Vivir con las plantas conlleva riesgos de anclaje por el movimiento del viento, el riesgo de desecación al sol y existe un costo por alimentarse de una dieta baja en nutrientes. Para el anclaje en las plantas los insectos utilizan las uñas de las patas y pelos adhesivos, lo que les permite colgarse de las hojas. El riesgo de desecación producido por el viento y el sol logró controlarse mediante la cutícula que recubre al insecto y con una fisiología adecuada. Los últimos 100 Ma han visto una explosión de diversidad de estrategias que han llevado a los insectos, y en particular a los coleópteros a ser los animales con mayor número de especies en el mundo. Sin embargo, las plantas pueden resistirse a la acción de los insectos y generar defensas químicas, en una dicotomía que consiste en usarlos o rechazarlos. Cuando hacen uso de ellos generan acciones que los atraen. Una interrelación tan compleja ha dado origen a diversas adaptaciones de ambas partes y en diferentes etapas de la Historia Natural.

El caso más interesante es el de las abejas; polinizadoras ideales pero malas distribuidoras de semillas.

Las abejas fueron en su origen avispas que abandonaron la actividad depredadora y comenzaron a alimentarse de polen y miel. Desarrollaron entonces una compleja vida comunal y un método de comunicación muy interesante para hacer conocer la ubicación del alimento en la colmena. Los primeros fósiles de abejas empiezan a aparecer en estratos de 100 Ma. Las estructuras de recolección de polen y transporte a la colmena están datadas en 40 Ma y existen pocos cambios apreciables respecto de las actuales. Se trata de la ancha pata trasera y los pelos plumosos.

La coevolución con las angiospermas justifica la especialización de las abejas para reconocer olores, formas y colores de las flores y la especialización de

las flores en entregar el néctar y polen adecuado. Pero las abejas ven colores en forma distinta a los humanos. No pueden ver en la región del rojo, pero sí en el otro extremo del espectro, pues ven más allá del violeta (el ultravioleta). Por otro lado, las aves sí son capaces de ver en tonos de rojo, así que las flores rojas probablemente hayan coevolucionado con las aves. Por otro lado, las aves no pueden guiarse por los olores como las abejas, por lo que las flores que seducen a las aves no suelen tener olor. Las flores que utilizan el viento para la dispersión no tienen color, ni olor y no producen néctar, invierten todo lo posible en cantidad de polen.

El color es uno de los aspectos más importantes en las flores. Los pigmentos que utilizan son de la familia de los flavonoides, de los que ya hemos hablado, que se ubican en los pétalos. Los flavonoides tienen efectos secundarios debido a que son potentes antioxidantes que previenen el cáncer (están presentes en los cítricos, el té y los vinos).

Hormigas y plantas

En contraste con las abejas, las hormigas son malas polinizadoras y muy buenas dispersoras de semillas. Se presume, aun ante la falta de pruebas fósiles, que la gran radiación de las hormigas ocurrió hace unos 130 Ma. Una hipótesis sostiene que hay helechos que muestran especializaciones ligadas a la coevolución con las hormigas.

Según esta hipótesis la relación hormigas-plantas ocurrió antes que aparecieran las angiospermas, ya que éstas se especializaron modificando el sistema reproductivo, que llevó a la diferenciación del aparato floral. Pero lo cierto es que las hormigas no se muestran bien adaptadas con respecto a las flores, sino más bien a otras partes de la planta (raíces, hojas y tallo); estructuras que no son exclusivas de las angiospermas.

Existió coevolución entre plantas y hormigas, pero también asociaciones oportunistas. Además, muchas plantas se protegen de las hormigas mediante estructuras de defensa, repelentes o sustancias tóxicas. Pero otras generaron estructuras que alimentan y protegen a las hormigas.

Muchas son las razones por las cuales las plantas deberían agradecer a las hormigas. En general, las hormigas no llegaron a ser buenas agentes polinizadoras ya que no disponen de pelos diferenciados que puedan efectuar ésta función como en el caso de las abejas. Un par de glándulas secretan antibióticos y ceras que tienen la propiedad de bloquear la germinación del polen. Las hormigas obreras no vuelan, razón por la cual sus posibilidades de participar en algún proceso de polinización cruzada, son remotas.

De esta forma, si de polinización se trata, las plantas lograron una mayor eficiencia con otros organismos más competitivos (dípteros y abejas). Por ello algunas plantas desarrollaron sistemas que protegen a sus flores de las hormigas. Se pueden contar nectarios florales repelentes, pelos que constituyen obstáculos para la penetración, superficies lisas y escurridizas o superficies adhesivas.

En cambio, las semillas transportadas por las hormigas se ven beneficiadas, ya que escapan a la depredación. Para ser buenos dispersores de semillas se requiere transportarlas lejos y no comerlas en el lugar de recolección; las hormigas cumplen ambos requerimientos. Las hormigas consumen el tejido blando y lo que queda puede germinar cerca del hormiguero, en un ambiente protegido de otros depredadores (insectos, mamíferos y aves). Por ello es que ciertas plantas solo crecen cerca de los hormigueros, tal es el caso de las epífitas (plantas que crecen sobre otro vegetal usándolo solamente como soporte, pero que no lo parasitan).

En algunos casos, las semillas que procesan las hormigas quedan a algunos centímetros de profundidad. Cuando ocurre sobre terrenos que sufren frecuentes fuegos anuales, las plantas pueden recuperarse mediante la germinación de estas semillas.

Muchas plantas dispersan sus semillas gracias a las hormigas. La planta madre puede inhibir la germinación en el entorno y las hormigas las transportan a nuevos terrenos. Algunos nutrientes indispensables (nitrógeno, potasio y fósforo) pueden encontrarse en forma abundante cerca del hormiguero, donde las hormigas acumulan desechos (restos de presas, cadáveres y heces). Las plantas encontrarán allí un sustrato rico en materiales básicos.

Teniendo en cuenta estos beneficios, es razonable pensar que la selección natural favoreció a las plantas que desarrollaron glándulas productoras de exudados azucarados que atraen a las hormigas. Estas glándulas se ubicaron en los tallos, hojas y en las partes externas de las flores. Son nectarios fuera de las flores, resultado de coevolución entre plantas y hormigas, que no incluye la polinización y se concentra en la distribución de las semillas.

El néctar de estas glándulas es rico en sacarosa y glucosa, pero además contiene proteínas, aminoácidos, lípidos, alcaloides y vitaminas. Hay evidencias de que ciertas especies de hormigas escogen su planta en función del contenido de aminoácidos.

Amniotas y plantas

Entre el Carbonífero y Pérmico, ante una notoria variabilidad vegetal y la continentalidad de Pangea,

muchos organismos desarrollaron adaptaciones a la desecación, tanto en plantas como animales. Ante vegetales más duros o leñosos, aparecieron herbívoros con baterías dentarias capaces de cortar y machacar la fibrosa y abrasiva materia vegetal sin demasiado desgaste, o duros picos óseos con cubiertas córneas.

A lo largo del Pérmico y el Triásico, muchas plantas habrían desarrollado toxinas y otros mecanismos que impedían su ingestión por los vertebrados terrestres, tanto reptiles como los primeros sinápsidos, lejanos ancestros de los mamíferos.

Las toxinas han sido desarrolladas no solo por las angiospermas sino también por cicas y helechos, tal vez en relación al ataque de insectos. De hecho, los reptiles herbívoros poiquilotermos o “de sangre fría” (como las tortugas) contrarrestan los efectos tóxicos manteniendo el alimento por muchos días en cámaras digestivas especiales.

Casi todos los herbívoros, incluyendo mamíferos homeotermos, usan para detoxificar, grandes espacios anexos del tubo digestivo, en la zona intestinal o gástrica, así como para la fermentación bacteriana. Las cámaras fermentativas del intestino son de casi tan buen resultado como las gástricas de los rumiantes. Esas grandes cámaras sólo son posibles en animales grandes como los que aparecieron entre el Pérmico y ya hacia el Triásico medio y tardío, grandes dinocéfalos y dicinodontes, herbívoros sinápsidos, del mismo grupo al que pertenecemos los mamíferos (capítulo 10), así como todo el grupo de los dinosaurios de cuello largo, es decir los prosaurópodos y saurópodos (capítulo 12), con sus máximos exponentes en el Jurásico y Cretácico.

Durante el Triásico del Hemisferio Norte, árboles como las voltziáceas (coníferas primitivas), ginkgos, pteridospermas y helechos arborescentes alternaban con cicas y sus parientes extintas, las bennettitales, de altura intermedia. En el Hemisferio Sur, que también existe, gracias al extraordinario aporte de paleobotánicos como Federico Kurtz (1854-1920), Joaquín Frenguelli (1883-1958) y Sergio Archangelsky (n. 1931), en el sotobosque, cubriendo el suelo, se desarrollaban helechos arbustivos, y también equisetos o esfenofitas (o “articuladas”) y licofitas como el actual licopodio. Entre los helechos de pradera se hallaban los del orden de las Gleiqueniales, con representantes de varias familias con especies vivientes como las matoniáceas y gleiqueniáceas. Pleuromeias, lejanos parientes de los licopodios de hasta dos metros de altura, características de la parte temprana del Triásico, crecían bajo la fuerte dominancia de los llamados “helechos con semilla” o pteridospermas, como la “Flora de *Dicroidium*”. Algunos árboles,

como las coníferas primitivas conocidas como protopináceas iban haciéndose importantes en el sur y hacia fines del Triásico, en concordancia con la dominancia de los dinosaurios, las coníferas se convirtieron en los árboles dominantes, tanto las araucarias, podocarpáceas (como el “pino del cerro” del norte argentino), quirolepidiáceas (coníferas extintas semejantes a los cipreses), tejos y proto-cipreses (grupo considerado como precursor de la familia Cupressaceae).

Muchos de los vertebrados terrestres herbívoros poseían picos que les permitían cortar las duras hojas y semillas de los helechos con semilla. Tanto los parientes lejanos de los cocodrilos como los rincosaurios, los acorazados aetosaurios, los esfenodontes, parientes de los actuales tuataras de Nueva Zelanda, y dinosaurios de cuello corto como los ornitisquios y de cuello largo como los prosaurópodos mostraban esa característica. La adquisición de picos, que aun mantienen tortugas y dinosaurios avianos, ha sido un recurso contra el cual pocas plantas, sólo las muy leñosas, pudieron combatir.

Aves y plantas

Desde el Cretácico, la mayoría de las aves se desarrollaron gracias al recurso vegetal. Muchas de ellas ayudaron en la polinización o esparciendo las semillas.

Algunas aves simplemente se alimentan de las plantas sin brindar una aparente contraprestación. Muchas se alimentan de frutos y granos, pero muy pocas lo hacen directamente de hojas y flores (solo esporádicamente). Algunas comen insectos que encuentran en los pliegues de los troncos y ramas, mientras otras buscan refugio en los mismos espacios.

Un grupo de aves se ha especializado en alimentarse de néctar, son las que pertenecen al orden Apodiformes (picaflor o colibrí). Realizan la polinización. Son aves endémicas de América y se trata de un caso ideal de coevolución con las flores. El nombre proviene del griego (*apous* sin patas) e indica que el picaflor tiene patas muy pequeñas que solo son útiles para posarse, no para caminar sobre las ramas.

Así que solo pueden volar, pero de una forma espectacular. Son las aves más pequeñas, lo cual les permite suspenderse en el aire e incluso volar hacia atrás debido a la configuración de los músculos del ala. Estos músculos son igualmente fuertes para elevar como para bajar el ala, por lo que pueden controlar el vuelo de diferentes formas. El aleteo es rápido (entre 20 y 200 veces por segundo), con gran consumo de oxígeno (300 inspiraciones por minuto).

Se alimentan en un 90% de néctar de flores, para lo cual utilizan su largo y delgado pico y su lengua alargada. Debido a la dieta casi exclusiva de néctar, requieren

un gran consumo de agua, cerca del 150% de su peso corporal por día.

Durante el transcurso de la evolución algunas flores se han vuelto tan especializadas en su forma que solo una especie de picaflor puede polinizarlas (es un polinizador específico). Es un riesgo de reproducción que asegura el máximo de economía.

Mientras estas aves Apodiformes son excelentes polinizadoras, los pájaros, integrados en el grupo formal de los Passeriformes, son buenos distribuidores de

semillas. Las aves del orden Passeriformes forman cerca del 50% de las aves actuales y evolucionaron en los últimos 50 Ma. También son un producto de la evolución que en parte se relaciona con las plantas. Estas aves desarrollaron un tipo de pata especial (conocida como perchera) que les permite aferrarse a las ramas de los árboles. Hacen sus nidos en árboles y arbustos y consumen insectos que viven en los vegetales. Su vida está ligada a las plantas y al alimentarse de semillas y frutos, colaboran en la dispersión.

Hace entre 600 y 500 Ma la vida en la Tierra experimentó una etapa de diversificación abrupta, al menos eso es lo que nos muestra el registro fósil. En aquel momento se originaron los filos animales que viven hoy...y algunos más. Hay dos faunas principales de organismos pluricelulares, que han provisto la información que caracteriza a este tiempo: La Fauna de Ediacara, que marca el final del eón Proterozoico y la Fauna de Burgess Shale, del período Cámbrico. Ambas son faunas marinas.

6

El origen de la diversidad animal

1. Un impulso explosivo hace 600 Ma

En el capítulo cuatro hemos analizado el origen de la vida desde su surgimiento hace 3.900 Ma y su desarrollo hasta hace 1.000 Ma. La evolución actuó durante muchos miles de años estableciendo innovaciones sobre aquellos organismos unicelulares marinos. Hacia el período Vendiano o Ediacariano, sobre el final del eón Proterozoico (600 Ma) se registra una inusitada escalada en la diversidad con la introducción de una variante que cambiaría gran parte de la fisonomía terrestre: la organización pluricelular.

Aun hoy, nuestro conocimiento sobre la historia de la vida en el Proterozoico es, cuando menos, pobre. Sin embargo, es posible comparar la vida entre fines del Proterozoico y comienzos del Fanerozoico —en el que aún estamos— de la siguiente forma:

- Antes, en el Proterozoico la vida era casi con exclusividad procariota, mientras que luego, desde el Cámbrico, una parte sustancial (aunque no la mayoría) pasó a ser eucariota.
- A la reproducción asexual se le sumó la sexual.
- Antes, la vida estaba caracterizada por grandes poblaciones generalistas con individuos de larga vida. Luego, las poblaciones, más pequeñas, incluyeron individuos especialistas con una vida corta.
- Hasta donde sabemos, antes la evolución era continua y gradual (estasis), pero luego se observan extinciones frecuentes y radiaciones sucesivas. En realidad, este punto es muy discutible ya que en la diversidad genética de aquellos organismos pluricelulares se gestó el motor de la evolución de los siguientes miles de millones de años, y no estamos en condiciones de apreciar cuántas extinciones masivas se dieron en aquella primera Tierra inestable, ya que los diezmos eran unicelulares y los sobrevivientes también.
- Antes, hasta hace 1000 Ma, los individuos eran pequeños (casi microscópicos) y luego surgieron

algunos grupos que lograrían tamaños imponentes, algunos de los cuales siguen existiendo hoy.

El paleoclima adverso

Hace 600 Ma, con la aparición en el registro de organismos pluricelulares, se dio un salto importante en la complejidad organizativa de los seres vivos.

La vida apareció relativamente rápido en la historia de nuestro planeta y, como es esperable, los siguientes 3.000 Ma involucraron la evolución de numerosas formas unicelulares que, aunque no estamos en condiciones de evaluarla, aumentaron explosivamente su diversidad genética.

Solo luego de tan largas etapas y bajo la acción permanente de la selección natural, en algún momento resultó ventajosa la asociación de las células y la división del trabajo formando organismos pluricelulares.

¿Qué fue lo que cambió hace 600 Ma? En busca de una respuesta debemos recurrir a los procesos fundamentales de la vida. Algo debió haber cambiado en aquel momento que favoreció la asociación y que, una vez surgidos los organismos pluricelulares, siguieran diferenciándose y aprovechando los recursos.

A pesar de las grandes extinciones en masa (o gracias a ellas) la vida pluricelular prosperó cada vez con más fuerza, con más rapidez y más diversidad.

De todos modos, no nos equivoquemos. Los procariotas siguen siendo los dueños de este mundo. Son millones de veces más abundantes y exitosos que los pluricelulares. Su cadena simple está tan sujeta a las fuerzas de la evolución como nuestras largas cadenas de ADN.

Algunas de esas formas de vida, que a veces consideramos "primitivas", estaban tan bien adaptadas en el Proterozoico como lo están ahora, pero ¿son realmente las mismas o es que no sabemos apreciar la diferencia y los cambios que han experimentado a lo largo de los miles de millones de años?

El oxígeno

¿Cambió la proporción de oxígeno en la atmósfera?

El oxígeno libre en la atmósfera proviene casi enteramente de las funciones biológicas (la fotosíntesis). El oxígeno es consumido en tres tipos de procesos: la respiración animal, la oxidación de metales en las rocas y la oxidación de los gases volcánicos. La forma de acumular oxígeno en la atmósfera es reduciendo el consumo.

Una forma indirecta de medir la cantidad de biomasa de aquella época es contabilizar la proporción de carbono a partir de sus isótopos C-12 y C-13 (el C-14 se ha desintegrado totalmente) en los sedimentos marinos. El C-12 es más ligero y se incorpora más fácilmente a la estructura de los organismos vivos. Cuando el nivel del mar está bajo, la corteza continental costera es grande y la disponibilidad de nutrientes (fosfato y nitrógeno) por erosión se incrementa. La cantidad de biomasa aumenta entonces incorporando principalmente C-12, mientras el C-13 permanece en el agua.

Los sedimentos marinos ofrecen indicios de cual fue la cantidad de biomasa, lo que a la vez informa sobre el nivel del mar y sobre el oxígeno disponible. Cuando se midieron los valores de carbono en diversas partes del planeta para un momento del Neoproterozoico (ver contratapa, entre 850 y 600 Ma), se observó una temperatura muy elevada y una baja proporción de oxígeno disponible. Pero este estado está modulado por variaciones abruptas y profundas, lo cual nos informa de otro efecto superpuesto.

De hecho, las oscilaciones abruptas coinciden con cuatro períodos glaciares en el intervalo 850-600 Ma. El período glacial de 600 Ma parece haber sido el más duro en la historia de la Tierra, prácticamente todo el planeta se encontraba cubierto por hielo.

Otro dato que se superpone en forma coherente a los anteriores es la baja proporción del isótopo estroncio-87 (Sr-87). Esto pone en evidencia una actividad hidrotermal muy elevada en el intervalo 850-600 Ma, producto de una violenta e inusual actividad de tectónica de placas por la fragmentación del supercontinente Rodinia (capítulo 2) y el movimiento de los continentes agrupados en el ecuador.

La actividad hidrotermal de largo plazo con alta temperatura y bajo nivel de oxígeno, quedó superpuesta a períodos glaciares severos. Al final de este período, todos los niveles se estabilizaron en valores cercanos a los que se observan desde el Cámbrico en adelante.

Si los organismos de Ediacara (inmediatamente después de 600 Ma) hubieran tenido un cuerpo grueso y un sistema interno de distribución de gases, un nivel de oxígeno inferior al 2% hubiera sido demasiado bajo como para mantener la vida. Sin embargo, organismos

que sólo repartían el oxígeno por difusión hacia el interior del cuerpo (como parece que ocurrió) habrían necesitado un nivel similar al actual (21%), imposible hace más de 600 Ma.

El nitrógeno

Intentemos ahora una mirada desde otro punto de vista. Una de las funciones más importantes en la biosfera es la fijación del nitrógeno. La atmósfera está constituida por casi un 80% de nitrógeno. Pero este gas no puede ser usado directamente como nutriente ya que es muy poco reactivo. Los dos átomos de nitrógeno están unidos mediante una unión triple, la cual es muy estable. En otras palabras, hay que invertir mucha energía para separar a los dos átomos de nitrógeno.

Durante las tormentas, los rayos rompen en forma natural las moléculas y permiten que el nitrógeno se combine con el oxígeno formando nitratos, que son transportados por el agua hasta la tierra. Sin embargo, el aporte de esta fuente de nitrógeno en la tierra es muy bajo.

La principal fuente de fijación del nitrógeno es la vida. La habilidad para romper la molécula de nitrógeno fue lograda solo por unas bacterias procariotas muy antiguas y especializadas que sintetizan en su organismo la enzima capaz de esta acción: la nitrogenasa. Estas bacterias rompen la molécula de nitrógeno y excretan los componentes formando amoníaco. Las plantas necesitan y consumen el nitrógeno fijado, pero compiten con otro grupo de bacterias que liberan nuevamente el nitrógeno a la atmósfera. Con lo cual el ciclo se cierra.

En realidad, los eucariotas no tenemos demasiadas habilidades. No podemos procesar oxígeno: se lo pedimos a las mitocondrias. No podemos fotosintetizar: se lo pedimos a los cloroplastos, y tampoco podemos fijar nitrógeno.

Las plantas lograron capturar la función de fotosíntesis gracias a la simbiosis interna con las bacterias fotosintetizadoras (los cloroplastos). Sin embargo, no lograron aplicar la misma estrategia (la endosimbiosis) con las bacterias fijadoras de nitrógeno. Por ello, necesitan de una simbiosis externa que tiene lugar en las raíces.

El valor de las bacterias fijadoras de nitrógeno es crucial para la vida y gran parte de ellas desarrollaron la habilidad de vivir en asociación con las raíces de las plantas.

Las bacterias entregan el nitrógeno fijado y las plantas le retribuyen con el producto de la fotosíntesis. Por ejemplo, la bacteria *Rhizobium* vive en asociación con las leguminosas (soja, trébol, alfalfa, etc.).

Algunas pocas plantas, como las carnívoras, utilizan

una estrategia diferente, ya que obtienen el nitrógeno de los insectos que cazan mediante trampas que poseen en las hojas.

Entre los animales, las termitas también necesitan de las bacterias fijadoras de nitrógeno, pero en este caso, la simbiosis ocurre en el interior del sistema digestivo. Como las termitas se especializaron en el procesamiento de madera, que posee una baja proporción de nitrógeno, requieren de la ayuda de bacterias para que lo fije, además de las bacterias que digieren la celulosa. Estos distintos tipos de simbiosis se habrían dado hace cerca de 250 Ma, cuando se originó este grupo.

Ahora bien. Una vez analizado el valor de las bacterias fijadoras de nitrógeno y la exclusividad que tienen sobre la molécula de nitrogenasa, se intuye que la abundancia de ellas es un indicador de la cantidad de nitrógeno fijado.

La fijación de nitrógeno se relaciona a la vez a un metal pesado: el Molibdeno. El molibdeno proviene de la meteorización de las rocas, que es potenciada por la acción del oxígeno. Cuando se investigó la abundancia de molibdeno en los depósitos de los océanos antiguos se lo encontró una baja cantidad.

Si la cantidad de molibdeno en el período entre 2.500 a 600 Ma fue baja, esto hace suponer que la cantidad de bacterias fijadoras de nitrógeno era limitada y con ello la vida eucariota y pluricelular también.

Este podría haber sido un factor de importancia para explicar la baja actividad registrada para aquella época. Sin embargo, hace unos 600 Ma, el clima se estabilizó, se elevó el nivel de oxígeno y de molibdeno, y esto favoreció a las bacterias fijadoras de nitrógeno, desembocando en la revolución de la vida pluricelular en el Cámbrico.

Las mayores glaciaciones

Para quienes pensaban que los mares antiguos siempre fueron una sopa cálida donde retozaban los primeros y frágiles seres vivos, les contamos que no fue así. En realidad, en el período entre 850 y 600 Ma atrás, se vivieron las mayores glaciaciones de la historia del planeta.

Hace unos 850 Ma, mientras se ensamblaba el primer supercontinente, la Tierra (con la excepción de una franja de 20° rodeando el ecuador) se tornó una gran esfera helada dando inicio a la glaciación conocida como del Criogeniano (ver dorso de la tapa). Se supone que la vasta glaciación se originó a raíz del alto consumo de dióxido de carbono por la abundancia de seres vivos fotosintéticos que eliminaban el carbono de la atmósfera para fijarlo a sus organismos, reduciendo así el efecto invernadero.

Durante la glaciación siguiente, hace 600 Ma, los glaciares llegaron por primera vez hasta el ecuador. Hoy también hay hielos en el ecuador, pero a 5.000 m de altura. En aquel período los glaciares ecuatoriales llegaban hasta la costa. Por un espacio de 10 Ma los océanos estarían congelados a -50° C y bajo un kilómetro de hielo de espesor. La vida sobreviviente fue escasa, pero suficiente para dar origen a todas las líneas de seres vivos que conocemos hoy.

Cada ciclo de glaciación partió con un descenso en la cantidad de dióxido de carbono (causante del efecto invernadero) en la atmósfera, entre otras causas relacionada a lluvias intensas a largo plazo. Lentamente se redujo la temperatura del planeta y se generaron glaciares en los polos. Esos glaciares reflejaban la luz solar generando un efecto conocido como albedo, por lo que la temperatura continuó descendiendo lenta pero incesantemente. Este ciclo se retroalimentó y todo el planeta caería en una glaciación global.

Durante una glaciación se interrumpen las lluvias, la humedad se convierte en hielo y vientos secos y fríos recorren el resto de los territorios, que se convierten en desiertos.

Rompiendo el hielo

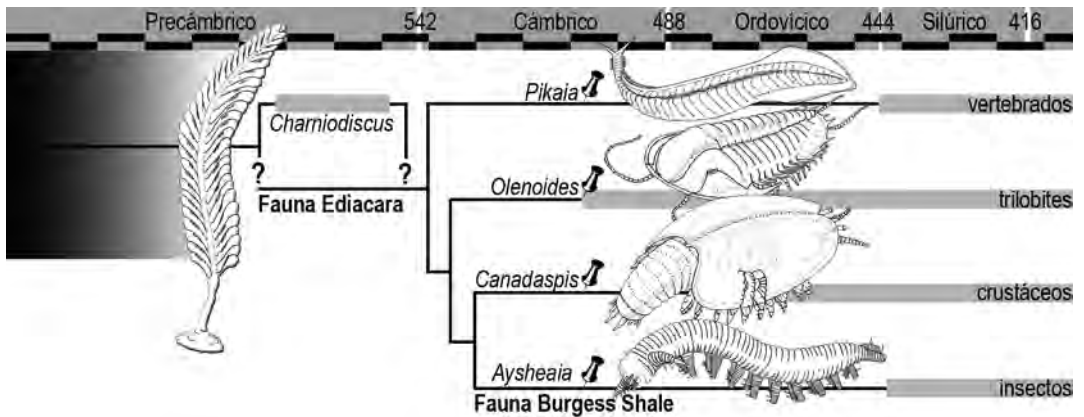
Sin lluvia, el dióxido de carbono que surgió de los volcanes volvió a acumularse lentamente, reiniciando un tenue efecto invernadero. Algo de agua ecuatorial se evaporaba y se acumulaba por las leves lluvias en lo alto de las montañas.

Cuando el océano ecuatorial empezó a calentarse, los glaciares retrocedieron. El efecto invernadero se fue potenciando por el vapor de agua acumulado y la temperatura global pudo trepar así hasta valores capaces de alcanzar los +50° C.

¿Cuál pudo ser la causa del inicio de estos ciclos? La más probable de las causas se encuentra en la tectónica de placas. Luego de la disgregación del viejo continente Rodinia, los continentes se ubicaron en el ecuador, lo que favoreció el descenso de dióxido de carbono. El caso actual es el opuesto, donde los continentes se encuentran cerca de los polos y el dióxido de carbono aumenta.

2. Revolución animal

Con una antigüedad de entre 700 y 650 Ma, en las rocas ediacarenses de Doushantuo (Hubei, China), se reconocieron restos de acantomorfos, organismos pluricelulares que, junto a cuevas hechas por un pequeño gusano de esqueleto hidrostático, fueron reconocidos como previos a la fauna de Ediacara.



6.1. Las dos faunas representadas (Ediacara y Burgess Shale) son indicadoras de un largo período de tiempo, desde los primeros seres pluricelulares hasta los filos de animales actuales. Un aspecto en discusión es si la Fauna de Ediacara tuvo continuidad o no con la fauna del período Cámbrico.

Hasta ese momento, antes de los 600 Ma atrás, la vida mostraba comunidades complejas de organismos unicelulares (como los protistas y bacterias), algas y otros animales microscópicos. Ya estaban asentados los ciclos bioquímicos y geoquímicos, con la excepción del ciclo del silicio que apareció luego en el arazón de esponjas, diatomeas y radiolarios. Para cuando la comunidad de ediacarontes (organismos pluricelulares hallados por primera vez en Ediacara) estuvo presente, el ecosistema ya mostraba una notable diversidad de formas.

Origen de los filos animales

La taxonomía tradicional (la organización de la vida en grupos o taxones) reconoce siete categorías o niveles básicos de asociación de los organismos: reinos; filos; clases; órdenes; familias; géneros y especies. Los límites entre estos niveles son difusos, ya que son agrupaciones artificiales que los humanos hemos inventado para poder interpretar a la naturaleza de un modo ordenado.

Por ello, para los sistemáticos modernos, sí existen agrupaciones naturales, ya que existe un parentesco. Es decir, todos los homínidos estamos más cercanamente emparentados entre nosotros que con un primate no homínido. Sin embargo, no tiene sentido marcar una categoría determinada, como la familia o el orden, ya que esas agrupaciones no son equivalentes entre sí.

La división tradicional de los reinos se basaba en la forma general o el nivel de organización. Por ejemplo, ser unicelular o fotosintetizar, pero al estudiar en detalle los organismos unicelulares, se comprobó la existencia de una impresionante diversidad de formas y modos de vida, de hecho mayor que la de los pluricelulares. Esto es

lógico, ya que mientras los pluricelulares se han diversificado a lo largo de los últimos 600 Ma, los unicelulares lo vienen haciendo durante los últimos 3500 Ma, a un ritmo constante de variaciones genéticas.

El ordenamiento por parentesco se complica más aún en los casos simbióticos. Es decir, cuando dos especies diferentes conviven juntas tan estrechamente que se los conoce con un nombre único, como es el caso de los procariotos que viven en las células eucariotas o peor aún, cuando un eucariota vive con otro, como en el caso de los líquenes.

En ese caso, un hongo vive en estrecha asociación con una colonia bacteriana, brindándole sustrato y protección, y tomando productos de la fotosíntesis del alga. En la mayor parte de los líquenes, se trata de hongos ascomicetes, por lo que se los conoce como ascolíquenes, pero también hay una minoría de basidiolíquenes y deuterolíquenes, mientras que las algas suelen ser clorofitas, pero también cianofitas.

El nivel de reino utilizado en la segunda mitad del siglo XX, agrupaba a los organismos pluricelulares (animales, vegetales y hongos) y a los unicelulares (protistas y móreras). Los seres de los distintos reinos se diferenciaron hace más de 1.000 Ma. Sin embargo, hay organismos unicelulares que están más emparentados con los pluricelulares que con otros unicelulares. Por ello, los protistas se renombraron protoctistas e incluyeron algunos pluricelulares.

Dejando de lado a los dos grandes grupos de organismos procariotos (bacterias y arqueas), el de los eucariotas (con el ADN encerrado en un núcleo celular) puede dividirse en dos grandes subgrupos, de acuerdo a la información conjunta provista por la filogenia molecular. Estos son los unikontes y los bikontes.

Los unikontes, cuyas células flageladas presentan un único flagelo, incluyen a los amebozoos (como las amebas y hongos ameboides) y los opisthokontes (hongos, amebas filamentosas, coanoflagelados y animales). En cambio, los bikontes, que poseen dos flagelos en las células móviles y presentan en su ADN la fusión de dos genes específicos en uno solo, incluyen a los excavados (como las euglenas y tripanosomas), los rizarios (como los foraminíferos y radiolarios), los cromalveolados (como los ciliados y dinoflagelados, simbiontes de un alga roja y un eucariota no fotosintético, algunos de los cuales perdieron su plástido) y los arqueoplástidos (algas glaucocitas, algas rodocitas y plantas).

Los opisthokontes poseen un característico flagelo posterior que se observa en los espermatozoides de los animales pero está ausente en muchos hongos excepto los quitridios.

Dentro de los opisthokontes, el grupo más llamativo es el de los metazoos, también conocido como Reino Animal.

El reino animal se divide en filos, cuyos integrantes se habrían diferenciado hace más de 500 Ma. Se reconocen unos 40 filos, pero es posible que hayan existido muchos más. Los filos vivientes más importantes son cuatro: los cordados (que incluyen a los vertebrados); los artrópodos (insectos, arañas, etc.); anélidos (lombrices, sanguijuelas, etc.) y moluscos (almejas, caracoles, etc.).

La agrupación en filos considera el plan general de organización del cuerpo. Por ejemplo, los artrópodos tienen un exoesqueleto de quitina y apéndices articulados. En cambio, los cordados tienen un sistema neural, un eje en el dorso, la notocorda, que en los vertebrados se complejiza con una columna vertebral central y simetría a lo largo de este eje.

La vida pluricelular se diversificó al final del eón Proterozoico y los filos animales sufrieron una gran radiación durante el período Cámbrico. Al final de este período, sin embargo, muchos filos se extinguieron y otros sobrevivieron. Ningún filo nuevo apareció después (Fig. 6.1).

La magia de Ediacara

Hace 570 Ma, tras el fin de la glaciación criogeniana, tuvo lugar un conjunto faunístico singular, la primera asociación de organismos pluricelulares: los ediacarontes, organismos de cuerpo blando que aparecen junto a rastros en el fango, que muestran actividad móvil. Si bien existen rastros dejados en el terreno por animales pluricelulares anteriores, no se asocian a una fauna ecológicamente diversa como la de Ediacara.

Sus restos fueron hallados en Ediacara (Australia), pero luego aparecieron también en Spaniard's Bay

(Canadá), Doushantuo (China) y hay material en estudio en Mar del Plata y Salta (Argentina).

Ediacara es una localidad al sur de Australia donde se han hallado por primera vez los fósiles conocidos como ediacarontes. La datación ubica a esta fauna en un período entre 575 y 542 Ma, que corresponde al período Vendiano (ver contratapa), de finales del Proterozoico. En Ediacara, los cerca de mil quinientos fósiles encontrados muestran organismos de cuerpo blando, que no tenían columna vertebral ni un caparazón calcificado (exoesqueleto). La ausencia de exoesqueleto, puede justificar la falta de fósiles antes de este período. Por ello, sabemos muy poco acerca de la diversidad biológica proterozoica

Entre el primer pluricelular conocido (*Grypania* y *Churia*), que vivieron en China y EEUU hace 2100 Ma y los ediacarontes, transcurrieron 1500 Ma, casi tres veces el tiempo transcurrido desde los ediacarontes hasta nosotros. Tiempo suficiente para que ocurrieran muchas cosas.

¿Es acaso posible que la diversidad biológica de aquellos tiempos se haya desarrollado hasta ser comparable a la actual, pero por sus cuerpos blandos la desconocemos?

Entre los ediacarontes se destacan *Charniodiscus* que se considera relacionado a los cnidarios y los rangeomorfos, organismos coloniales radiales de construcción modular; tal vez un grupo intermedio extinto entre los poríferos (esponjas) y los cnidarios.

La fauna de Ediacara (Fig. 6.2), es la primera representante fósil de una multitud de organismos pluricelulares en la que comienza a hacerse evidente la variación morfológica en distintos tejidos y la división funcional del trabajo.

Esta última condición puede ejemplificarse en pluricelulares como las aves y los mamíferos, donde son los glóbulos rojos los que transportan oxígeno y las plaquetas de la sangre las que reparan tejidos dañados. Son células que pierden su núcleo y por ello no pueden replicarse, tienen una corta vida y deben ser producidas en forma permanente por órganos especializados en el hígado y la médula ósea. Allí vemos que pueden hallarse células sin núcleo en un organismo eucariota, una condición muy derivada. Esta diversidad, sus adaptaciones y las líneas de diversificación serán tratadas en los próximos capítulos.

¿Somos descendientes de los ediacarontes? ¿Origen de la fauna de Ediacara a los pluricelulares que vivieron luego? ¿O deberemos seguir rastreando nuestros orígenes? Existen dos interpretaciones sobre la suerte que corrió esta fauna. Una indica que se trata de una fauna extinta de la que no existen descendientes actuales, la

Ediacarontes

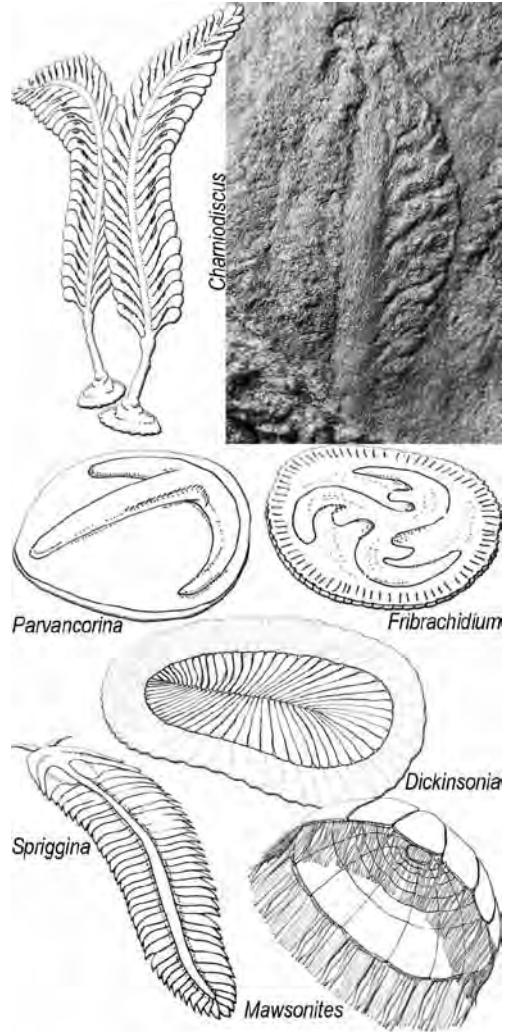
La fauna de Ediacara (575-542 Ma) es la más importante que se conoce, e incluye a los primeros organismos pluricelulares (Fig. 6.2). Esta fauna se halla localizada estratigráficamente a fines del Proterozoico y abre el paso al eón Fanerozoico, con su primera era, la Paleozoica y el período Cámbrico. Todos los organismos eran de cuerpo blando, no tenían un caparazón calcificado (exoesqueleto), por lo que eran de difícil fosilización. Solo *Spriggina* podría llegar a haber tenido exoesqueleto en la cabeza. Sin embargo, en capas levemente posteriores del mismo período, en otras partes del planeta, se encontraron organismos provistos de conchilla de carbonato de calcio en forma de un tubo vertical.

Hay otros lugares del mundo donde se han hallado restos de ediacarontes, es decir, de faunas semejantes a la de Ediacara. Entre ellos, Doushantuo (China), Namibia, y Spaniard's Bay (Canadá), así como otros peor preservados en Brasil, Mar del Plata y la Formación Puncoviscana de Salta (Argentina), donde se hallaron niveles con icnofósiles, como *Nereites saltensis*, del Vendiano, y *Oldhamia*. Hay siete tipos más de icnofósiles en Puncoviscana, que muestran diversidad en los seres y su modo de vida. También se han hallado trazas de artrópodos, relacionadas a las características "cruzanias" hechas por trilobites.

Lo que unifica a estos yacimientos de plataformas marinas someras con abundante carbonato es que se dieron justo después de las glaciaciones globales esturtianas (710-680 Ma) y marinoanas (605-585 Ma), por lo que se los conoce como "carbonatos de tapa".

La gran extinción de los seres vivos habría sido causada por la glaciación, pero luego ésta fue interrumpida por un calentamiento a través del efecto invernadero propiciado por eventos volcánicos y la rápida precipitación de carbonatos en el mar.

En registros fósiles contemporáneos a los de Ediacara, se encuentran rastros en forma de huellas y túneles lo que indica el aumento de la actividad animal en el fango en una búsqueda móvil de alimentos. Esta fauna puede o no haberse hallado entre los precursores de los organismos del Cámbrico. Se trata de un punto en discusión, y la hipótesis que los considera relacionados a los organismos que los siguieron muestra más adeptos.



6.2. Seis géneros de la fauna de Ediacara. No es posible por el momento determinar una relación filogenética o de parentesco entre ellas.

Por ejemplo, *Spriggina* y *Parvancorina* han sido propuestos como relacionados a los ancestros de los artrópodos trilobites. *Mawsonites* ha sido considerado como una especie de medusa que se desplazaba lentamente en las corrientes marinas y que cazaba mediante arpones venenosos que disponía en los tentáculos.

Las formas aplanadas de la fauna del Ediacara podrían justificarse en un ambiente de pobre cantidad de nutrientes. Por ejemplo, *Dickinsonia* es un abundante fósil que no supera los 6 mm de espesor pero tiene hasta un metro de diámetro. Este tipo de estructura es apropiada para aquellos organismos que dependen de la absorción química de nutrientes sobre suelos pobres o que recurren a la simbiosis

con algas que producen fotosíntesis. Estas algas requieren de una gran superficie para la absorción de luz solar en el mar.

Hoy día se ha verificado que las aguas con pocos nutrientes son apropiadas para los organismos que poseen simbiosis que reciclan los materiales de desecho, y este podría ser el caso de aquellos organismos.

otra señala que casi toda la fauna posterior deriva de este período de diversificación. Quienes ven en ella a una fauna extinta observan que su arquitectura interna es diferente a la de los animales actuales. Por otra parte, estos transportan los nutrientes y gases por tubos internos, que no habrían existido en los fósiles de Ediacara. Según este punto de vista, de los quince géneros de la fauna solo dos tendrían relación con los animales del posterior período Cámbrico (Fig. 6.1).

El desarrollo y futuro de la fauna de Ediacara estaba ligado al clima. Excepto por los ambientes continentales o polares, sujetos a una marcada estacionalidad, donde los seres vivos presentan adaptaciones específicas, para que un grupo biológico tenga éxito evolutivo es primordial la permanencia de un clima estable que provea de alimento todo el año y con pocas variaciones estacionales, lo que parece imposible antes de 600 Ma. En la transición del Proterozoico al Cámbrico (542 Ma) las condiciones químicas de los océanos cambiaron y mejoraron aun más para los seres vivos.

Con el aumento de nutrientes la vida heterotrófica (el consumo de otros organismos) se incrementó desarrollándose los carroñeros y cazadores. Cuando las relaciones ecológicas alcanzaron un punto crítico probablemente se inició una "reacción en cadena". La diversificación fue aparentemente rápida y muy variada.

Las maravillas de Burgess Shale

La flexibilidad genética y la disponibilidad de zonas adaptativas dieron origen a la explosión de filos del período Cámbrico. Sin embargo, también es posible que algún evento global dejara parcialmente desprotegida a la Tierra contra la radiación solar, y ello incrementara la tasa de mutaciones, originando así numerosas variaciones —hasta entonces inexistentes— de los planes corporales básicos. Se generaron entonces todos los filos actuales junto con muchos otros extintos y desde entonces no volvieron a originarse nuevos filos. Dos localidades han sido las principales proveedoras de fósiles del período Cámbrico. Son Burgess Shale y Changjiang.

A inicios del Cámbrico, Sudamérica se hallaba

mayormente sumergida y formaba amplias plataformas carbonáticas compartidas con antiguos montes de Estados Unidos. Evidencias de esta sorprendente conexión geográfica se hallan en las faunas de trilobites compartidas entre los Montes Apalaches (EEUU), entonces parte de la costa del supercontinente Laurentia, y las calizas del Cámbrico inferior de la Precordillera sanjuanina, parte de la costa de Gondwana I, donde las aguas cálidas disimulaban una plataforma marina inestable. A partir del Ordovícico, ya se habrían desconectado los terrenos. En esos tiempos, la fauna pluricelular mostraba evidencias de una notoria radiación.

Hallazgos en diversas partes del mundo muestran tanto organismos comúnmente fosilizables, con conchillas duras, que incluyen a los primeros moluscos (monoplacóforos y rostroconchos), braquiópodos inarticulados y foraminíferos, así como a otros de cuerpo blando que incluyen cnidarios, poliquetos, gusanos marinos filtradores que hacían galerías en "U" y huellas de artrópodos. Poco después, hacia mediados del Cámbrico, aparecían los primeros bivalvos, los braquiópodos articulados, equinodermos, artrópodos (trilobites, ostrácodos y otros) y foraminíferos de tipo alogromino (de coraza orgánica) y textularinos (de coraza aglutinada), ambos siguen viviendo hoy.

Hacia los 520 Ma se observa una verdadera explosión de la vida pluricelular, que ha sido especialmente registrada en el yacimiento conocido como Burgess Shale, en Canadá. La importancia de este sitio es que preserva también organismos de cuerpo blando, es decir, constituye un *Lagerstätten* (un yacimiento excepcional), una ventana a esa época.

Burgess Shale es una cantera ubicada en las montañas Rocallosas de la Columbia Británica (al oeste de Canadá). Posee fósiles del final del período Cámbrico (505 Ma) y fue explorada por Charles Doolittle Walcott (1850-1927) a principios del siglo xx, quien dejó una copiosa colección preservada en el museo de Washington. Son más de 70.000 especímenes en 33.000 lajas. Incluyen cerca de 120 géneros y 140 especies. De ellos, el 37% son artrópodos.



6.3. Posición relativa de los continentes actuales hace 500 Ma y la ubicación de las principales faunas del Proterozoico y Cámbrico cercanas al ecuador. Sudamérica estaba muy cerca del polo sur y por ello no tenemos acceso fósil a esta etapa de la vida. Se excluyen los microcontinentes de menor tamaño como el de los Montes Apalaches, hoy en EEUU y entonces adosados a San Juan, Argentina.

De sus lajas grisáceas se han obtenido foraminíferos, radiolarios, esponjas, celenterados, moluscos, gusanos, artrópodos, equinodermos y hasta los primeros cordados.

En la cantera de Burgess Shale se pueden reconocer entre quince y veinte organismos tan diferentes a los actuales que muchos han sido considerados filós que se extinguieron al final de ese período (Fig. 6.4).

Cuando un espécimen del Cámbrico no puede ser incorporado a este esquema básico, como ocurre en muchas oportunidades en Burgess Shale, es necesario incorporarlo como un filo nuevo.

En la provincia de Changjiang, al sudeste de China, se ha explotado desde fines del siglo XX una cantera similar a Burgess Shale, pero algo más antigua (525 Ma). La similitud de la fauna permite aventurar que en aquellos tiempos, un grupo de especies estaba distribuido globalmente sobre una franja que rodeaba al ecuador.

El ambiente en el que esta fauna vivía corresponde a zonas marinas cercanas a la costa (en el Cámbrico, hasta donde sabemos, no existía vida en la tierra). Estos seres de cuerpo blando fueron sucesivamente cubiertos por material proveniente de derrumbes (aludes de fango) que caían desde la costa. Estos sedimentos, muy finos,

permitieron conservar tanto a las partes con exoesqueletos duros como a las blandas.

Clasificados por la forma de alimentación y hábitat, se encuentran grupos de animales que buscaban alimento entre el sedimento, otros que eran cazadores y también estaban los carroñeros. Durante muchos años, se consideró que el mundo del Cámbrico había sido ecológicamente simple, con poca diversidad de nichos, como parte del concepto global de que la "complejidad creciente" había sido la pauta a lo largo de la historia de la vida. Sin embargo, se observan ricas asociaciones entre predador y presa que hacen a los medioambientes de este período más complejos de lo pensado. Nuevos hallazgos en rocas del Cámbrico inferior en latitudes intermedias nos mostrarán algún día aspectos diferentes de aquel mundo.

Es posible que nuestro concepto de un Cámbrico con ecosistemas simples haya sido generado por una combinación de prejuicio y registro fósil incompleto.

En aquella época, Sudamérica se encontraba cerca del polo (Fig. 6.3), por lo que lamentablemente no es posible observar fósiles como estos en unidades rocosas de edad similar.

No obstante, unidades de edad semejante en la precordillera sanjuanina (Argentina) han provisto de numerosos fósiles de organismos de conchillas duras.

Sobre la diversidad de filós

El Cámbrico fue una época de oportunidades para la diversificación de los animales.

Todas las extinciones en masa representaron explosiones subsiguientes de diversidad. Particularmente la del Cámbrico, por encontrarse al inicio de la diversificación pluricelular, muestra una variabilidad muy grande en cuanto a grados de organización o filós. En el futuro, la diversificación ocurrirá a nivel de clases y órdenes en los grupos animales, pero ya nunca aparecerán nuevos filós (Fig. 6.4).

Tal vez esto pueda deberse a las particularidades de un ambiente ecológico inicial, vacío y listo para ser llenado, cosa que no ocurrirá más adelante. Por ejemplo, la extinción en masa de fines del Pérmico (251 Ma) produjo un exterminio de cerca el 95% de la especies y por ello debería haberse observado una situación similar al Cámbrico, pero no ocurrió así. Las extinciones en masa afectaron severamente a la biodiversidad en forma cuantitativa (cantidad de géneros y especies), pero no cualitativa (no se exterminaron, por ejemplo, todas las familias de una clase).

Valga como referencia numérica que en el Cámbrico aparecieron 470 familias nuevas y luego del Pérmico 450

La corta y maravillosa vida de Burgess Shale

En Burgess Shale se encuentra una rica fauna de formas extintas y otras que pasaron la extinción a fines del Cámbrico. Se observa allí la mayor riqueza conocida de filos para la vida animal.

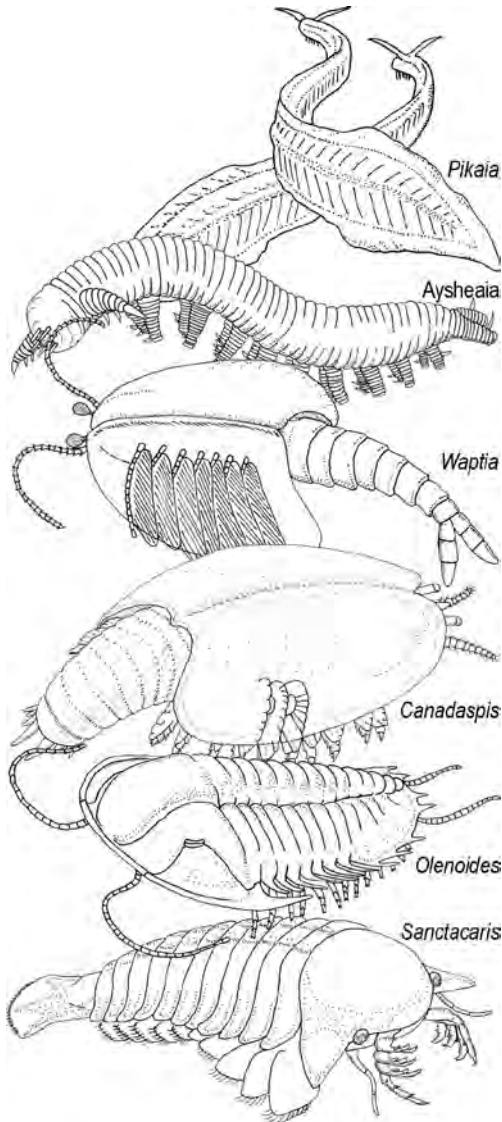
Estos son algunos de sus más notorios representantes:

Pikaia gracilens. (Fig. 6.4) Este animal de 5 cm de longitud tiene forma de cinta aplanada. Es uno de los primeros cordados conocidos. Su estructura

en zigzag se debe a conjuntos musculares dispuestos de un modo semejante al que se ven hoy en los anfibios. Posee una varilla rígida (notocorda) a lo largo del cuerpo. Los vertebrados posteriores (peces, anfibios, etc) derivan de algún tipo de protocordado similar a *Pikaia*.

Una forma parecida encontrada en la fauna de Chanjiang es *Haikouella lanceolata*, un cordado muy similar a *Pikaia*, de 3 cm de longitud y de cuerpo triangular estirado (Fig. 8.1). El cráneo poseía un cerebro aunque la relación con los sentidos no está clara. En la cabeza se ven ojos laterales y una boca ventral que muestra una estructura de tentáculos. *Haikouella* posee seis pares de branquias. La notocorda se extiende a lo largo del cuerpo y son evidentes los bloques segmentados de fibras musculares. Se puede distinguir también un corazón y un sistema digestivo diferenciado en bolsas. Estas formas se hallan relacionadas a los actuales anfibios y a los conodontóforos, organismos fósiles de los que nos queda poco más que variadas placas dentarias con las que capturaban su alimento.

Opabinia regalis. (Fig. 6.5) Considerado inicialmente un crustáceo, y luego ubicado en un nuevo filo extinto, parece un animal típico ya que tiene simetría bilateral. Su cuerpo puede dividirse en la cabeza, el tórax y la cola. De una longitud que varía entre 4 y 7 cm, posee quince segmentos en el tórax, con branquias y patas. Los tres últimos segmentos forman una cola construida como hojas delgadas. Un tracto digestivo central corre entre los extremos del cuerpo. Posee un "hocico frontal" semejante a una trompa, formando un tubo cilíndrico estriado terminado en dos mitades con espinas. A diferencia de cualquier animal actual o extinto, *Opabinia* muestra cinco ojos, dos pares y uno central. Cuando se buscaron apéndices en la cabeza (antenas, mandíbulas o maxilas) no se encontraron. En la cabeza tiene una boca que se abre hacia atrás y como la trompa tiene una longitud apropiada para alcanzar la boca, se ha supuesto que la utilizaba para atrapar el alimento y llevarlo hasta la boca.



6.4. Miembros de la fauna de Burgess Shale cuyos parientes superaron la barrera de extinción al final del Cámbrico.

Parece difícil colocar a *Opabinia* dentro de los filos conocidos. Históricamente, fue el primer indicio de que en el Cámbrico se desarrollaron filos que se extinguieron al final del período.

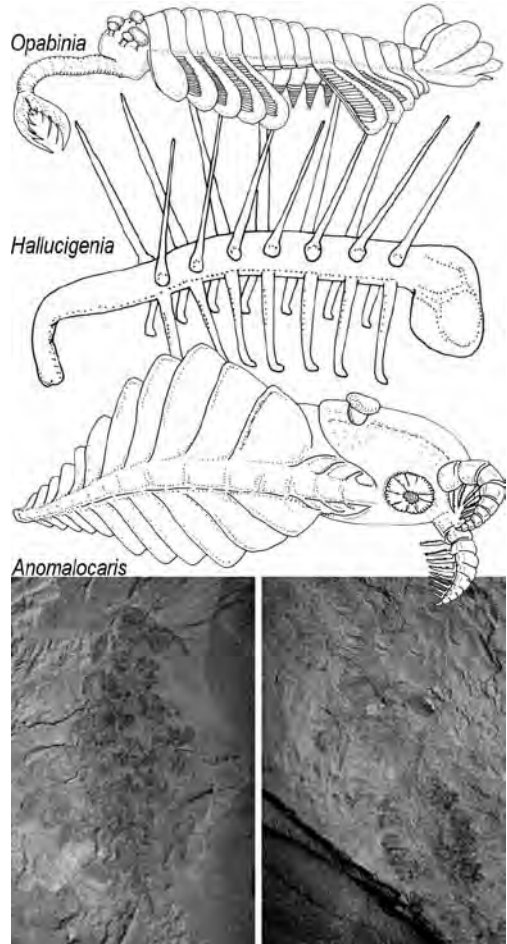
Hallucigenia sparsa. (Fig. 6.5) De 2,5 cm de longitud y simetría lateral, se desconocía cual era la parte superior e inferior, o cual la parte anterior y posterior. Esta duda parece haber quedado resuelta a partir de fósiles de Changjiang. Se supone que la cabeza está mal preservada en los fósiles de Burgess Shale. De su cuerpo cilíndrico salen siete pares de espinas agudas y siete tentáculos flexibles. En la cola hay pares de tentáculos cortos. *Hallucigenia* ha generado grandes controversias acerca de si es parte de un filo conocido, integra un filo extinto o quizás es solo un fragmento de un animal mayor aun no encontrado. Esto ocurrió también con partes de *Anomalocaris* que se consideraron animales separados hasta que se pudieron ensamblar en un animal mayor.

Aysheaia pedunculata. (Fig. 6.4) Tiene un tronco cilíndrico con anillos, y diez pares de extremidades también anilladas que posiblemente servían para la locomoción. La cabeza no está separada del tronco y lleva un par de apéndices similares a los de a las patas pero apuntando hacia los costados. Todos los apéndices tienen espinas. La boca se ubica al frente y posee seis papilas. Estas características lo podrían relacionar con los onicóforos (similares a los ciempiés). Los restos de *Aysheaia* siempre se hallan asociados a restos de esponjas, lo que sugiere que se alimentaba y protegía entre ellas. Las patas le habrían permitido moverse, pero quizás fueran poco útiles en el fango del fondo marino. Las espinas parecen haber sido útiles como herramientas para cortar las esponjas. Las garras y espinas servirían para el anclaje del animal al sustrato.

Anomalocaris canadiensis. (Fig. 6.5) Fue el mayor depredador del océano y es probablemente parte de un filo que se extinguió al final del Cámbrico. Debe haber sido un buen nadador y con sus grandes ojos un buen cazador. Se lo encuentra en los depósitos de Canadá y China. Con cerca de 50 cm de longitud debió ser un predador de trilobites. Es posible que haya existido una competencia evolutiva entre el aparato mordedor de *Anomalocaris* y el exoesqueleto robusto de los trilobites. Los ojos

de *Anomalocaris* podían girar sobre tallos flexibles y ofrecer una visión estereoscópica, que permitía guiar a los miembros anteriores flexibles y con espinas, así como orientar el sostén de la presa. La boca es redonda y está debajo de la cabeza. Las aletas laterales eran grandes y se movían por olas que generaban propulsión, mientras las aletas posteriores estabilizaban el movimiento.

Canadaspis perfecta. (Fig. 6.4) Es el segundo animal más común en Burgess Shale. De 8 cm de largo es un representante de los crustáceos, probablemente cangrejos y langostas. Tiene los componentes básicos de este grupo. La cabeza muestra cinco pares de apéndices, el tórax es de ocho segmentos y el abdomen de siete. Otro crustáceo es *Waptia fieldensis*. Si toda la fauna en Burgess Shale



6.5. Miembros de filos que probablemente no logran superar la extinción.

fuese novedosa, sería un indicio de que se trató de una gran fauna extinguida sin continuidad en el tiempo. Sin embargo, el hecho que hayan existido representantes de los actuales animales sugiere que la “Explosión del Cámbrico” generó una gran cantidad de linajes y que la extinción dejó algunos filos y eliminó otros.

Olenoides serratus. (Fig. 6.4) Es uno de los tantos trilobites certeros. Se halla entre los primeros integrantes de una estirpe que se propagaría con éxito hasta fines del Pérmico (durante todo el Paleozoico). Los trilobites son un grupo de animales marinos conocidos por encontrarse en todo el

planeta. Sus marcas características en el fango del fondo marino se conocen como “cruzanias” por haber sido descritas primero a partir de material de Santa Cruz (Bolivia).

Sanctacaris uncata. (Fig. 6.4) Posee un escudo en la cabeza. El cuerpo presenta once segmentos con apéndices inferiores. La cola es plana, lo cual indica que preferiría nadar a caminar sobre el fondo del lecho marino. Los apéndices de la cabeza identifican a *Sanctacaris* como un carnívoro especializado de gran tamaño (hasta 10 cm de largo). Parece ser un quelicerado relacionado con las arañas y los escorpiones.

nuevas. Pero mientras que unos 30 filos aparecieron en el Cámbrico, ninguno luego del Pérmico.

Otra hipótesis que intenta explicar las causas de la diversidad temprana y su ausencia posterior, es la genética. Según esta ciencia, la potencialidad de generación de variabilidad del material genético disminuiría con el tiempo. A largo plazo, los elementos que componen todo el genoma adquieren cohesión y precisión, de forma que las variaciones a este conjunto son menos toleradas. Estas dos hipótesis (la ecológica y genética) son parte de una veintena de propuestas que buscan explicar qué ocurrió con la diversidad de entonces, lo cual es un indicador de la ausencia de datos concluyentes.

Hoy es posible suponer que en la fauna de Burgess Shale se encuentran representantes de las cuatro grandes clases de artrópodos modernos. Los representantes de linaje más probables son *Aysheia* para los insectos (unirrames); *Sanctacaris* para las arañas (quelicerados); *Canadaspis* y *Waptia* para los crustáceos (bivalvos) y *Olenoides* para los trilobites.

Pero además, se observa una fauna abundante de artrópodos y filos extintos (como *Opabinia* o *Anomalocaris*). Completa el cuadro un integrante de nuestro propio linaje, un cordado (*Pikaia* en Burgess Shale y *Haikouella* en Changjiang).

La extinción del Cámbrico

Al final del Cámbrico se produjo una extinción masiva que terminó con muchos filos, mientras que otros lograron superar la barrera y diversificarse. Las causas de la extinción, como otras ocurridas en la historia de la vida, se conocen poco. Pero se atribuyen a glaciaciones, cambio de la salinidad o agotamiento del oxígeno en los océanos.

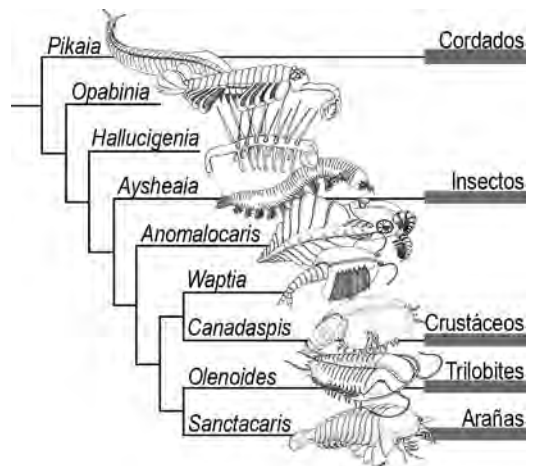
Lo que nos interesa señalar aquí es que la selección de los filos exterminados parece hallarse muy ligada

al azar y poco a las posibilidades de adaptación de las especies. Este patrón es, en realidad, característico de los exterminios en masa.

La Selección Natural es importante en la adaptación de las especies a nivel local, pero un exterminio generalizado tiene otras leyes (una de las principales es el azar). Este motor de la evolución ha sido muy efectivo al mostrarnos las posibilidades de complejidad en la historia de la vida.

Stephen Jay Gould (1941-2002), se basó en el trabajo original de Charles Walcott, y las revisiones de Alberto Simonetta, Harry Whittington y su estudiante Simon Conway Morris para hacer notar que por azar, el filo de los cordados logró superar este exterminio en masa, lo cual permitió su radiación posterior y nuestra presencia en la historia de la vida.

6.6. Las fauna de Burgess Shale y una probable relación entre sus miembros.



Los Trilobites

El filo de los artrópodos es el más numeroso del reino animal. Abarca el 80% de las especies y entre ellas, los insectos son hoy los dominantes con el 50% de especies.

El filo de los artrópodos incluye a cuatro grandes clases: los insectos (unirrames); las arañas (quelicerados); los crustáceos (cangrejos) y los trilobites. Los trilobites son artrópodos (capítulo 7) que midieron entre 2 y 70 cm de largo. Los mayores del mundo han sido hallados en 2009 en Arouca, Portugal, con 90 cm de longitud. Su gran tamaño se ha asociado al “gigantismo polar” o regla de Bergmann (1847), dado que habitaban entonces una región cercana al polo sur gondwánico. Los registros más antiguos de este grupo corresponden a 524 Ma y no se encuentran rastros luego de 250 Ma (con la extinción en masa del Pérmico). Fue un grupo muy diverso que incluye a 9 órdenes con más de 17.000 especies, cantidad que se incrementa año a año (Fig. 6.8).

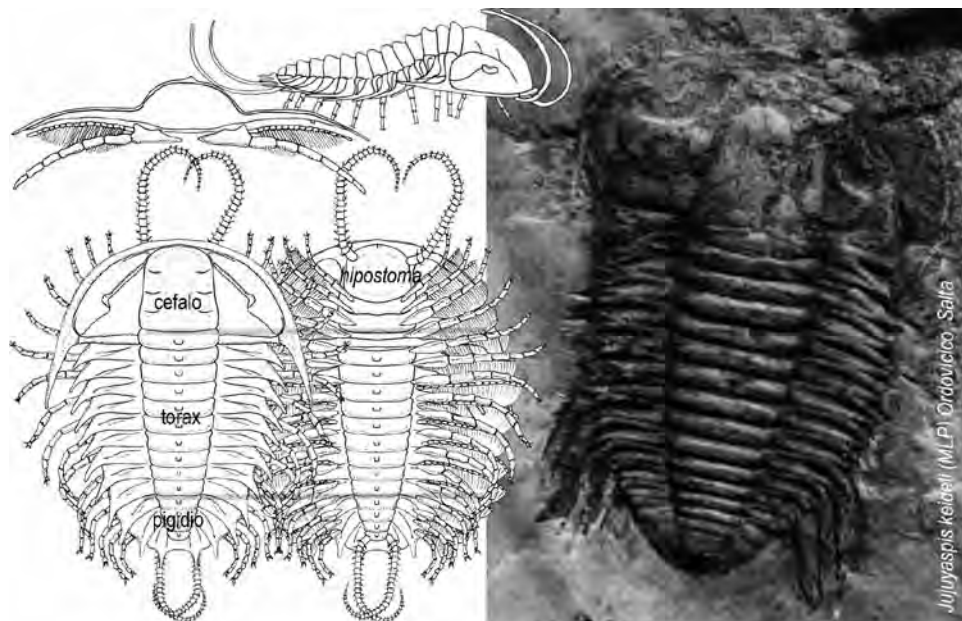
Por su diversidad han sido de gran importancia para la bioestratigrafía y los estudios de la tectónica de placas, ya que son fósiles guía, que pueden ser seguidos a lo largo del tiempo y el espacio.

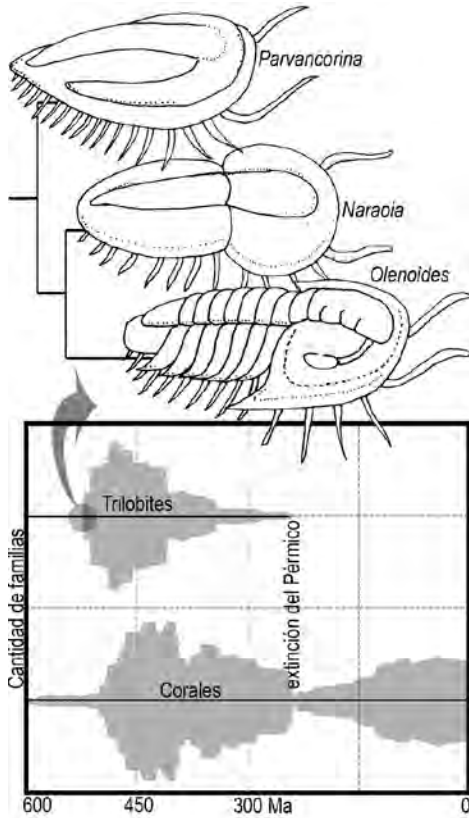
Todos los trilobites han sido encontrados en capas que contienen animales marinos. Ninguno parece haber habitado la tierra.

Todos los artrópodos se caracterizan por tener una cutícula de quitina como exoesqueleto rígido, donde se insertan los músculos que les permiten moverse. En forma periódica, el exoesqueleto se reemplaza (muda) permitiendo el crecimiento. Las patas están colocadas por pares en cada segmento. Varios segmentos corporales se unen formando la cabeza, el tórax y el abdomen.

De hecho, en la clasificación de todos los grupos de artrópodos se toma en cuenta la segmentación del cuerpo. Partiendo desde un antepasado de segmentos semejantes entre sí, mediante la reducción, fusión, diferenciación y especialización

6.7. Los trilobites mostraban tres segmentos (su nombre significa “tres lóbulos”): la cabeza (céfalo), el tórax y la cola (pigidio). La parte superior estaba acorazada ofreciendo protección, pero en la inferior las partes blandas estaban al descubierto. Por debajo de la cabeza se encontraba la entrada bucal (el hipostoma) y por debajo del tórax, las patas. En la fotografía, *Jujuyaspis keideli*, un trilobite de casi 500 Ma del noroeste de Argentina.





6.8. La evolución de los trilobites se inició en el Cámbrico o antes, probablemente a partir de un ancestro no segmentado. Se distribuyeron ampliamente y decayeron con lentitud, como se muestra en el diagrama inferior. En la extinción del Pérmico desaparecieron del registro fósil. En comparación, los corales también sufrieron pérdidas importantes que casi los llevan a la extinción, pero lograron recuperarse y sobrevivir hasta el presente.

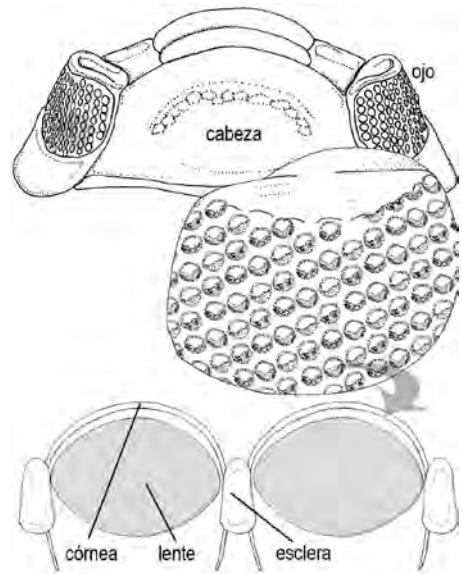
de los apéndices, se llegó a una enorme diversidad de organismos. Como el resto de los artrópodos, los trilobites tenían un cuerpo segmentado y una simetría axial (Fig. 6.7), estaban protegidos por un exoesqueleto que cubría solo la parte superior y resguardaba el cuerpo blando, mientras que en la parte inferior se acomodaban las patas y los apéndices de la cabeza. Los ojos se encontraban normalmente en la parte superior de la cabeza.

El cuerpo del trilobites podía dividirse en tres partes: la cabeza o *céfalo*, el tórax (con segmen-

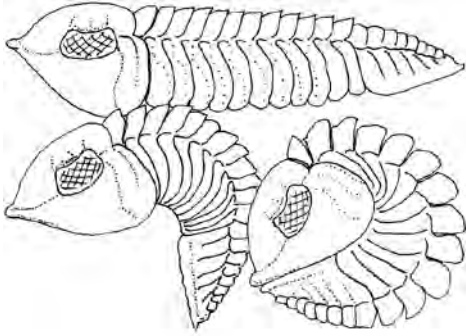
tos articulados) y el *pigidio* (la cola formada de segmentos unidos). La cabeza estaba formada por segmentos fusionados y contenía varios órganos sensores y el estómago. La abertura al exterior para obtener alimento (el hipostoma) se encontraba debajo de la cabeza. El tórax estaba formado por segmentos que desarrollaron diferentes especializaciones (garras, uñas, espinas). En general los segmentos eran flexibles y permitían cierta movilidad. El número de segmentos torácicos variaba entre 2 y 42 (normalmente entre 8 y 15).

Lo mas sorprendente de los artrópodos es que se agrupan según cuatro pautas principales. Siguiendo esas líneas se los puede clasificar en las cuatro distintas clases.

Un fósil de la fauna de Ediacara, *Parvancorina michami*, parece hallarse cercanamente emparentado a los trilobites. Tenía un cuerpo plano y no segmentado. Un estadio morfológicamente intermedio parece estar representado por *Naraoia compacta* de la fauna de Burgess Shale, con un cuerpo no diferenciado, pero con un céfalo separado. *Olenoides*,



6.9. Los ojos de los trilobites se ubicaban en la cabeza y estaban formados por numerosos elementos individuales agrupados en forma de panal de abejas. El ojo se componía de tres partes. Cada lente es una esfera deformada cubierta por una córnea y con una esclera que separa las lentes entre sí.



6.10. Los trilobites podían enrollarse como mecanismo de defensa para proteger las partes blandas abdominales con la coraza superior.

también de Burgess Shale, y *Jujuyaspis* del noroeste de Argentina, eran otros conocidos trilobites.

Durante el crecimiento, los trilobites iban agregando segmentos al final del tórax a medida que se producían las mudas. Con cada muda se agregaba un nuevo segmento en el extremo caudal. A lo largo de la evolución del grupo, habrían aparecido los trilobites más complejos a partir de la adición de segmentos desde las formas no segmentadas.

Con tanta variedad de especies, fueron capaces de ocupar diferentes zonas adaptativas. Algunos eran bentónicos (depredaban en el fango del fondo) y otros, como los agnóstidos, nadaban en busca de su comida (el plancton). Para alimentarse, interactuaban con el medio ambiente mediante un importante número de sensores orgánicos como antenas y ojos situados en la cabeza. Las antenas sugieren que las utilizaban para el sentido del gusto, olor o tacto. Los ojos son un caso sorprendente de desarrollo por la complejidad y optimización de la función.

El ojo de los trilobites es el más antiguo sistema visual bien conocido (Fig. 6.9). Era similar al de los crustáceos e insectos actuales. Contenía numerosas unidades visuales (omatidios) agrupadas en lo que se conoce como un ojo compuesto. Se encontraban casos que tenían decenas y hasta varios millares de elementos, que estaban dirigidos en diferentes

direcciones, lo que ofrecía una visión gran angular. Estos ojos son conocidos como holocroales y sus elementos se agrupaban en una estructura hexagonal, similar al panal de abejas. Existían también trilobites con pocos ojos de lentes biconvexas, los esquizocroales, y otros sin ojos, que vivían a grandes profundidades y perdieron el sentido de la vista.

El ojo estaba construido de calcita (carbonato de calcio) que en estado puro es transparente. Este tipo de ojo se diferencia del resto de los artrópodos, que los tienen compuestos de quitina. La quitina (el mismo material que compone el exoesqueleto de los insectos) vuelve al ojo flexible, en cambio la calcita lo hace rígido. Esto impedía que pudiera ajustarse, como es el caso del ojo de los seres humanos.

Sin embargo, se han encontrado ojos de trilobites que poseían un sistema muscular y otros con características de visión nocturna o de profundidad. Como se puede ver, el sentido de la vista ya estaba completamente formado en el Cámbrico, lo que sugiere que fue uno de los sentidos más importantes en la interacción predador-presa.

Debido a la particular construcción del cuerpo, muchos trilobites podrían enrollarse defensivamente quedando como una pelota (Fig. 6.10). Para ello usaban las articulaciones flexibles entre segmentos y juntaban la cabeza (céfalo) y la cola (pigidio). Se enrollaban acortando los músculos interiores de los segmentos del tórax. En este estado podrían observar el ambiente y esperar a que el peligro pase.

Algunas especies desarrollaron espinas que probablemente favorecerían la flotación, pero podían ser usadas también tanto como medio de protección o disuasorio contra el ataque de predadores. Otros poseían cuernos en la cabeza, pero es difícil que fueran utilizados en luchas y rituales como ocurriría en el futuro en otras líneas de animales. Se ha especulado también sobre la posibilidad de que el exoesqueleto fuera de color. Las razones de la extinción de los trilobites no están claras. Pero se observa una rápida radiación inicial desde el Cámbrico y una lenta caída hasta el final de Pérmico. Se ha sugerido que fueron una presa fácil para los peces y que terminaron disminuyendo en variabilidad debido a la propagación de los predadores.

Los insectos son la clase de animales más extensa y exitosa. Herederos de artrópodos acuáticos, pasan del mar a la tierra junto con las primeras plantas terrestres. Basaron su éxito en un tamaño reducido; una eficiente cutícula que recubre todo el cuerpo; la posibilidad de volar y el desarrollo del embrión mediante metamorfosis. La historia de los insectos se inició hace unos 420 Ma con insectos no voladores. Luego adquirieron la habilidad para volar y desarrollaron la metamorfosis. La gran explosión de sus especies ocurrió en conjunto con la de las plantas con flor, hace más de 100 Ma.

7

Los insectos y otros animales articulados

1. A paso de hormiga

Los **artrópodos** forman un gigantesco filo dentro de los animales. Se caracterizan por tener un esqueleto externo (exoesqueleto), el cuerpo dividido en segmentos y disponer de apéndices en los segmentos que están articulados (de allí el nombre de artrópodos, que significa pie articulado). Los insectos son el grupo más numeroso entre los artrópodos.

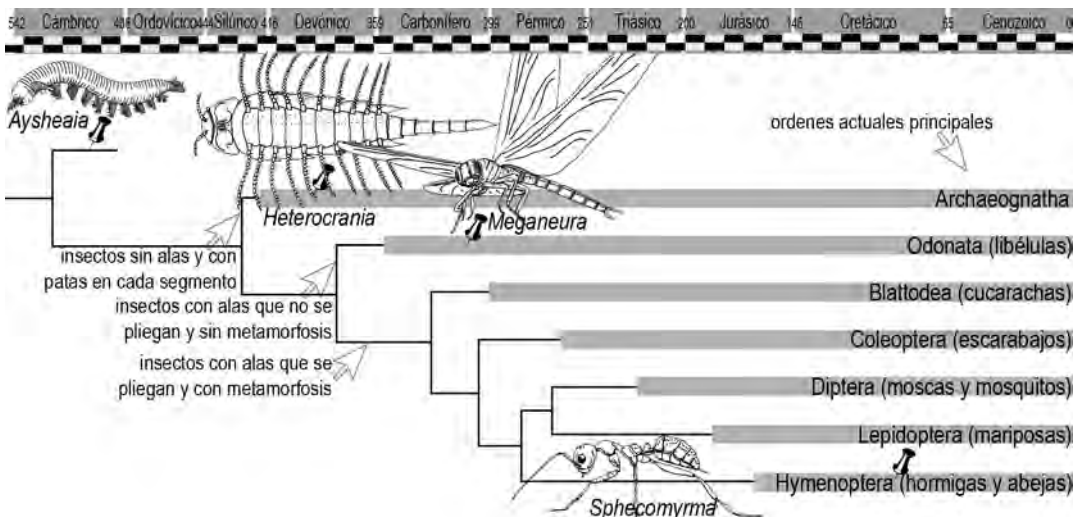
Los diversos apéndices de los artrópodos les han permitido adaptarse a una variedad de funciones y coevolucionar con otros seres vivos. De acuerdo con su forma, son clasificados en cuatro subfilos. Los hexápo-

dos (6 patas) incluyen a los insectos; los crustáceos (artrópodos principalmente acuáticos); los miriápodos (9 o más pares de patas) y los quelicerados –los quelíceros son apéndices en la cabeza– que incluyen a las arañas (8 patas).

El cuerpo de los insectos se caracteriza por tener tres regiones: cabeza, tórax y abdomen; en el tórax tienen generalmente dos pares de alas y tres pares de patas y en la cabeza un par de antenas. Se reconocen 29 órdenes vivos, con casi un millón de especies descritas, aunque las existentes se estiman en varios millones (Fig. 7.1).

A diferencia de los insectos, los arácnidos tienen dos secciones en lugar de tres; ya que la cabeza y el

7.1. El arbusto de la vida de los insectos tiene su origen en el Cámbrico. Sin embargo, recién en el Silúrico las condiciones en la tierra se dieron para que sus ancestros pudieran abandonar el agua. En el Devónico los primeros insectos sin alas ocupaban la tierra. En el Carbonífero algunos desarrollaron alas, el gigantismo y la metamorfosis. Durante el Mesozoico aparecieron la gran mayoría de los órdenes de insectos actuales, pero la gran diversificación de especies llegó en el Cenozoico gracias a la asociación con las plantas con flor. A la derecha se encuentran los órdenes actuales de insectos más importantes.



tórax están unidos en un solo bloque, el prosoma. Tienen seis pares de apéndices y cuatro pares de las patas. Un par de apéndices se usan para palpar (pedipalpos) y otro para comer (quelíceros).

Como en tantos otros casos, el origen de los artrópodos es controvertido, debido a que los animales de cuerpo blando que los antecedieron, rara vez dejaron fósiles y cuando aparecieron los cuerpos duros, gran parte de la historia evolutiva del grupo ya había transcurrido.

Muchas veces los insectos con apéndices (como las alas) se hallan en el registro fósil completamente desarrollados y no se dispone de etapas intermedias. Esto se transforma en material fértil para las conjeturas y propuestas.

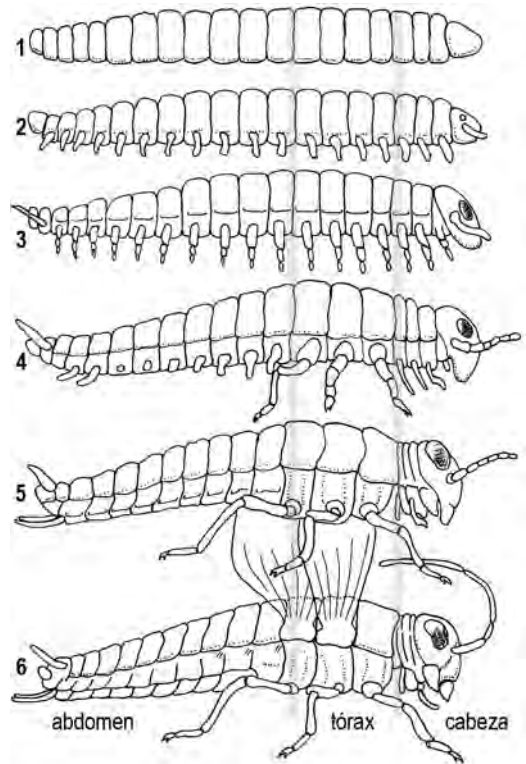
Para explicar el origen de los artrópodos (durante el Neoproterozoico) se han formulado dos hipótesis. Una de ellas sostiene que los artrópodos son un grupo natural, monofilético, con un único ancestro en común. Esta hipótesis se sustenta, entre otras evidencias, en el hecho que la molécula alfa-quitina se encuentra distribuida en la cubierta exterior (la cutícula) de todos los artrópodos; además, todos tienen semejanzas en los músculos y tendones.

La segunda hipótesis prefiere considerar de dos a cuatro líneas de desarrollo independiente: los trilobites, los arácnidos, los crustáceos y los insectos. Estos cuatro grupos ya estaban presentes en el período Cámbrico (en Burgess Shale).

Partiendo desde ancestros marinos (las faunas de Ediacara y Burgess Shale), los artrópodos ocuparon la tierra junto con las plantas (hace 450 Ma). El artrópodo fósil terrestre más antiguo conocido que se considera relacionado con el origen de los insectos, y que guarda mucha semejanza con los miriápodos o milpiés, se remonta a 420 Ma. Durante los siguientes 50 Ma sólo vivieron insectos terrestres no voladores que llegaban a su estado adulto sin metamorfosis. En tanto, las plantas ya mostraban casi todas las líneas taxonómicas que llegaron hasta el presente. Siendo las plantas la base de la pirámide alimenticia y las formadoras de hábitats, podemos suponer que su desarrollo evolutivo precedió en tiempo y diversidad a la vida animal.

1.1. El origen de los insectos

¿El primer insecto, fue herbívoro o carnívoro? En realidad esta pregunta apunta a comprender cuáles eran las fuentes de recursos y la dinámica de los ecosistemas en el Silúrico. Una posibilidad es que los insectos ancestrales acompañaran a las plantas en la colonización de la tierra alimentándose de ellas, entonces habrían sido herbívoros. La otra alternativa es la existencia de grupos de artrópodos anfibios habitantes de las orillas,



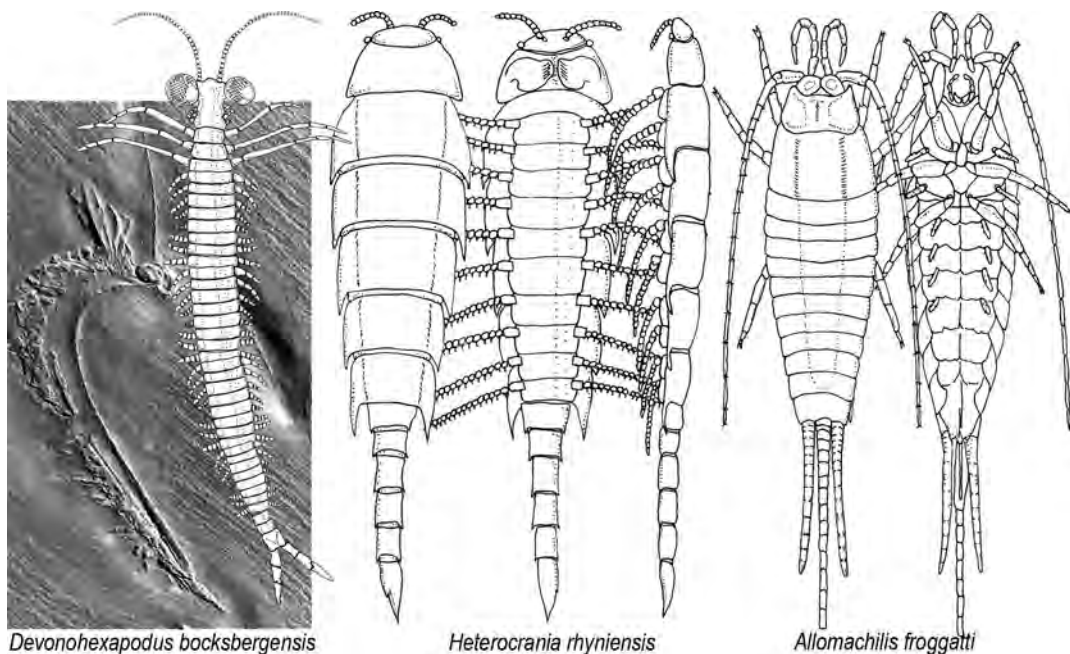
7.2. Secuencia evolutiva del desarrollo estructural de los insectos. La etapa inicial es un invertebrado de cuerpo blando y segmentado sin patas (1). Se desarrollaron patas en todos los segmentos (2) con muy poca especialización (3). Los segmentos anteriores se fusionaron para formar la cabeza (4). Los pares de patas se redujeron en número para facilitar el andar (5), liberando al abdomen de apéndices. Las patas anteriores se transformaron en apéndices de la cabeza. Se desarrollan los ojos y otros órganos de los sentidos. Aparecen las alas en los segmentos del tórax durante el último estadio (6).

que usaban las costas para depositar los huevos, lo que habría favorecido a una primera generación de insectos carnívoros que cazaban a los peces y pequeños anfibios y que posteriormente utilizaron también a las plantas en su alimentación.

Los insectos mas antiguos conocidos incluyen varias formas como los miriápodos desde el Silúrico y los quelicerados desde el Devónico.

Hacia el Devónico se puede observar un ambiente ecológico con una cadena trófica compleja (con insectos herbívoros, carroñeros y carnívoros).

Plantas, insectos y vertebrados, siguieron una estra-



7.3. Insectos del Devónico (izquierda y centro) y actuales (derecha). Nótese que carecen de alas.

tegia similar. Los primeros habitaban las orillas más cercanas al agua pero luego evolucionaron grupos “aventureros”, equipados con novedades evolutivas que les permitían internarse en territorios más secos.

Un modelo de la evolución inicial de los insectos muestra al artrópodo ancestral como un animal segmentado (como los anélidos oligoquetos actuales) que incorporó apéndices como pares de patas en cada segmento, como en los actuales gusanos marinos conocidos como poliquetos (Fig. 7.2).

Cada segmento estaba muy poco especializado al principio, pero luego, un número indeterminado de segmentos anteriores se unieron en lo que sería la cabeza. Las patas de estos segmentos se especializaron en sensores, antenas y mandíbulas.

Los siguientes tres segmentos formaron el tórax y desarrollaron las patas más largas, lo que facilitaba el caminar por tierra. Más tarde aparecieron dos pares de alas en el tórax. Los segmentos posteriores en cambio perdieron las patas en lo que se denomina abdomen, lo que facilitó una locomoción más ágil. Inicialmente el abdomen estaba formado por once segmentos, los del extremo posterior se especializaron en los órganos genitales para la reproducción sexual.

El cuerpo de los insectos tal como lo conocemos hoy quedó conformado hacia los períodos Devónico y Carbonífero.

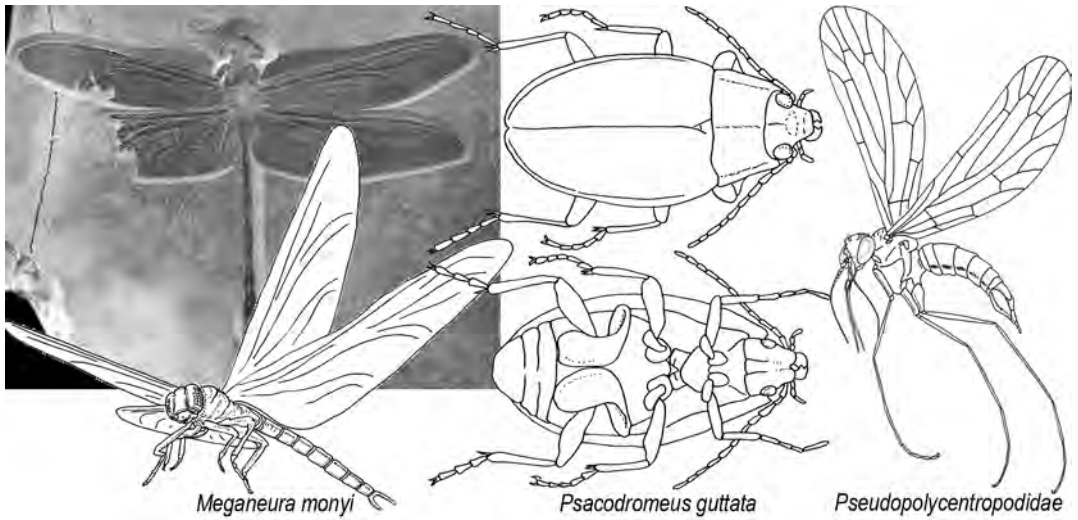
Uno de los primeros fósiles conocidos es *Devonohexapodus* (Fig. 7.3) que vivió hace alrededor de 400 Ma y alcanzó una longitud de 7,5 cm. Este organismo marino, claramente segmentado, muestra especialización en los tres pares de patas delanteras y sus mandíbulas se hallaban bien desarrolladas. Sin embargo, retenía numerosos segmentos en el abdomen que aún poseían patas. La fertilización de los huevos era indirecta, pues se realizaba dentro del agua. Su sistema genital externo estaba muy simplificado.

Heterocrania rhyiensis parece hallarse mas cerca de los insectos modernos, y era mucho mas especializado. Este artrópodo carnívoro vivía en un ambiente mixto, cerca de charcas. Tenía 17 segmentos con 10 pares de patas.

A los insectos modernos que muestran características primitivas se los agrupa en el orden Archaeognatha (que significa mandíbula antigua). Se conocen arqueognatos desde inicios del Devónico. Estos insectos, incapaces para el vuelo, mantenían una fertilización indirecta, es decir que no estaban en condiciones de copular. Los ojos están muy desarrollados y ubicados en lo alto de la cabeza.

1.2. Diversificación de los insectos Insectos en el Carbonífero

Durante el Carbonífero se desarrolló una explosión de diversidad vegetal relacionada con las condiciones



7.4. El orden Odonata, originado en el Carbonífero, entre los que se halla la gigantesca *Meganeura*, incluye a los primeros y mayores insectos voladores conocidos. Sus alas no se plegaban. *Psacodromeus guttata* (orden Coleoptera) es un escarabajo del Jurásico. *Pseudopolycentropus*, es un díptero (orden Díptera) del Jurásico, relacionado a los primeros mosquitos.

de elevada concentración de oxígeno en el ambiente terrestre y con la alta temperatura. La sorprendente diversidad vegetal que incluía formas tanto pequeñas como gigantes, incrementó las oportunidades para los insectos. Paralelamente, entre los vertebrados surgían anfibios y hasta los primeros reptiles, que en su mayoría se especializaban en la predación de insectos. En este ambiente de riesgos y oportunidades se desarrolló primero la capacidad de volar y luego la facilidad para plegar las alas.

Los primeros insectos voladores están relacionados con las actuales libélulas (el orden Odonata). Lograron su máxima diversidad entre el Carbonífero y Pérmico. Las libélulas estaban obligadas a mantener las alas desplegadas todo el tiempo, una limitación importante a la hora de protegerse de los predadores, en especial aquellos veloces o de lenguas protráctiles.

Las primeras libélulas poseían piezas bucales chupadoras y eran herbívoras. Un emblema entre estos primeros insectos voladores es *Meganeura monyi*, que con 300 Ma es un pariente temprano y superficialmente semejante a las libélulas actuales (Fig. 7.4). Con sus 75 cm de envergadura, *Meganeura* se ubica entre los mayores insectos conocidos. Probablemente se alimentaba de otros insectos y pequeños anfibios. *Meganeura* tenía apéndices adicionales a las libélulas actuales, los cuales probablemente eran utilizados para la unión del macho y la hembra durante el apareamiento.

Parte de las capacidades de vuelo de las libélulas

se desarrollaron muy tempranamente. Los miembros del orden Odonata baten los dos pares de alas fuera de fase. Cuando los bordes entre alas se frotan producen un zumbido característico. Pueden controlar el ángulo de ataque de cada ala lo que les permite virar en redondo y realizar diversos movimientos. Los odonatos desarrollaron una cera en la cutícula que les da coloración diferente y está relacionada con la comunicación entre sexos.

En los odonatos como en muchos otros insectos, en el apareamiento se produce una "competencia de esperma" ya que el último en inseminar a la hembra es el que tiene mayores posibilidades de éxito reproductivo. Es lógico entonces que aparecieran estrategias diversas que favorecían el éxito en la reproducción. En una de ellas el macho toma un largo tiempo inicial en realizar una limpieza de la esperma remanente de las cópulas anteriores de la hembra. Esta operación es realizada con el mismo pene. Otra estrategia hace que el macho permanezca unido por horas o días a la hembra, evitando otro acoplamiento posterior y bloqueando la participación de otros machos.

En tiempos paleozoicos vivieron insectos gigantes, grandes cucarachas como *Spiloblatta*, que alcanzaban los 30 cm. Ya hemos hablado de enormes libélulas como *Meganeura*; pero el rey de los tamaños era sin duda *Arthropleura*.

Este milpiés detritívoro o herbívoro alcanzaba los dos a tres metros de longitud, y no menos de medio metro de ancho. Que circunstancias permitieron el gigantismo

en los insectos en el Carbonífero no están claras. Varias características actúan como un límite al tamaño de insectos y artrópodos en general. Sin embargo, tanto el gigantismo de otros artrópodos como de las plantas se atribuye al incremento de oxígeno en la atmósfera. El tamaño de un insecto está limitado por la forma en que el oxígeno se distribuye por el cuerpo, ya que el sistema circulatorio es abierto. El corazón bombea el líquido (la hemolinfa) sin un circuito cerrado y no disponen de moléculas especializadas para el transporte del oxígeno (no tienen hemoglobina). Así, una elevada proporción de oxígeno en la atmósfera favorecería la respiración y transporte interno en los insectos más grandes.

La transición al medio terrestre fue seguida como una oleada por numerosos linajes, incluyendo las plantas, moluscos, artrópodos y vertebrados. Fue un pasaje gradual con muchas generaciones especializadas en vivir en un ambiente intermedio mientras otras eran mucho más terrestres. La aparición de anfibios y reptiles fue precedida por la de sus ancestros, los peces de aletas lobuladas (crossopterigios). Los insectos eran ya presas antes de alejarse del agua y lo siguieron siendo en tierra, cada vez con predadores más especializados. En estas condiciones, una estrategia de reducción de tamaño y aumento de la agilidad pudo ser favorecida por la selección natural. Esto dio un importante impulso a los insectos, ya que la posibilidad de plegar alas les permitía ocupar menos espacio y esconderse, lo que produjo una radiación muy veloz. Los primeros insectos que plegaron las alas son las cucarachas (orden Blattodea) y fueron muy numerosas en el Carbonífero. Su presencia actual, 300 Ma después, muestra muy claramente lo favorable de su innovación.

Si bien en el Carbonífero los insectos llegaron al gigantismo, en el otro extremo también adoptaron el mínimo tamaño que permite la naturaleza para su estructura. Las células de los organismos pluricelulares tienden a ser del mismo tamaño en todos los animales. Esto se debe a que existe una relación entre el tamaño celular y las funciones de transporte de materiales en su interior. Con células del mismo tamaño y una cantidad mínima de células para realizar cada función del cuerpo, el límite inferior de tamaño de un animal está determinado. Por ejemplo, una langosta adulta requiere al menos un millón de neuronas para mantener las funciones sensoriales y motoras activas. Por lo tanto, el mínimo tamaño de una langosta también tiene un límite.

Incentivados por varias ventajas competitivas, los insectos desarrollaron la metamorfosis y la capacidad de plegar las alas. Quienes plegaban las alas como las cucarachas, podían ocupar muchos más hábitat y esconderse con facilidad, pero sus posibilidades se

optimizaron en el ambiente terrestre cuando desarrollaron también la metamorfosis completa. Esto permitió sobrevivir en un clima de estaciones anuales. Ambas características son tratadas con más detalle en "La evolución en acción".

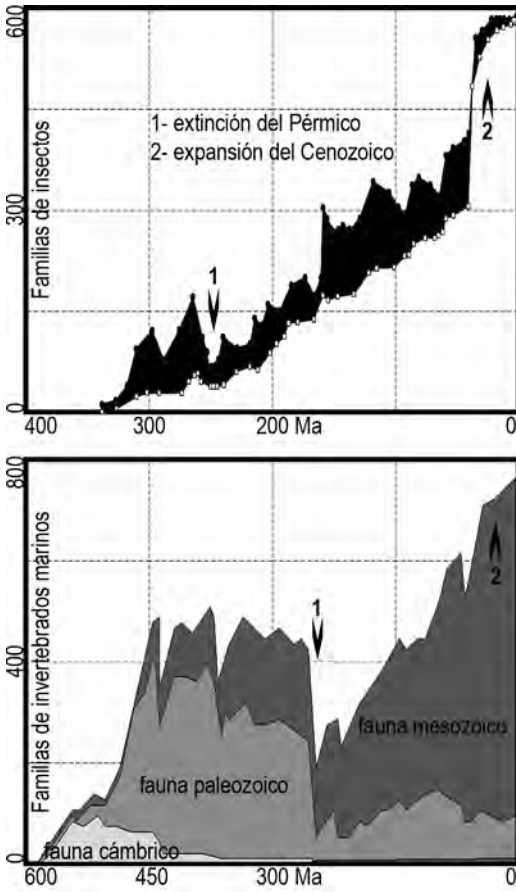
Los insectos herbívoros se alimentaban de un recurso fácil de obtener, pero de poco valor nutritivo (las plantas poseen menos del 4% del peso en nitrógeno). Se introdujeron dos estrategias para este tipo de alimentación: consumir grandes cantidades o crecer lentamente. Algunos insectos adoptaron la simbiosis con microorganismos en su sistema digestivo lo que les permitió obtener nutrientes esenciales de las plantas consumidas. Además, los simbiosiontes entregan vitaminas, aminoácidos y lípidos que están ausentes en la dieta. Tal es el caso de las termitas, que mantienen bacterias fijadoras de nitrógeno en el sistema digestivo y como se alimentan solo de madera, requieren también de bacterias que digieren la celulosa. Esta doble simbiosis tiene cerca de 250 Ma de antigüedad.

Insectos en el Mesozoico

Durante el período Pérmico se originaron los escarabajos (el orden Coleoptera). En la actualidad, el grupo incluye al menos unas 370 mil especies, lo que corresponde al 40% de las especies de insectos y el 30% de los animales. Se dice que John Haldane (1892-1964), fundador de la genética de poblaciones, dijo que evidentemente Dios tenía "una desmedida afición a los coleópteros".

Los coleópteros del Pérmico consumían materia en descomposición y hongos, pero en el Triásico incluyeron en su dieta a las plantas dominantes, tanto coníferas como cícadáceas. Más tarde, entre el Jurásico y Cretácico, agregaron a las plantas con flor. Si las plantas generaban sustancias repelentes, la fisiología de los coleópteros tomaba contramedidas o simplemente consumían partes no protegidas de las mismas plantas. De esta forma, se diversificaron hasta tener una variedad asombrosa. Se han encontrado restos de excremento de dinosaurios herbívoros con pruebas de actividad de los coleópteros.

Entre el Terciario y Cuaternario, un importante grupo de escarabajos, los estercoleros o peloteros, se desarrollaron en relación a los ecosistemas de pastizales procesando la materia fecal de los grandes pastadores. Esto ocurre aún en África, donde son cruciales para los procesos de renovación en el ecosistema. Fueron también un elemento fundamental en América del Sur y la Antártida cuando existían los grandes componentes de la megafauna. Aún hoy pueden verse en las capas del Eoceno de Chubut estratos de casi medio metro compuestos exclusivamente por



7.5. El gráfico muestra una comparación entre la cantidad de familias de invertebrados marinos (abajo) comparado con los insectos (arriba). Téngase presente el cambio de escala en el tiempo. En insectos se muestra una zona con extremos entre diferentes estimaciones. Durante el Paleozoico existieron muchas fluctuaciones entre los invertebrados marinos. En el Mesozoico se incrementó la cantidad de familias en ambos grupos. Al final del Pérmico tuvo lugar la mayor extinción de insectos conocida. De 27 órdenes que existían, ocho se extinguieron de inmediato, tres duraron unos millones de años más, cuatro sufrieron grandes pérdidas pero se recuperaron y doce pasaron el momento sin mayores cambios. El incremento abrupto del número de insectos en el Cenozoico se relaciona a un mejor registro por la invaluable conservación de insectos en ámbar (principalmente en el Mar Báltico), lo que aumentó el número de familias conocidas.

los nidos circulares de aquellos escarabajos peloteros que procesaban la materia fecal de mamíferos de más de diez toneladas.

Durante el Mesozoico se formaron los más importantes órdenes de insectos modernos. En general, se considera que hay unos 29 órdenes de insectos, aunque su número y modo de agrupación puede modificarse de acuerdo a los aportes de la genética y los métodos cládicos. De hecho, los mismos fueron aplicados primero a la entomología, ya que su fundador, el alemán Willi Hennig era entomólogo.

Mencionaremos sólo dos órdenes adicionales a los ya indicados: el de los lepidópteros y el de los himenópteros. El orden Lepidóptera agrupa a las mariposas. Sus fósiles son escasos debido a la fragilidad y forma de vida característicos de estos insectos. El fósil más antiguo tiene 190 Ma (*Archaeolepispis*).

Las hormigas y abejas se agrupan en el orden Hymenóptera. Las hormigas tienen una antigüedad cercana a 150 Ma y su surgimiento puede no estar ligado a las angiospermas directamente, debido a que no están especialmente adaptadas al consumo de las flores, aunque sí al resto de la planta. En cambio las abejas parecen ser un producto de coevolución con las flores.

Las abejas, las más populares entre los insectos, desarrollaron uno de los métodos de comunicación más interesantes del reino animal, descrito por Karl von Frisch (1886-1982). Cuando vuelven al panal indican a sus compañeras mediante una danza la dirección y distancia hasta la fuente de alimento. Cuando la fuente está cerca (menos de 100 m) simplemente desarrollan una danza circular. Si la fuente se encuentra más lejos, ejecutan una danza en forma de "8". La dirección de la danza indica la dirección de la fuente respecto del sol y la longitud del contoneo indica la distancia.

Los insectos sufrieron en forma considerable la extinción del Pérmico, probablemente debido al efecto que tuvo esta extinción en las plantas de las cuales se alimentaban (Fig. 7.5). Sin embargo, su tasa de reproducción es alta y sus períodos de vida cortos (lo que significa que pueden llegar a velocidades de evolución altas al ser comparadas con el tiempo transcurrido). Esta podría ser la causa de que hayan podido reponerse con éxito de las extinciones en masa que afectaron a los otros grupos de animales y plantas al final del Cretácico. Durante el Cretácico se produjo otra transformación mayúscula cuando surgieron las plantas con flor (conocidas como angiospermas). Esto funcionó como un disparador en la variabilidad de insectos, en especial las abejas, mariposas y hormigas.

La extinción en masa del Cretácico (65 Ma) afectó a los insectos en dos formas. Dado que los restos de insectos en sí son escasos, los investigadores debieron basar el estudio en la cantidad y tipo de hojas dañadas por los insectos antes y después de la extinción. Se

Las arañas y sus telas (origen y diversidad)

Origen y evolución de las arañas

Los quelicerados –entre los que se cuentan las arañas– son el segundo grupo de artrópodos más importantes. Las bases de su evolución, al igual que las de los otros artrópodos, se encuentran en las capas marinas canadienses del mar de Burgess Shale. Su pariente más próximo es *Sanctacaris* (capítulo 6).

Muy pocos fósiles de arañas están disponibles para observar la evolución del grupo en el Paleozoico y Mesozoico. La estructura de las arañas no se fosiliza con facilidad, excepto en el ámbar. Los importantes yacimientos de ámbar del Cenozoico proveen de mucha más información (unas 300 especies de hace 40 Ma). Sin embargo, al ser un período cercano para la evolución de las arañas, la estructura de las arañas preservadas es casi idéntica a las actuales, lo que aporta poco sobre la evolución temprana.

Hace más de 300 Ma, la radiación evolutiva de las arañas experimentó cambios en la estructura de la cutícula externa que permitieron evitar la desecación al aire. También cambió la topología de las branquias, formando estructuras comparables a pulmones mediante pliegues de cutícula (en forma de libro) lo que facilitaba la circulación de aire en

lugar de agua. La longitud de las patas se extendió y facilitó el movimiento en la tierra. Más tarde, los quelíceros se especializaron favoreciendo la alimentación mediante la caza.

El grupo temprano de arañas mejor conocido es el de las *Trigonotarbida* (un orden extinto). Existen fósiles entre el Silúrico y el Pérmico. La estructura general del cuerpo es semejante a la de una araña moderna (Fig. 7.6). Sin embargo, existen dudas sobre si disponían de glándulas para la producción de seda, el fundamento del éxito de las arañas modernas. Recientemente se ha comprobado la existencia de microtubos en las patas traseras similares a los de las actuales, lo que hace suponer que podían producir cierto tipo de seda.

Las arañas son carnívoras y comen lo que cazan. Su herramienta de caza son los quelíceros y existen diferencias funcionales entre las primeras arañas y las modernas. En las arañas del Paleozoico los quelíceros se accionaban desde arriba hacia abajo. Pero en un grupo del Mesozoico aparece una articulación que permite un tipo de movimiento de pinzas de los quelíceros.

Esta diferencia permitió suponer cómo cazaban las arañas del Paleozoico. El movimiento desde arriba hacia abajo implica que la presa debía estar colocada sobre un sustrato duro (la tierra o un tronco) para poder clavar efectivamente los extremos de los quelíceros. En cambio, el movimiento de pinza se independiza del sustrato y puede aplicarse sobre un soporte blando como una tela. Las arañas del Paleozoico probablemente cazaban al acecho en el terreno y no mediante telas (Fig. 7.7).

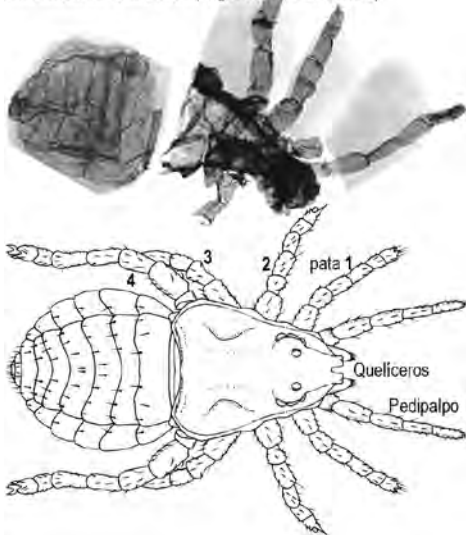
Las arañas también han desarrollado un veneno (que pueden dosificar) y que utilizan para matar a las víctimas. Además, inyectan enzimas que licúan los tejidos internos y les permite absorberlos dejando el exoesqueleto vacío de la víctima.

A diferencia de los insectos que poseen tres divisiones en el cuerpo, las arañas tienen dos. Han unido la cabeza y el tórax (llamado prosoma) y conservan el abdomen. En el prosoma se ubican el sistema motor (8 patas), el sensorial y nervioso y la parte inicial del sistema digestivo, incluyendo los quelíceros y pedipalpos. En el abdomen se ubican los sistemas digestivo y excretor, el reproductor, el respiratorio y la producción de seda.

A diferencia de los insectos, las arañas man-

7.6. Entre las primeras arañas se encuentran las trigonotárbidas.

Gelaciotarbus bonamioae (Trigonotarbi, Carbonífero)



tienen un sistema de crecimiento mediante metamorfosis incompleta, con mudas sucesivas hasta alcanzar la madurez sexual, donde se produce la diferenciación entre los dos sexos.

La seda y las telas

Las arañas producen las hebras de seda mediante glándulas que poseen en la base del abdomen. El material básico es la queratina (la misma proteína del pelo y plumas) y es exudada por las glándulas en un estado viscoso, en el que las moléculas salen organizadas en líneas paralelas. Esto le confiere las particulares propiedades de las hebras de araña. Como las hebras pierden elasticidad con el tiempo, deben reemplazarla. Ciertas arañas pueden consumir la tela vieja para procesar una nueva y no desperdiciar materiales.

Construyen el tejido usando estas hebras en varias formas geométricas. Originalmente, cuando comenzaron a construir telas esto representaba una forma económica de cazar (preparaban la trampa y se apartaban a esperar), pero también era una solución costosa en cuanto a proteínas necesarias para hacerlas. A la luz del éxito evolutivo es claro que las ventajas fueron superiores a los costos.

Se especula que las arañas utilizaron inicialmente la seda para envolver los huevos y el esperma. Con la aparición de seda de mayor calidad se pudo utilizar como revestimiento del refugio y el tendido de líneas que les permitían moverse en las vecindades. Las arañas podían así descubrir la posición de una presa mediante la detección de movimiento sobre la hebra.

Se cree que el tendido de telas que permitían atrapar insectos se produjo en el Jurásico, ya que se conocen especies del Cretácico similares a las arañas tejedoras actuales.

Los insectos se pegan a la seda y las arañas detectan el movimiento. Sin embargo, algunos insectos desarrollaron métodos que les permiten sortear esta trampa, como las mariposas, en las que las escamas de las alas se desprenden y les permiten escapar.

Las telas representaron un alimento interesante para las bacterias y hongos, pero las arañas contraatacaron protegiendo su trabajo mediante fungicidas y bactericidas que inyectaban junto con lípidos bañando las hebras. Los lípidos son útiles para proteger a las hebras contra la desecación y la posterior rotura. Hoy día algunas culturas utilizan

telas de araña para vendar heridas, justamente porque estas poseen estos materiales agregados.

En el año 2006 se publicó el hallazgo de un ámbar fósil del Cretácico inferior (110 Ma) con restos de tela (26 hebras interconectadas) junto con gotas de pegamento y varios insectos atrapados en ella (un ácaro, una pata de avispa y un escarabajo). Es el caso más antiguo conocido y se obtuvo en Teruel, España. Mientras se endurecía, el ámbar transformó la posición de la tela para formar un bucle, lo que demuestra la elasticidad de aquel material. Esta elasticidad característica permite absorber el impacto de las presas que chocan con la tela durante el vuelo. Los insectos de Teruel están vacíos y rellenos de ámbar, lo que sugiere que la araña succionó los órganos internos después de inyectar el veneno. La estructura de la tela original era circular, formada mediante hilos radiales y otros en espiral. Este descubrimiento hace suponer que las arañas deben haberse especializado en la captura de insectos voladores desde muy temprano.

El análisis de varias proteínas de la seda en dife-

7.7. Los quelíceros de las primeras arañas se accionaban en forma vertical, los de las arañas modernas mediante una acción de tijera.



rentes grupos de arañas modernas, determinó que todas descienden de un ancestro común. Su estudio es importante para la industria porque muestra una asombrosa combinación de flexibilidad, resistencia y fuerza. De hecho, mientras la tecnología obtuvo con mucho esfuerzo materiales como el kevlar y el nomex, cuya dureza es notoria pero su fabricación muy compleja, las arañas fabrican con facilidad, a temperatura ambiente y con base acuosa, un biopolímero de notables propiedades.

Su notable estructura se debe a “elásticos moleculares”, donde cristales del aminoácido ala-

nina se hallan inmersos en una matriz de glicina formando fibras minúsculas. A la vez, las fibras se hallan inmersas en una matriz proteínica. Toda la sustancia se fabrica en forma líquida que, con el cambio de acidez del medio se va espesando y las proteínas se agrupan. La tela de araña puede atrapar insectos por su gran fuerza (es varias veces más fuerte que el acero en proporción equivalente), una capacidad de extensión del 30 % y su resistencia a la rotura.

Luego de utilizada, la seda de araña es biodegradable y hasta comestible para ella.

concluyó que una primera ola de exterminio debe haber ocurrido por variación de las condiciones ambientales. Pero una segunda ola debe haber sido producida por la desaparición de sus plantas favoritas. Cerca del 70% de los insectos herbívoros se habían especializado en uno o pocos tipos de plantas. Una coevolución tan estrecha debió afectar seriamente a los insectos ante la extinción de las plantas hospedadoras. Sin embargo, la baja variación en la diversidad total, refleja su rápido potencial de recuperación.

2. La evolución en acción

Al analizar la evolución de los insectos, su acción se demuestra en el desarrollo de las alas y del vuelo, que junto a la metamorfosis, fueron claves para el triunfo de este grupo de artrópodos. En un Anexo por separado se estudian dos aspectos relacionados con las hormigas, la evolución de la sociabilidad y la coevolución con las plantas.

2.1. El origen de las alas y el vuelo La magia de la cutícula

Gracias a la notable estructura de la cutícula, los artrópodos en general pudieron abandonar la vida en el agua y entre los insectos, algunos desarrollaron una alta capacidad de vuelo. La cutícula recubre todo el cuerpo, tiene cierta flexibilidad, es ligera y posee cierta capacidad de regeneración. Pero la propiedad que permitió a los artrópodos abandonar el agua es la impermeabilidad, fundamental tanto para evitar la pérdida de líquidos internos como para el ingreso de agua del exterior. La cutícula es abundante en hidrocarburos, que son repelentes al agua.

El material básico que compone la cutícula es la quitina y es producido por la capa superficial de células de la epidermis. La estructura física de la quitina consiste

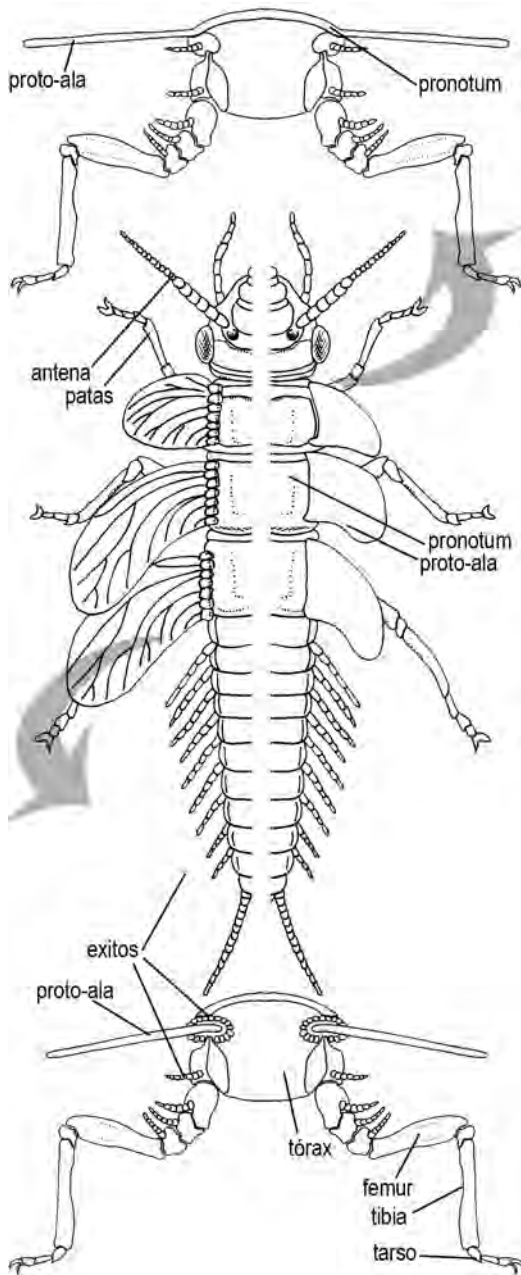
en moléculas entrelazadas formando microfibras, que rotan y se entrelazan, generando capas muy resistentes a la tracción.

Además, la cutícula tiene una capa de cera formada por lípidos. La cera ayuda a impedir la pérdida de agua o el ingreso durante las lluvias; además con diversos colores permite el camuflaje o mimetismo; tienen cierto efecto termorregulador y permiten reflejar los rayos ultravioleta. Estas características se adecúan al régimen de vida de los artrópodos.

La superficie del ala está formada por dos capas de cutícula (espalda-contra-espalda), cada una de unos 0,2 mm de espesor. Pero este espesor no es constante ya que se observan zonas donde es muy gruesa y otras donde es sutil. Moléculas de resilina le otorgan elasticidad y flexibilidad en las articulaciones. La resilina permite saltar a las pulgas y silbar a las chicharras. Esta proteína es producida por un gen que ha sido aislado y transplantado a bacterias que producen resilina en laboratorio para su uso industrial.

La adquisición del vuelo dio a los insectos muchas e interesantes ventajas. El vuelo facilita la dispersión y permite encontrar zonas con mejor hábitat o alimento; así como escapar de los predadores. Las alas funcionan como aislante, protección (camuflaje), pero también son un medio de comunicación y separación de las especies, tomando en cuenta su coloración. Las alas pueden también indicar toxicidad o sexo y en algunos casos favorecen cierta termorregulación. El vuelo requiere una alta tasa de metabolismo que se logra a temperaturas elevadas (cerca de 40° C). La superficie del ala puede servir para captar calor del sol antes del vuelo y para disiparlo en el aire luego.

Simultáneamente con el avance de las capacidades de vuelo se fue desarrollando un complejo sistema nervioso y sensorial, pre-requisito imprescindible para dominar un ambiente tridimensional.



7.8. Arriba, la hipótesis que interpreta a las alas como una extensión del tórax. Debajo, la que corresponde a las alas como modificaciones de los "exitos" o segmentos articulados de las patas. El segundo caso explica mejor la aparición de las alas articuladas.

Los insectos más inteligentes (es decir, los que aprenden más rápido), poseen una mejor visión y olfato, son normalmente predadores o polinizadores y resultan ser también quienes tienen un vuelo muy desarrollado.

Entre los vertebrados, los murciélagos y pterosaurios ha formado sus alas con pliegues de piel. Sin embargo, en las aves y ancestros dinosaurios se estructuran mediante el alargamiento y especialización de plumas. Originalmente las plumas habrían tenido una función aislante, lo que constituyó una novedad evolutiva.

El estudio de la transición entre dinosaurios terópodos no avianos y las aves ha demostrado que muchos de los caracteres que tradicionalmente eran incluidos como propios de las aves, los huesos huecos, "el huesito de la suerte" (o fúrcula), las plumas y el pigostilo, se encontraban ya desde hacía tiempo entre varios dinosaurios carnívoros. Los últimos cinco años de investigaciones han demostrado también que el vuelo ya había surgido en dinosaurios deinonicosaurios que no eran aves, como el pequeño *Microaptor* con alas en brazos y piernas, y permitían dar largos saltos planeados a los buiterraptores sudamericanos y a algunos oviraptores.

En muchos vertebrados voladores (murciélagos, pterosaurios y aves) las alas son modificaciones de los brazos, mientras que en algunos parientes fósiles de los lagartos, se originan como estiramientos de las vértebras o las costillas. Sin embargo, en los insectos las alas son estructuras completamente nuevas. Como se puede observar, en la naturaleza se encuentran diferentes alternativas exitosas de animales voladores, con ciertas variantes entre ellos.

Origen de las alas

Existen dos hipótesis que permiten explicar el origen de las alas en los insectos (Fig. 7.8). Una hipótesis sugiere que el ala se originó a partir de extensiones del techo del tórax (son lóbulos paranotales). La otra supone que habrían surgido a partir de espinas (los exitos) en las patas o agallas (las branquias). Lo importante allí es el concepto de que las partes involucradas son homólogas, variaciones de una estructura existente en el ancestro común, tal como lo reconociera Etienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844) y que mejoraran luego Richard Owen (1804-1892) y Miguel Fernández (1883-1950).

Según la primera hipótesis, los primeros insectos comenzaron a utilizar las extensiones de la superficie superior del cuerpo como medio para planear entre las plantas o como mecanismo de termorregulación. Sin embargo, esto choca con una objeción seria. Esta estructura, que inicialmente era fija, más tarde debió adquirir una articulación que les permitiera moverlas,

lo que requiere una nueva y más compleja hipótesis para explicar el nacimiento de una articulación desde la nada.

Es mucho más simple pensar que el ala surge desde un apéndice que ya posee movilidad (con articulación y músculos) y que adoptó luego una forma aerodinámica compatible con el vuelo (tal el caso de los éxitos de las patas). Además, las alas poseen receptores químicos y mecánicos que también se encuentran en las patas, pero no en el techo del tórax.

Buceando en la historia del origen de las alas de los insectos, surge una hipótesis aún más antigua y hasta hace poco bastante desacreditada, originada entre los naturfilósofos alemanes como Lorenz Oken (1779-1851) y Goethe de quien ya hemos hablado respecto al origen de las flores. Oken propuso en 1811 que las alas habrían surgido a partir de las branquias de los crustáceos y las larvas de insectos acuáticos (náyades o ninfas acuáticas). Más de medio siglo después, Darwin dio respaldo a esta propuesta en la última edición de "El Origen". Pero a principios del siglo xx, nuevas propuestas de amplia aceptación como la de las alas como extensión del tórax (paranotal) (Fig. 7.8) llevaron al olvido a la antigua propuesta de Oken.

A poco de que la hipótesis de las alas a partir de patas cobrara fuerza en los años 1990, reapareció la propuesta de Oken bajo una nueva mirada que buscaba el origen genético de las alas. Para comprender los miembros de los insectos, debemos mirar un poco más a la distancia, en los miembros de los gusanos. En efecto, los anélidos oligoquetos (lombrices) y poliquetos (gusanos marinos) poseen quetas o cerdas sostenidas por apéndices carnosos con un componente dorsal y uno ventral. Asimismo, en los artrópodos, las patas no son tan simples, sino que existe desde el embrión un componente dorsal y uno ventral por cada segmento del tórax, en especial en los acuáticos. Mientras que el ventral da origen a las verdaderas patas, el dorsal produce branquias.

Si seguimos el desarrollo para cada uno de los tres segmentos, observaremos que en el primer segmento, el brote ventral se transforma en una pata y el dorsal está inhibido. En el segundo segmento, el brote ventral da también una pata mientras que el dorsal da un ala bien desarrollada. En el tercer segmento torácico, el brote ventral nuevamente da una pata mientras que el dorsal puede dar alas grandes como en las libélulas o alas diminutas (balancines) como en las moscas.

El estudio de los genes homeóticos (Hox) que regulaban este desarrollo, permitió descubrir que eliminando el gen inhibidor para los balancines (en el segundo segmento) crecía un ala normal. A la vez, había un gen

que impedía en los crustáceos la formación de branquias bajo las patas. Al eliminarlo en los insectos voladores, les crecían alas en el abdomen, lo que muestra claramente que para los genes, excepto por la forma y algunos detalles más, alas o branquias son, básicamente, la misma cosa.

Así se llegó a comprender que las alas son, en realidad, transformaciones de la parte dorsal de las patas, es decir, las branquias.

Los insectos despliegan sus alas como estructuras que se sostienen mediante venas o nervaduras. Ellas trabajan como radios y dan rigidez al plano del ala. En el interior de las venas corre una tráquea con un nervio sensorial, todo inmerso en sangre (como lo está el interior completo del insecto, por otro lado). Cuando el insecto adulto muda en forma definitiva, las alas requieren de la presión sanguínea para desplegarse hasta convertirse en un plano. Las alas se estiran y se secan antes de poder volar.

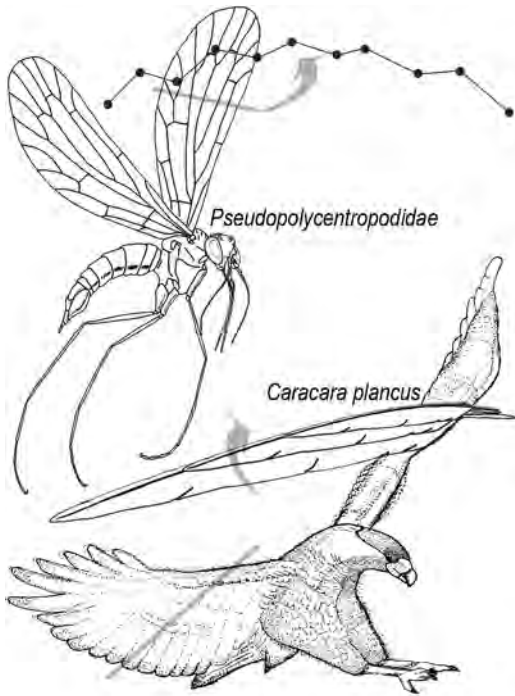
La cutícula del ala es la misma que cubre a todo el insecto, es una superficie continua. Incluso la cutícula se continúa en la superficie interior de órganos como el intestino y el sistema traqueal. Entre ambas capas de cutícula del ala no hay sangre. Por ser un tejido muerto, si se pierde el ala no puede renovarse, pero tampoco es mortal su rotura.

Si observamos el corte del ala de un insecto veremos una superficie irregular, dominada por las nervaduras y con la cutícula que las une (Fig. 7.9). En el ala de un ave, nos encontramos con una superficie más lisa y con cierta forma aerodinámica provista por las plumas. Lo que ocurre es que para el tamaño de un insecto la aerodinámica del ala carece de importancia. Se mueve en un medio muy denso e inmerso en turbulencias.

Desde una estructura básica de ala en los insectos, la selección natural impulsó las diversas variantes. Las alas pueden ser finas (moscas) o gruesas (escarabajos); cubiertas de escamas (mariposas) o de pelos (frigíneas, insectos de agua dulce). Otros, como los piojos y pulgas, al perder las alas pudieron adoptar el parasitismo como modo de vida. Algunas alas están presentes solo una etapa en la vida y luego se pierden.

El movimiento de las alas

El batido exitoso de las alas se desarrolló en relación al desarrollo de músculos compatibles con el vuelo. En el caso de los vertebrados los músculos que mueven las alas ya existían para mover las patas, así que se trató de ajustes sobre una maquinaria disponible. Pero los insectos muestran tres conjuntos de músculos, no todos presentes en los distintos grupos de insectos. El primero es el músculo indirecto transversal que une la parte infe-



7.9. Comparación de las alas de insectos y aves. Los insectos tienen un ala irregular formada por la cutícula que recubre a todo el animal y estructurada sobre las venas. Las aves en cambio, poseen plumas que se extienden hacia atrás del ala dándole un contorno aerodinámico. Las alas poseen numerosas irregularidades, que producen vórtices, turbulencias y otros disturbios en el flujo del aire. En los insectos, el corte transversal del ala muestra a las venas unidas por planos de cutícula. En los pterosaurios y murciélagos las irregularidades son producto de los huesos y pelos de la piel. En las aves, las plumas entregan una superficie mucho más homogénea.

rior con la superior del segmento del tórax. Cuando el músculo se contrae deforma el tórax cerrándolo, con lo que mueve las alas hacia arriba. Cuando deja de actuar, el tórax retoma su forma y el ala vuelve a su posición original (Fig. 7.10).

Otro músculo, el músculo indirecto longitudinal, corre desde adelante hacia atrás del segmento del tórax. Cierra las paredes laterales cuando se contrae y las alas bajan. Hacia arriba o hacia abajo, las alas se mueven por deformación de la caja torácica. En los vertebrados, en cambio, los músculos actúan directamente sobre los huesos del ala.

En algunas especies de insectos existen además

dos pares de músculos directos que actúan sobre el ala. Están unidos a cada lado del tórax y modifican el ángulo de ataque del ala. Unen la pared lateral de la caja torácica con la parte externa del ala. Trabajan en forma coordinada, uno se contrae y el otro se expande. Mientras uno modifica el ángulo de ataque de la parte delantera del ala, el otro lo hace en la parte trasera. La parte de adelante sube mientras la de atrás baja y viceversa. De esta forma el movimiento del ala es en forma de "8".

El control del aleteo en los insectos tiene mayores dificultades que en los vertebrados voladores. Primero el aleteo es más rápido; pero además tienen cuatro alas en lugar de dos y vuelan en un medio que relativamente es más denso debido a que son muy pequeños. Así que se requirieron desde muy temprano, métodos de control nervioso que garantizaran la viabilidad del vuelo.

Se produjeron dos variantes. El control nervioso sincrónico consiste en la secuencia "un impulso, un aleteo". Se aplica a los insectos con batido de alas lento; por ejemplo, en las mariposas que tienen 2 a 4 aleteos por segundo. Mientras que el control asincrónico ocurre cuando un impulso nervioso desencadena varios aleteos sucesivos. Esto permite a las moscas superar los 100 aleteos por segundo y llegar a 1000 en ciertos mosquitos, eludiendo el límite que impone el retardo de las uniones (sinapsis) entre células del sistema nervioso.

El vuelo de los insectos

El vuelo de los insectos es complejo. En la medida que el tamaño del animal se reduce, el aire se comporta más como un líquido que como un gas. Esto produce que las fuerzas de viscosidad sean mayores a las fuerzas de inercia. El cociente entre estas fuerzas se conoce como número de Reynolds.

Cuando este cociente se corresponde con un gas poco viscoso, el flujo de aire sobre el ala es laminar y sigue el contorno de la superficie. Esto ocurre en las alas de los aviones o las grandes aves. En cambio, cuando se corresponde con un medio altamente viscoso, el flujo de los gases en el entorno del ala es turbulento y caótico, como sucede en los insectos y las pequeñas aves. Se dice que "el insecto al volar lucha contra un aire pegajoso". En suma, el vuelo de los insectos se desarrolla en un medio complejo y se encuentra en una fase de poca comprensión debido a las dificultades de modelado matemático.

Un mosquito vuela a 30 km/h y una libélula a 100 km/h. Pero enfrentan la dificultad de batir dos pares de alas. Queda aún sin respuesta la pregunta ¿Por qué la selección natural favoreció el número inicial de cuatro alas en lugar de dos o seis? Existe evidencia de insectos

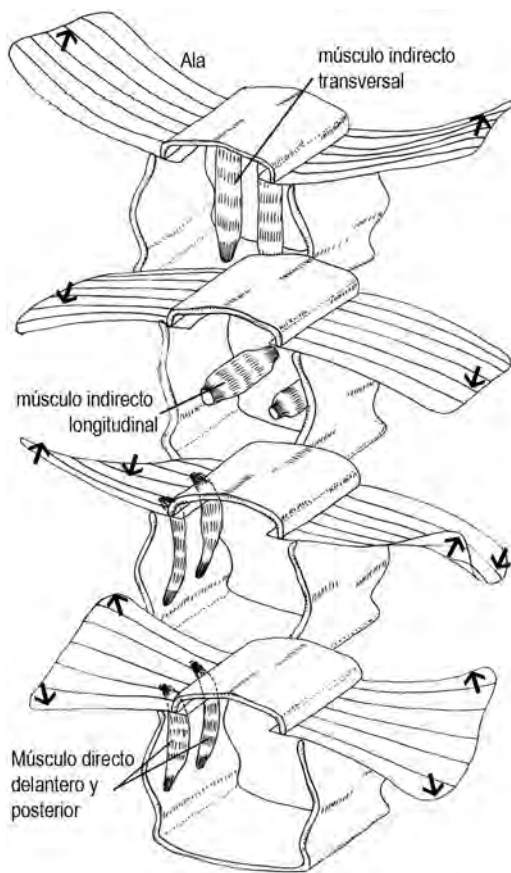
con seis alas en el Carbonífero (*Palaeodictyoptera*) y hoy día hay insectos con un solo par de alas.

Sabemos que las alas delanteras generan una turbulencia que afecta a las alas traseras. Una solución a este problema apareció en insectos con alas traseras o delanteras diminutas; por ejemplo, la langosta tiene alas delanteras pequeñas y las moscas han reducido las traseras. En el orden Diptera (moscas y mosquitos), el segundo par de alas se ha convertido en balancines que entregan información sobre el cambio de dirección. Se los llaman halterios y funcionan como un giróscopo que permite mantener el equilibrio durante el vuelo. Se ha verificado que la información que obtienen los ojos de los dípteros se envía al cerebro, luego a los halterios y estos controlan finalmente a las alas. De esta forma la información visual y la mecánica son combinadas para controlar los músculos de vuelo en las alas (Fig. 7.11; 7.12).

Otra solución se puede observar en las libélulas, que baten las alas en forma opuesta (mientras un par sube el otro baja) de forma que no se interfieren. Pero también están los insectos que unen ambas alas presentando una unidad más grande. Para unir las alas recurren a ganchos que poseen en las alas, similares a las bárbulas de las plumas en las aves. Las mariposas no tienen un enganche entre las alas que son casi iguales y como consecuencia vuelan lento. Esta limitación es aprovechada para mostrar los colores de ambas caras de las alas e identificar al congénere en la búsqueda del apareamiento.

El hecho de disponer de dos pares de alas generó diferentes soluciones para la coordinación entre ambos pares. Los vertebrados voladores desarrollaron un solo par de alas. Una excepción parece ser *Microraptor*, un pequeño dinosaurio que no se encuentra dentro del grupo de las aves, pero sí cercanamente emparentado. Poseía plumas grandes en los cuatro miembros. Según se cree podía usarlas de diferente forma. En una, los dos pares de alas estarían a la misma altura formando un gran plano para deslizarse en el aire. En la otra, se colocarían a distinta altura con las patas plegadas hacia abajo. Los miembros anteriores podrían servir para el aleteo y los posteriores podrían estar fijos para el planeo.

El vuelo en los insectos también puede ser una actividad temporal durante una etapa de la vida. Por ejemplo, para la dispersión en busca de pareja o espacio reproductivo. En relación a ello, algunos insectos lograron la capacidad de reabsorber los músculos de vuelo o perder las alas en época de reproducción, una vez que la funcionalidad del vuelo (dispersión y búsqueda de la pareja) se ha cumplido. Es conocido el caso de las hormigas que disponen de alas solo en un período de su vida reproductiva.

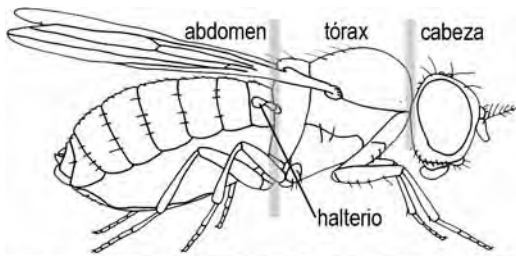


7.10. Los músculos de vuelo ubicados en el tórax de los insectos. Los superiores actúan en forma indirecta deformando la caja torácica y mueven al ala hacia arriba y hacia abajo. Mientras que los inferiores lo hacen directamente sobre el ala y varían el ángulo de ataque.

2.2. La termorregulación

Darwin describió la “posibilidad de un cambio de funciones durante la evolución de la estructura” de acuerdo a los cambios de forma de las partes durante la historia del individuo. Este concepto, esbozado por Darwin pero plenamente desarrollado por Haeckel en la Teoría Biogenética Fundamental, describe cambios en el individuo que recapitulan la historia evolutiva, a la vez que al desarrollarse la estructura cambia la función, pasando por un proceso de exaptación (cambio de uso de la misma estructura).

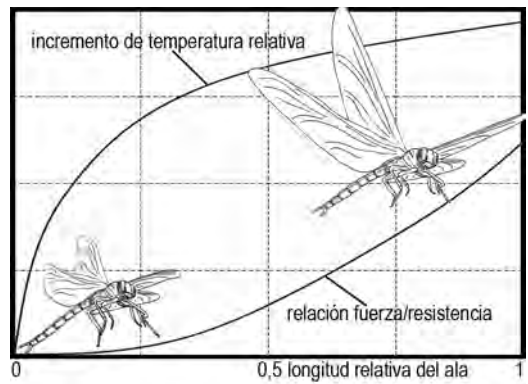
Este razonamiento justifica una importante falencia en el entendimiento de la teoría evolutiva: la ausencia de fósiles para todas las etapas. Es obvio que ningún



7.11. Los segmentos y alas del díptero *Drosophila melanogaster* (mosca de la fruta). En esta mosca, hay un solo par de alas que funcionan como tales, mientras que el segundo par, conservado como halterios, es usado a la manera de un giróscopo que le permite mantener el equilibrio durante el vuelo. Debajo, insectos preservados en la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales.

animal puede volar con el 10% de las alas, por ello resulta natural que el ala no pudo ser usada para el vuelo desde el inicio. Se debe pensar entonces en un cambio en la función a lo largo del desarrollo.

En la primera ave, *Archaeopteryx*, las alas probablemente no permitían el vuelo batido. Se ha sugerido que actuaban de estabilizadores de planeo o de atractores sexuales, pero el concepto de termorregulación parece ser el más apropiado. En las aves, las plumas forman una capa superficial que además de retener el calor es impermeable al agua. En el caso de los insectos la situación parece similar. Se ha verificado como el incremento de la longitud del ala beneficia inicialmente a la termorregulación y con una longitud mayor la termorregulación varía muy poco y comienza a beneficiar al vuelo (Fig. 7.12). Por otro lado, debe tenerse en cuenta también que muchos genes actúan en cadenas, por lo que el pasaje de no tener una estructura a tenerla plenamente desa-



7.12. Cuando la longitud de ala es pequeña (eje horizontal) el incremento de temperatura en el insecto se produce más deprisa que la fuerza de elevación. La relación se invierte con mayores longitudes del ala. Esto hace suponer que un ala pequeña tiene funciones más exitosas vista desde la regulación de la temperatura y un ala grande agrega la función de vuelo.

rollada puede implicar apenas una única modificación en el genoma.

Los insectos no pueden regular la temperatura interior, pero requieren una elevada temperatura interna (más de 40° C) para mantener el batido de las alas. Distintas estrategias optimizaron el manejo de esta limitación. Por ejemplo el precalentamiento antes de emprender el vuelo, comportamiento que también se observa en algunas aves pequeñas como el picaflores. En el otro extremo, cuando tienen exceso de temperatura pierden calor aumentando el flujo de la hemolinfa (el líquido que llena toda la cavidad del cuerpo y que transporta nutrientes y desechos) hacia el abdomen. En reposo la temperatura interna cae sustancialmente. Las libélulas ahorran energía y disminuyen el incremento de temperatura durante el vuelo gracias a sus grandes alas que les permiten aletear y planear en forma intermitente. Muchas aves utilizan también esta técnica como ahorro de energía y para ayudar al control térmico.

Aunque insectos y aves son parte de grupos de animales que se han diferenciado entre sí hace al menos 550 Ma, los problemas del vuelo y el control de la temperatura afectan a ambos y las técnicas para resolverlos en algunos casos han sido similares.

2.3. La metamorfosis

El sistema reproductor de los insectos adultos es bastante tradicional. Consiste en una par de ovarios o testículos (dependiendo del sexo) que están unidos a canales que llegan hasta la vagina o al pene. Durante

Insectos en ámbar

Cuando la rama o el tronco de un árbol se rompen exudan resina (la savia) que se acumula en hojas o pliegues en la corteza del árbol. Al menos dos hipótesis sugieren el origen de la resina. Una sostiene que en las plantas que desarrollaron la resina, ésta actuaba como medio de protección contra las infecciones o ataques de insectos herbívoros. La otra hipótesis plantea su utilidad en la atracción de insectos polinizadores o la protección contra la desecación.

Lo cierto es que si la resina se entierra en un ambiente libre de oxígeno (que prevenga la oxidación), puede formarse ámbar. La luz o el calor pueden ayudar a solidificar las gotas de resina. Con el tiempo se polimeriza y se vuelve químicamente inerte. Así se forma el ámbar (palabra derivada del árabe que se refiere a “lo que flota en el mar” y era arrastrado hasta las playas del Mar Báltico, el mayor reservorio de ámbar en el mundo).

El ámbar es un material orgánico endurecido, es amorfo (sin estructura cristalina, no es un mineral). El principal componente es la succinita (un hidrocarburo). En Guatemala, el ámbar se formó a partir de las exudaciones de leguminosas (por ejemplo, el algarrobo) del Mioceno; pero en Canadá se produjo a partir de coníferas del Cretácico. El color del ámbar depende de la planta y del medio ambiente que contaminaba la resina antes de endurecerse (Fig. 7.13).

Los insectos que se reproducen en la selva quedan atrapados y los vapores de la resina sustituyen al agua y matan las bacterias que desnaturalizarían

a los insectos. Actualmente se pueden recuperar de estos insectos, mitocondrias y ADN. La desecación en el momento de la formación de la gota de ámbar es la base para la conservación del ADN. El reconocimiento de la secuencia del ADN permite hacer un estudio filogenético de las especies encerradas. Existe material de estudio abundante desde el Cretácico en adelante.

En aquel tiempo, los insectos se diversificaban con rapidez en relación a su asociación con las plantas con flor. Muchos registros fósiles de plantas con flor corresponden a restos en ámbar que, en muchos casos, permitieron la obtención de ADN de restos de hojas de 20 Ma de antigüedad. Luego de multiplicarlo y secuenciarlo pudo ser comparado con plantas actuales y finalmente colocado en un árbol evolutivo.

Sin embargo, los estudios basados en el ADN de muestras fósiles se encuentran cuestionados debido a la posibilidad de que las muestras estén contaminadas por material moderno en el momento de la extracción del fósil. Otra fuente de conflicto es la contaminación durante el proceso de amplificación del ADN fósil en laboratorio. La técnica de estudio se encuentra aún en desarrollo.

Pero no solo insectos se conservan en ámbar. Partes de plantas como *Archaeofructus* (las primeras plantas angiospermas), gotas de agua, sangre o aire. Las gotas de aire han servido para conocer el nivel de oxígeno en la paleoatmósfera. También se han encontrado pequeños anfibios y pelos, dientes o plumas.

7.14. El dibujo muestra el interior de un fragmento de 3 cm de diámetro, donde se encuentran muestras de 62 insectos (5 órdenes) entre mosquitos, hormigas, escarabajos y avispa.



el acoplamiento, el pene se introduce en la vagina y el esperma se almacena en una bolsa para ser usado en la fecundación de los huevos.

Si bien el sistema reproductor es clásico, se produjo una innovación importante durante el desarrollo del embrión desde la etapa de huevo a la de adulto. Con un sistema reproductivo muy antiguo y uniforme para el reino animal, la evolución seleccionó variantes en el desarrollo del embrión en el huevo y trabajó sobre el comportamiento de los padres.

Los primeros insectos tenían tres etapas de crecimiento. El proceso se conoce como metamorfosis incompleta (Fig. 7.14). Luego del huevo, en la fase de ninfa se presentan varias mudas sucesivas de crecimiento hasta que se llega a la etapa de adulto.

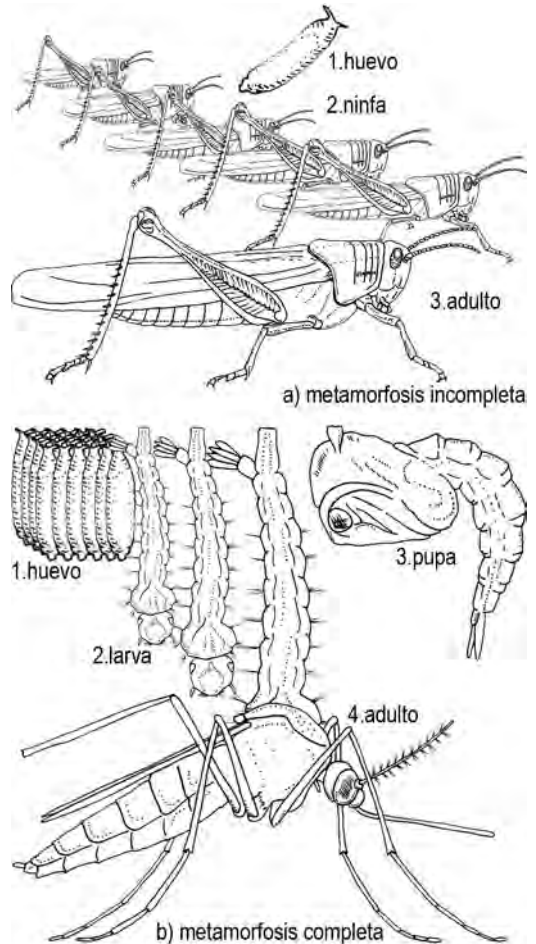
La metamorfosis completa ocurre en el 85% de las especies de insectos y es considerada una innovación sustancial para el éxito del grupo, junto con el vuelo. Esto es así porque permite un control efectivo del desarrollo. Es posible que un mecanismo análogo se haya dado en la hibernación de los mamíferos que permite sortear el invierno. Por metamorfosis se entiende un cambio dramático entre una etapa de desarrollo hacia el nivel de adulto. Se encuentra, además de los insectos, en varios invertebrados y en algunos anfibios.

Cuando aparece la metamorfosis completa se pasa a una secuencia de desarrollo de cuatro etapas: huevo, larva, pupa y adulto. La innovación del estado de pupa corresponde a un cuerpo blando y sésil. Este estado permitió incorporar más tiempo, posibilitando una transformación más radical que lo capacitara para al emerger consumir alimentos diferentes y aprovechar micro-hábitats imposibles para ser usados por los adultos. Durante el estado de larva, se especializa en comer y crecer, como pupa, afronta la transformación y finalmente, el adulto se ocupa de la dispersión y la reproducción de la especie.

¿Cómo surgió esta innovación? Los insectos ancestrales podrían haber puesto los huevos en lugares ocultos para protegerlos. La selección natural pudo favorecer la permanencia en la etapa embrionaria por mayor tiempo si existían ventajas tal como ocurrió en la aparición de la semilla para las plantas. Por ejemplo, si la forma de obtener nutrientes eran distintas a las del adulto, podían aprovechar alimentos no disponibles para los mayores. También habría sido favorable que sirviera para ocultarse y extender la supervivencia. Así se podría lograr el paso desde la metamorfosis incompleta a la completa.

Muchas de las ventajas que proporciona el vuelo también fueron potenciadas por la metamorfosis. Por ejemplo, la posibilidad de escapar a la acción de depredadores en la fase inicial del desarrollo y eludir los caprichos del medioambiente representados por las estaciones del año.

Algunas especies (insectos, aves y mamíferos) pudieron eludir las estaciones del año recurriendo a movimientos migratorios, mientras que otras poseían la capacidad de hibernar o metamorfosearse en su ciclo de desarrollo.



7.14. Arriba, la metamorfosis incompleta y debajo la metamorfosis completa. En la metamorfosis incompleta la fase de ninfa ocurre mediante varias mudas. En la metamorfosis completa existe una fase de pupa que mantiene al insecto en un estado diferente al adulto.

Anexo: La evolución en acción

La evolución de la vida social. Las hormigas

Las hormigas son un grupo de insectos de reciente evolución. Junto con otros varios grupos de insectos y las aves, su aparición se produjo casi simultáneamente con las plantas con flor.

Hormigas y plantas con flor probablemente no tienen un origen relacionado, pero en ciertos aspectos han coevolucionado (ver capítulo 5).

El insecto cuyas características hacen suponer que es un pariente cercano del ancestro de las hormigas es *Sphecomyrma freyi* (Fig. 7.15). Su estructura parece intermedia entre hormiga y avispa. Con la información obtenida de insectos en ámbar del norte de América y nuevos hallazgos indirectos del Brasil (no hay fósiles de hormigas del hemisferio sur en Gondwana), se ha concluido que el origen de las hormigas puede remontarse a más de 130 Ma, quizás 170 Ma.

La evolución de la sociabilidad

La importancia de las hormigas no solo está ligada a su relación con las plantas, sino al origen de la sociabilidad en los animales. En el conjunto de los himenópteros (abejas y hormigas) la sociabilidad es poco frecuente.

De las 200.000 especies sólo 16.000 son altamente sociales. Sin embargo, las casi 10.000 especies de hormigas forman sociedades. Está claro que esta concentración no puede ser producto del azar, sino de la existencia de atributos que han vuelto a las hormigas "predispuestas" para la sociabilidad.

Algunos atributos favorables a la vida en sociedad y que se pueden considerar iniciadores de la sociabilidad en las hormigas son: la construcción elaborada de nidos, lo que facilita la vida social; el uso de feromonas para comunicarse con los semejantes; el comportamiento cooperativo en las hembras y la posesión de un aguijón como herramienta natural. Sin embargo, el argumento que parece ser el más acertado para explicar el origen de la sociabilidad es su particular genética de reproducción.

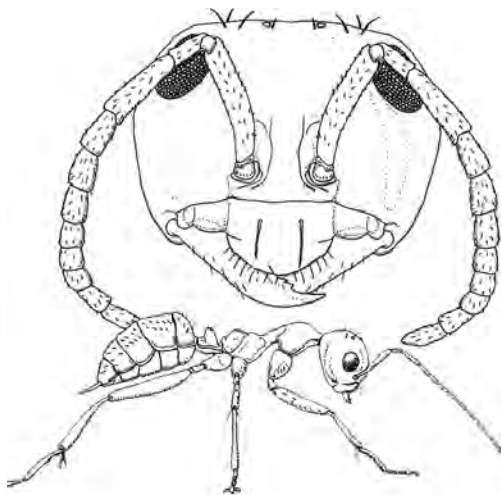
Pero no fueron las hormigas los primeros insectos que formaron colonias. La vida en sociedad apareció al menos 13 veces en forma independiente entre los insectos. Se estima que la primera oportunidad ocurrió en un grupo de cucarachas que consumían madera viva gracias a la asistencia de microorganismos que digerían la celulosa o lignina. Estas cucarachas pasaron a tener una vida social, dando lugar a las actuales termitas hace unos 250 Ma.

En los vertebrados la sociabilidad se generó en muchos grupos de animales, pero los máximos niveles se han logrado en algunos mamíferos y en muchas aves. Sobre la vida social de las aves y las inferencias que nos permiten para el resto de los vertebrados, nos referiremos en el anexo al capítulo 13.

Etapas evolutivas de la cooperación

Los mecanismos de cooperación han aparecido en la Historia Natural, al menos en cuatro oportunidades. La primera fue la cooperación entre orgánulos que conformarían la célula. En el capítulo 4 se estudió como las células con núcleo (eucariotas) requirieron en su formación la incorporación de una comunidad de seres más sencillos (procariotas). Las mitocondrias y cloroplastos son orgánulos que viven en simbiosis con nosotros, una historia que se inició hace unos 2.000 Ma.

La segunda oportunidad corresponde a la cooperación entre células, en general emparentadas entre sí,



7.15. *Sphecomyrma freyi* es una hormiga basal.

El fósil, de 90 Ma, tiene el aspecto de un híbrido entre avispa y hormiga, lo que muestra claramente sus relaciones de parentesco. Se estima que el linaje de las hormigas se habría originado entre 130 y 170 Ma.

para formar los organismos pluricelulares hace unos 1.000 Ma. Surgieron entonces los pluricelulares, incluyendo vegetales, animales y hongos.

La sociabilidad corresponde a un tercer tipo de organización social y se desarrolló en forma independiente en varios grupos de animales (insectos, mamíferos y aves).

Finalmente, el cuarto caso se dio en los humanos y la cooperación cultural generada en sus supersociedades. Aunque la evolución de los seres humanos ha seguido en su origen la más pura selección natural y cada apéndice y órgano ha estado sujeto a sus designios, el nivel de supersociedad cultural que se observa en humanos no sigue las reglas darwinianas de evolución. Más bien podría decirse que, al acumularse la herencia cultural generación tras generación (excepto, claro, cuando un ejército invasor o un gobierno opositor quema las bibliotecas o manifestaciones culturales de la cultura local), seguiría un patrón lamarckiano.

Las hormigas también forman supersociedades, pero no son culturales. El caso más conocido es la hormiga argentina (*Iridomyrmex humilis*) que, siendo casi intrascendente en su país de origen, ha sido introducida en forma accidental a inicios del siglo XX al sur de Francia. Hoy ocupa una extensa área que involucra la costa del Mediterráneo desde Italia hasta España, en una sola colonia de innumerables hormigueros unida mediante pistas que permiten el intercambio de reinas, obreras, alimentos, etc. Viven sin agresividad entre ellas, pero eliminando a las hormigas autóctonas y rompiendo el equilibrio local.

El nivel más avanzado de sociabilidad se denomina "eusocial" y ocurre cuando se cumplen las siguientes condiciones: la división de las funciones en la comunidad se vuelve extrema, se da la superposición de varias generaciones en forma continua y los jóvenes son criados en forma cooperativa.

En los casos de eusociabilidad, aunque la muerte de un individuo deje una tarea inconclusa, la misma será terminada por otro. Para que esta característica pueda aparecer en la evolución deben darse dos requisitos: la vida en una colonia y una vecindad genética tan próxima que vuelva al hermano más importante que los hijos.

La vida social de las hormigas

Las hormigas desarrollaron una forma de vida en colonias, con una variedad y complejidad que sorprende a medida que se las estudia en mayor detalle.

El ciclo de vida de una colonia de hormigas se realiza en torno al nido a la colonia. La hormiga reina es una hembra fértil de mayor tamaño que las obreras y con los ovarios hiperdesarrollados. Es la única que pone

huevos y tiene descendencia, no sale del nido en busca de comida y no se expone a los predadores. La reina vive por años mientras que las obreras sólo unos meses. Los machos tienen muy pocas funciones más allá de fecundar a las hembras que se convertirán en reinas de nuevas colonias.

Las obreras son hembras que buscan la comida, reparan daños y defienden la colonia. Existen grupos especializados para cada una de estas tareas. Mientras las guerreras defienden a la colonia, las obreras cuidan los huevos y alimentan a las crías. Dependiendo de la comida y de los estímulos químicos que reciban en su etapa larvaria, una hembra se convertirá en reina, soldado u obrera.

Los genes no intervienen en la herencia de las castas de hormigas hembras, lo cual es lógico porque básicamente todas son hijas de la reina.

La comunicación para la división de tareas se realiza mediante el tacto y las feromonas que son sustancias químicas eliminadas por glándulas externas, capaces de desencadenar comportamientos específicos. En el caso de las abejas, la comunicación también es visual.

Una nueva colonia empieza con la fundación. Ocurre cuando una o varias hembras se aparean fuera del nido con machos de otras colonias. Luego se aíslan, ponen los huevos y esperan a que nazcan las obreras que construirán la colonia. Otra alternativa es que un grupo de obreras acompañen a las hembras fecundadas para iniciar la colonia más rápido. Las estrategias son variadas en estructura, dinámica y composición, y son influenciadas por el medioambiente y el vecindario.

Si la contingencia permite que la colonia sobreviva a los predadores, parásitos, calamidades y competencia, luego de varios años puede llegar a una maduración y producir hembras vírgenes y machos, para un nuevo ciclo.

La Selección Parental

Darwin entendía que los insectos sociales eran un problema para la Selección Natural. Si las obreras son estériles y no dejan descendencia ¿cómo puede actuar la Selección Natural? Para resolver este escollo, William Hamilton (1936-2000) propuso en 1964 el concepto de Selección Parental, que no solo se podría aplicar a la evolución del comportamiento en los insectos, sino a otros grupos animales, como por ejemplo el cuidado de las crías en las aves.

El concepto de Selección Parental involucra un compromiso entre genética, parentesco y selección, que explica la evolución del altruismo en los insectos sociales. En los organismos diploides ($2n$, mamíferos y aves, por ejemplo) cada hijo hereda la mitad de los cromosomas de cada padre, de forma que comparte el

50% de los genes con sus hermanos. En los mamíferos, los cromosomas son XY en el macho y XX en la hembra, mientras que en las aves son ZZ en el macho y ZW en la hembra.

En las hormigas, sin embargo, el macho es haploide (n) y la hembra diploide (2n). Es decir, la hembra tiene el doble de cromosomas que el macho, lo que genera un desbalance genético a favor de la hembra. En una colonia con una sola reina, un solo padre y todas las obreras estériles, cada obrera comparte el 75% de los genes con sus hermanas. De acuerdo a la teoría de los genes egoístas, para una obrera es mejor "invertir" energía en cuidar hermanas (con las cuales comparte 75% de genes) que criar su propia descendencia (con quien compartiría el 50%).

La hipótesis que introduce la Selección Parental es que esta particularidad genética en un grupo de insectos habría "diseccionado" la evolución favoreciendo la organización social. Esto garantizaba la mejor forma de propagar los genes propios mediante el cuidado de los hermanos en lugar de los hijos. La aparición de esta particularidad genética se estima que ocurrió hace unos 150 Ma y su origen se relacionaría con el control en la elección del sexo del huevo.

Recientemente se ha verificado que las colonias tradicionales de hormigas están menos estandarizadas de lo pensado, y que los comportamientos "anómalos" son mucho más frecuentes. Se trata de colonias con múltiples reinas, reinas con múltiples apareamientos, reinas y obreras polimórficas, nidos sin reinas, obreras que

asesinan a sus reinas, nidos con intercambio de obreras y aceptación de reinas extrañas, machos longevos, etc. Las estrategias de comportamiento social en las hormigas son mucho más variadas, ricas y sorprendentes, comprometiendo seriamente la hipótesis del alto grado de altruismo propuesto para estos insectos.

Algunas pocas especies de hormigas han sido llevadas por la selección natural por un camino distinto, un atajo en el desarrollo del comportamiento altruista. En estas hormigas, la casta de obreras ha desaparecido en favor de la existencia de soldados, especializados en atacar nidos y saquear huevos y larvas. Las obreras raptadas se convierten en sirvientes. En otras especies las reinas invaden nidos ajenos y los explotan para el beneficio de su propia descendencia.

La propuesta de Hamilton no es la única para explicar la evolución de la sociabilidad en los insectos, aunque es la más conocida y aceptada. Otra propuesta es la Hipótesis de Manipulación Parental. Según esta hipótesis, la eusociabilidad podría haber surgido a partir del conflicto de intereses entre padres e hijos en un grupo de insectos con cuidado parental. Mientras hijos cada vez mayores seguían viviendo con los padres usufructuando lo más posible el cuidado parental, los padres debían garantizar la propagación de sus genes mediante apareamientos más frecuentes. La eusociabilidad pudo surgir entonces mediante un mecanismo que permita que las crías permanezcan con los padres sin reproducirse, pero puedan ser utilizadas en el cuidado y crianza de la nueva camada.

Según la Teoría de Juegos es mejor ser amables, indulgentes y recíprocos

En el fútbol, el éxito de uno de los dos equipos rivales, determina la ganancia de un puntaje total repartido de 3 puntos. En cambio, un empate distribuirá apenas 2 puntos. De este modo, el fútbol es un deporte donde el puntaje es de suma no-cero.

Se define “suma cero” cuando lo que pierde uno lo gana el otro; no obstante, en la vida natural ambos pueden ganar (cooperando) o ambos perder (en una pelea con heridas). En este caso el resultado sería de “suma no-cero”, que es la forma más conocida de representar a la Teoría de Juegos.

La Teoría de Juegos tuvo sus inicios en 1713, pero recién a mediados del siglo XX creció como teoría matemática. Las aplicaciones de esta teoría a la biología pueden atribuirse a John Maynard Smith (1920-2004) y se ha centrado en la comprensión de distintos aspectos de la evolución y las posibilidades adaptativas de las especies.

En este contexto, una Estrategia Evolutiva Estable (EEE) será aquella “estrategia tal que, si todos los miembros la adoptaran, ninguna otra sería mejor bajo la influencia de la selección natural”. Con una estrategia EEE se podría justificar el comportamiento altruista en las colonias de insectos eusociales y el de los “rituales” a la hora de definir conflictos de intereses. Diríamos entonces que para la vida en colonia o los rituales estas estrategias no podrían ser superadas por otras.

Una EEE se nos presenta en la forma más simple como “el dilema del prisionero”. Dos prisioneros cómplices no tienen posibilidad de comunicación. Ambos reciben la oferta de reducción de pena si confiesan antes que el cómplice. La mejor estrategia en el plano individual es confesar, recibir la reducción de pena y evitar que el compañero lo incrimine antes. Si embargo, si ambos mantienen silencio, ambos serán liberados ante la falta de pruebas. ¿Cuál es la mejor estrategia? ¿Incriminar al compañero o confiar en él?

Para aplicar la teoría de juegos debemos convertir el dilema del prisionero en un juego de infinitas etapas.

Supongamos un escenario de “premios y cas-

tigos” donde ambos prisioneros pueden cooperar (seguir las reglas de eusociabilidad o el ritual de lucha) o traicionar (violar las reglas o el ritual). Para poder hacer un balance numérico del juego distribuimos puntaje en cada paso del juego. Por ejemplo,

- Si el jugador A coopera y el B traiciona, se distribuyen 0 y 3 puntos respectivamente (como en el fútbol, gana B).
- Si ambos cooperan se distribuyen 1 punto a cada uno y
- Si ambos traicionan reciben 0 punto (ambos pierden).

Obviamente lo mejor sería traicionar y acumular la mayor cantidad de puntos. Pero resulta difícil lograr que el contrincante coopere mientras lo traicionamos en forma sistemática.

Si pensamos en términos de EEE y resolvemos este juego mediante computadoras (como efectivamente se ha hecho) se podrá comprobar que la mejor estrategia de conducta a largo plazo es:

- ser “amables” (no ser el primero en traicionar),
- ser “recíprocos” (hacer lo que el contrincante hizo en el movimiento anterior) y
- ser “indulgentes” (no proseguir en la traición para dar una lección al oponente).

En otras palabras, en el primer intercambio del juego se coopera. En los intercambios sucesivos se comporta igual a la respuesta del otro en el intercambio anterior. Una estrategia así asegura que a largo plazo ambos contendientes juntan la mayor cantidad de puntos posibles.

Ser amables, indulgentes y recíprocos se encuentra en la base del comportamiento en una eusociedad y en los rituales que resuelven conflictos. Esta estrategia es una EEE y resulta ampliamente ganadora. Dado que, por supuesto, existen EEE para diferentes casos en la vida natural y que el respeto a las reglas eusociales y a los rituales es una estrategia invencible a largo plazo, podemos entender porqué estos tipos de comportamiento son ganadores y perdurables luego de millones de años de evolución.

A partir del Cámbrico, importantes innovaciones fueron elegidas por la selección natural y permitieron que el viejo modelo de cordados desarrollara la columna vertebral, las aletas que agilizarían el movimiento, las branquias respiratorias separadas del sistema digestivo, mandíbulas, un encéfalo localizado, nuevos órganos de los sentidos y patrones de conducta mucho más elaborados. El período Devónico es conocido como la edad de los peces ya que todas las principales líneas de estos vertebrados acuáticos surgieron en este período, junto con los primeros tetrápodos. Es el momento en que muchos y relevantes desarrollos aparecen en los vertebrados, casi todos.

8

Los primeros vertebrados en el agua

1. Todos los peces en 100 Ma

Los peces son cordados. Nosotros somos parte de un grupo de ellos que comenzó a habitar la tierra firme, por lo que somos básicamente un grupo de peces óseos. Compartimos con ellos un cordón nervioso dorsal con un cerebro y nervios craneanos en la parte anterior del cuerpo, rodeada por las paredes de un cráneo, cápsulas sensoriales pares (para la vista, olfato y balance), un esqueleto dérmico en la piel y un esqueleto interno con vértebras que encierran a la notocorda, un hígado ligado al torrente sanguíneo, un páncreas y un bazo, además de muchas otras características. Compartimos una historia que se inició período Cámbrico (capítulo 5). A partir de un grupo de ellos, en el Devónico, se iniciará la ocupación de la tierra firme que aprovecharán especialmente los tetrápodos, quienes comenzarán una vida entera fuera del agua. Este período de evolución muy activa abarca unos 100 Ma (períodos Ordovícico, Silúrico y Devónico).

Eventos clave en su evolución parecen haber sido la presencia de una cuerda dorsal, el desarrollo de una cabeza y la formación de vértebras.

1.1. Vertebrados sin mandíbulas

Los primeros cordados

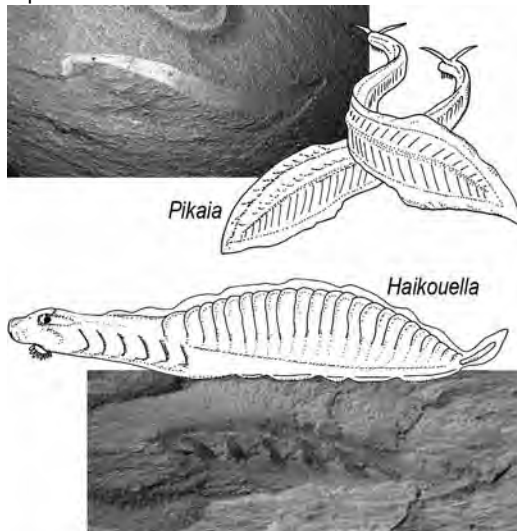
La cuerda neural apareció hace unos 525 Ma, de acuerdo con el registro fósil, y sus portadores son conocidos como cordados (*Chordata*, en latín). Al cordado más antiguo, descubierto hace un siglo, se lo llamó *Pikaia* (en Burgess Shale, Canadá), pero otros géneros relacionados como *Yunnanozoon* y *Haikouella* se han reconocido en las últimas décadas en China (Fig. 8.1).

De acuerdo con el registro fósil se supone que los cordados estaban presentes ya desde inicios del Cámbrico (542 Ma), pero el reloj molecular sugiere que los cordados surgieron de un grupo de "invertebrados" hace unos 700 Ma.

Los primeros cordados conocidos (del Cámbrico) mantienen una línea de descendencia hasta los actuales anfibios (un grupo muy reducido de 30 especies). Los anfibios (*Branchiostoma*), que viven hoy en fondos arenosos del Mar del Norte, Mediterráneo, Océano Índico y Sudamérica, son considerados como los más próximos al primer cordado. Son animales delgados, comprimidos lateralmente y con cierta forma hidrodinámica que fue conservada en muchos de los peces posteriores.

El régimen de vida de los primeros cordados debía ser bentónico, es decir, que se alimentaban cerca del fondo del mar en un área de poca profundidad. Disponían de una cabeza donde se ubicaba la boca (en posición ventral) rodeada de salientes sensoriales. El tronco del cuerpo estaba casi enteramente ocupado por las funciones más importantes, el sistema digestivo, excretor y reproductor.

8.1. *Pikaia* de Burgess Shale y *Haikouella* de China son representantes de los cordados del Cámbrico.



La notocorda, o cuerda dorsal, una varilla semirrígida y elástica que recorre la parte dorsal del cuerpo, se extendía desde la cabeza hasta la cola. Impedía que el cuerpo se deformara como en un gusano, facilitando así la natación. El exterior mostraba las bandas del sistema muscular en forma de "V", que les permitía impulsarse con movimientos laterales del cuerpo, tanto hacia delante como hacia atrás.

Se alimentaban por succión. De esta forma el agua junto con las partículas en suspensión eran impulsadas por cilios hacia el sistema digestivo (en los anfibios la filtración de micropartículas se produce mediante el órgano del torbellino, un sistema rotatorio). Las salientes en la boca permitían regular el tamaño de las partículas que se dejaban entrar. Disponían de ranuras branquiales desde el mismo sistema digestivo, de forma tal que la aspiración servía tanto para obtener nutrientes como para intercambiar gases desde el agua. En el mismo sistema se encontraban las células endócrinas que liberaban hormonas.

A pesar de no tener un cráneo formado, los actuales anfibios presentan una vesícula cerebral alojada sobre el extremo anterior de la notocorda. Ellos perciben su entorno de un modo muy básico. No poseen muchas estructuras sensoriales, excepto por un pequeño orificio olfatorio y un ocelo, es decir, una mancha de pigmentos por donde captan diferencias en la luminosidad.

Mientras que los anfibios muestran un modo de vida no demasiado diferente al de un pequeño pez, en otros cordados, la evolución ha tomado un rumbo diferente. Los tunicados, urocordados o ascidias, son cordados tan móviles como un anfibio en su etapa larvaria, pero que luego se fijan al fondo marino y viven su adultez como filtradores fijos. Lo sorprendente es que en muchos aspectos sus larvas son más cercanas que los anfibios al resto de los cordados, ya que su tubo neural contiene materia gris y blanca, tienen diencéfalo, su sistema digestivo y sanguíneo es similar y producen hormonas tiroideas. Se sugirió que tal vez el resto de los cordados surgiera de una especie que haya mantenido la etapa larvaria de estos animales, sin jamás llegar a la etapa adulta en que se fijan al fondo.

Los Conodontóforos

Estos cordados extintos, semejantes a anguilas, fueron conocidos durante muchos años como microfósiles, los conodontes, (con aspecto de dientes) comúnmente aislados.

Las pocas impresiones corpóreas de los conodontóforos muestran criaturas anguiliformes desde unos pocos centímetros hasta cerca de cuarenta. Tal el caso de *Promissum*, con al menos quince elementos dentados en la cabeza. Estos elementos formaban un aparato de

alimentación diferente al de otros animales. Los dientes tenían tres formas distintas, conos, barras y plataformas con puntas, lo que mostraba la diversidad de su alimentación. Algunos eran posiblemente filtradores de plancton mientras que otros eran machacadores. Recientes hallazgos nos señalan que al menos algunos de ellos eran venenosos, ya que las placas dentarias poseen canales de conducción como los dientes de las serpientes. No obstante, la posición lateral de sus grandes ojos es incompatible con hábitos predadores.

Los conodontóforos tenían aletas con rayos, músculos en "Z" y notocorda. Estas tres características los identifican como cordados. De sus formas tempranas, los protoconodontes se relacionarían con los gusanos saeta o quetognatos y forman un clado distinto al de los paraconodontes y euconodontes, que sí se hallarían entre los primeros cordados.

Se suele dividir a los cordados en tres grandes grupos, incluyendo a los cefalocordados (anfibios), urocordados (ascidias) y los craneados. Estos últimos incluyen a los mixines y a los vertebrados.

Los mixines son animales con aspecto de anguila, que secretan una cubierta mucosa. Tienen una abertura nasal impar y suelen alimentarse de carroña.

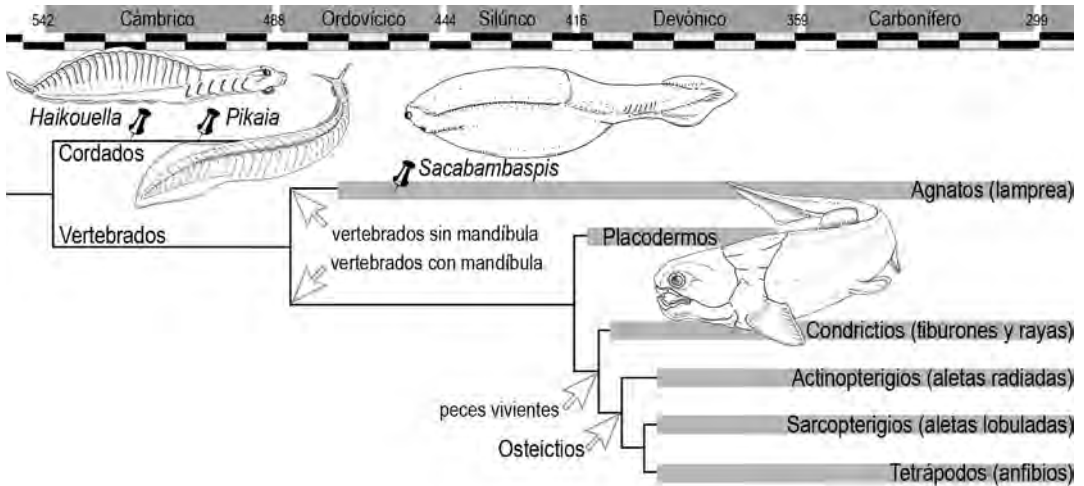
Los vertebrados, por otro lado, son un grupo con muchos más representantes actuales, incluyendo a los peces agnatos (o sin mandíbulas) y a los gnatóstomos (o mandibulados).

Los Agnatos

Los primeros peces sufrieron una presión selectiva importante durante el Ordovícico, probablemente en relación a la variedad y el éxito de los "invertebrados" marinos. De allí que se observaran modificaciones en la estructura corporal en los agnatos fósiles (los peces sin mandíbulas) (Fig. 8.2).

Los agnatos están casi todos extinguidos, con excepción de las lampreas actuales. El hallazgo de fósiles como *Hardistella* del Carbonífero, y otros del Cretácico inferior, han permitido comprobar que las lampreas no han cambiado demasiado en los últimos 360 Ma. La mayor fuente de evidencia la brinda el hallazgo de *Priscomyzon riniensis*, una lamprea del Devónico de Sudáfrica que preserva un gran disco oral con sus dientes alrededor y las branquias con su sostén esquelético (canastilla).

En las lampreas, al no tener mandíbulas, la boca permanece siempre abierta, en el fondo de un embudo de labios y dientes córneos formados sobre la ventosa muscular del labio superior. Al fijarse con la ventosa al cuerpo de otros peces, raspan la piel con su lengua espinosa y, bañando la herida con saliva y anticoagulantes, se alimentan de la sangre y carne de sus presas.



8.2. La filogenia de los primeros peces. La historia puede iniciarse en el período Cámbrico con las trazas de los primeros cordados. A lo largo de la evolución del grupo se nota un incremento en la encefalización y la generación de una columna vertebral, inicialmente cartilaginosa, se los llama Agnatos. El agnato más representativo es *Sacabambaspis* (Ordovícico de Bolivia). La evolución de las mandíbulas permitió adoptar nuevos métodos de alimentación; los placodermos son los más representativos y *Dunkleosteus* es el placodermo más famoso. Los peces cartilaginosos actuales (tiburones y rayas) son originarios también del período Devónico. Entre los peces óseos se encuentran aquellos de aletas radiadas (de los cuales derivan la mayoría de los peces actuales) y los peces con aletas lobuladas.

La espina dorsal de los agnatos fósiles se halla segmentada en muchas unidades sucesivas por lo que se los relaciona con el inicio de los vertebrados. A pesar de que casi 500 Ma nos separan de las lampreas, nuestros esqueletos comparten la presencia de la misma proteína: el colágeno. En los primeros cordados, las branquias eran utilizadas para la respiración y la alimentación; pero en los agnatos ambas funciones se separan.

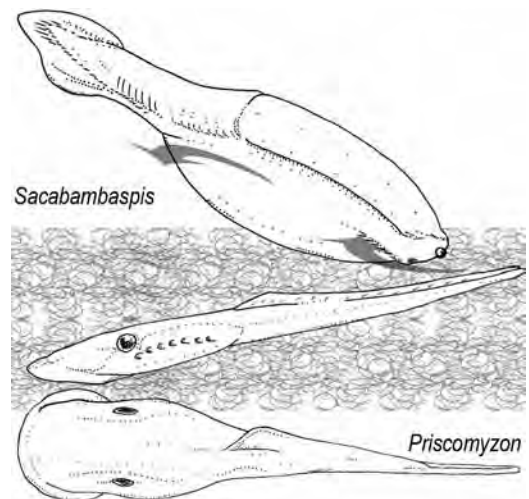
La piel, más compleja, estaba recubierta con placas óseas. El sistema nervioso también se volvió más complejo y en algunos linajes se produjo un proceso de encefalización, agrupándose los órganos de los sentidos en la

región anterior de la cabeza, lo que se relaciona con la dirección de movimiento y la alimentación. Los sentidos también sufrieron transformaciones importantes.

En las lampreas la olfacción tiene lugar mediante una fosa en la parte superior de la cabeza que no se conecta a las vías respiratorias.

Uno de los agnatos más antiguos conocidos es *Sacabambaspis janvieri* (Fig. 8.3), encontrado en rocas de edad Ordovícica de Bolivia y Argentina. Es un pez

8.3. *Sacabambaspis* es uno de los primeros agnatos. Su boca estaba en el extremo anterior y expulsaba sus desechos cerca de la base de la cola, como en los peces actuales (ver flechas). Se alimentaban por succión. Un representante posterior, *Priscomyzon riniensis* (cuyo nombre significa lamprea antigua), proviene del período Devónico de Sudáfrica, una región entonces muy emparentada con el sur de Sudamérica. De 4 cm de longitud tiene características idénticas a las actuales, lo que sugiere que no han sufrido cambios morfológicos apreciables desde hace 400 Ma y lograron superar las diversas extinciones en masa. Comparado con las lampreas actuales tiene un disco oral proporcionalmente mayor.



marino craneado. No presentaba mandíbulas y mostraba una armadura de placas en la cabeza. Los dos ojos estaban colocados en forma frontal. Esta forma de pez está totalmente extinguida, no hay formas semejantes entre los vertebrados vivientes.

Entre aquellos peces agnatos se destacan los ostracodermos, un prolífico grupo de peces de agua dulce que consiste en el agrupamiento artificial de los pituriápidos, eriptíquidos, galeápidos, anápidos, osteostráceos, telodontes y pteraspídomorfos, que incluyen a su vez a los muy estudiados arandápidos y heterostráceos.

En general eran pequeños y detritívoros (se alimentaban de desechos del fondo) y su cuerpo estaba acorazado.

Poseían aletas pares lo que indica la actuación del gen Hox que regula su desarrollo. Los Hox son genes muy conservadores, similares tanto en hidras, gusanos, artrópodos y cordados, que permiten al cuerpo en desarrollo distinguir direcciones, segmentos, la ubicación y número de miembros, y hasta regulan la actividad de otros genes. Cada uno de los Hox se expresa en un orden determinado y una región de influencia definida. Aunque en anfibios hay apenas un puñado de 10 genes Hox, en los craniados son 4 grupos. Dentro del grupo C se hallan los genes responsables del desarrollo de los miembros o aletas pares.

Los ostracodermos poseían también órganos eléctricos complejos que han sido muy bien estudiados por E. Jarvik. Su complejidad ha asombrado a numerosos científicos, como el famoso George G. Simpson quien afirmó: "Gran anatomista será quien intente probar que el hombre actual es más complejo que un ostracodermo del devónico" (1949).

Los ostracodermos se extinguieron hace unos 350 Ma.

1.2. Los Placodermos

Hacia el Devónico surgió un importante grupo de peces. En ellos, el más anterior de los arcos que portan branquias dio refuerzo a la apertura bucal formando las mandíbulas. Todos los descendientes de estos peces, entre los que nos encontramos nosotros, portadores de mandíbulas, recibimos el nombre de gnátostomados.

La presencia de mandíbulas les permitió a los placodermos cazar y morder el alimento sólido, en lugar de limitarse a absorber partículas orgánicas en suspensión. En la sección "La evolución en acción" se estudian las teorías que interpretan los cambios evolutivos ocurridos.

Si bien la mayoría de los placodermos eran pequeños (10 a 15 cm) algunos llegaron hasta una decena de metros de longitud. Formaron un grupo muy diverso del que se conocen más de 250 géneros y hasta unas 100

especies en un solo género. A pesar de su expansión y diversificación en aguas dulces y marinas, el grupo no sobrevivió al período Carbonífero.

Los placodermos, como su nombre lo indica, eran peces acorazados, en los que una placa en forma de armadura cubría la cabeza y el tronco. La armadura estaba compuesta de placas óseas superpuestas, pero el esqueleto era cartilaginoso. Se ha sugerido que esta cubierta los protegía del ataque de los escorpiones de mar de aquel período. Sin embargo, es más probable que, debido a la debilidad intrínseca del esqueleto cartilaginoso, la coraza haya servido como un soporte de los órganos internos (a la manera de un esqueleto externo). De esta forma la cola era liberada de contener órganos y se habría comportado como un gran flagelo muscular encargado del movimiento.

Como es esperable en un grupo que fue por demás exitoso, sus especies se hallan divididas en varios grandes grupos. Estos son los estensioélidos, paraplesiobátidos, ptictodóntidos, acantotoráceos, renánidos (como *Gemuendina*, muy similar a una raya), macropetalíctidos, antiarcos (como *Bothriolepis*, que poseía un intestino espiralado y tal vez pulmones), filolépidos (con detectores eléctricos y de presión) y artrodios (*Dunkleosteus*).

Dunkleosteus terrelli es el más popular de los placodermos (Fig. 8.4). Como es conocido solo por la coraza frontal no es posible calcular su longitud exacta, que se estima en unos nueve o diez metros. Poderoso y quizás lento, se habría movido en un ambiente costero (se desconoce si podía nadar en el océano abierto). Los ojos de *Dunkleosteus* poseen un anillo de cuatro huesos circundantes (anillo esclerótico), semejante al que tienen los reptiles, aunque en estos son hasta catorce.

La apertura de la mandíbula era estrecha pero una articulación superior entre la cabeza y el tronco le permitía levantar la cabeza. Se ha sugerido entonces, que una apertura veloz de la boca podría actuar como un succionador para las presas pequeñas y rápidas. Estudiado bajo un modelo, se comprobó que la mandíbula disponía de una fuerza de mordedura superior al cocodrilo actual, quizás equivalente a los grandes dinosaurios carnívoros.

Inicialmente se pensaba que la mandíbula estaba desprovista de dientes y que se revestía con una cobertura de hueso, pero hoy se supone la existencia de verdaderos dientes formados por múltiples elementos unidos. Se desconoce si podían reemplazar la dentición perdida. La variedad de los dientes era grande, algunos tenían una superficie cortante y otros aplanada, por lo que la alimentación podría haber sido tanto carnívora como carroñera. Se han encontrado marcas de mordeduras que evidencian canibalismo.

Con frecuencia se han hallado junto a los fósiles bolos de huesos semi-digeridos, lo cual sugiere que regurgitaban las partes de la presa que no eran digeribles.

La columna dorsal poseía una notocorda con vértebras y espinas en forma de "Y". Se trata de un débil apoyo compatible con la vida en el agua donde la gravedad no es un problema. Con una espina dorsal cartilaginosa, los placodermos parecen hallarse emparentados con los tiburones, que habrían surgido poco después. La forma de la cola sugiere que podían nadar, pero lo pesado de la armadura los mantendría la mayor parte del tiempo posados en el fondo.

Se tienen fuertes evidencias de que algunos placodermos y quizás también *Dunkleosteus*, tenían dimorfismo sexual y habrían desarrollado el viviparismo (parición de la cría viva tras una etapa de interrelación estrecha entre la madre y el feto). El origen de esta hipótesis es la interpretación de que las hembras tenían una estructura de placas pélvicas más amplias que los machos. Se estima que la fecundación era interna, con la intromisión sexual del macho mediante una modificación en las aletas pélvicas que transmitían los espermatozoides al interior de la hembra.

Luego de diversificarse durante el Devónico, los placodermos se extinguieron. Su desaparición pudo relacionarse a la competencia con los primeros tiburones y los peces óseos. Sin embargo, teniendo en cuenta que ocurrió en consonancia con una extinción en masa, es más probable que las fuertes alteraciones ambientales y las contingencias del momento hayan tenido gran influencia en su decadencia y desaparición.

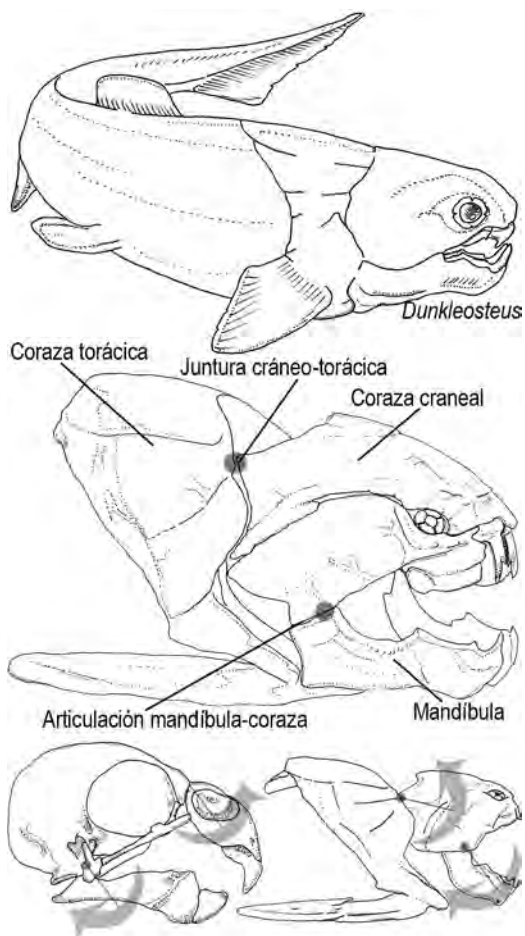
1.3. Peces cartilagosos y óseos

Los peces cartilagosos

Forman la clase Condrictios dentro de los cordados, y están representados hoy por los tiburones, rayas y holocéfalos o quimeras. Ya en su origen durante el Devónico estos peces mostraban características muy similares a los actuales tiburones. El más antiguo tiburón conocido tiene unos 420 Ma.

El cartílago, a diferencia de los huesos, no fosiliza bien cuando el animal muere, por ello solo quedan algunos pedazos del esqueleto bien calcificados, escamas y dientes. La información disponible resulta, por lo tanto, fragmentaria. Como gran cantidad de restos han sido encontrados en el hemisferio sur, se ha llegado a pensar que su origen ocurrió en las costas de la Pre-Gondwana (Antártida y Australia).

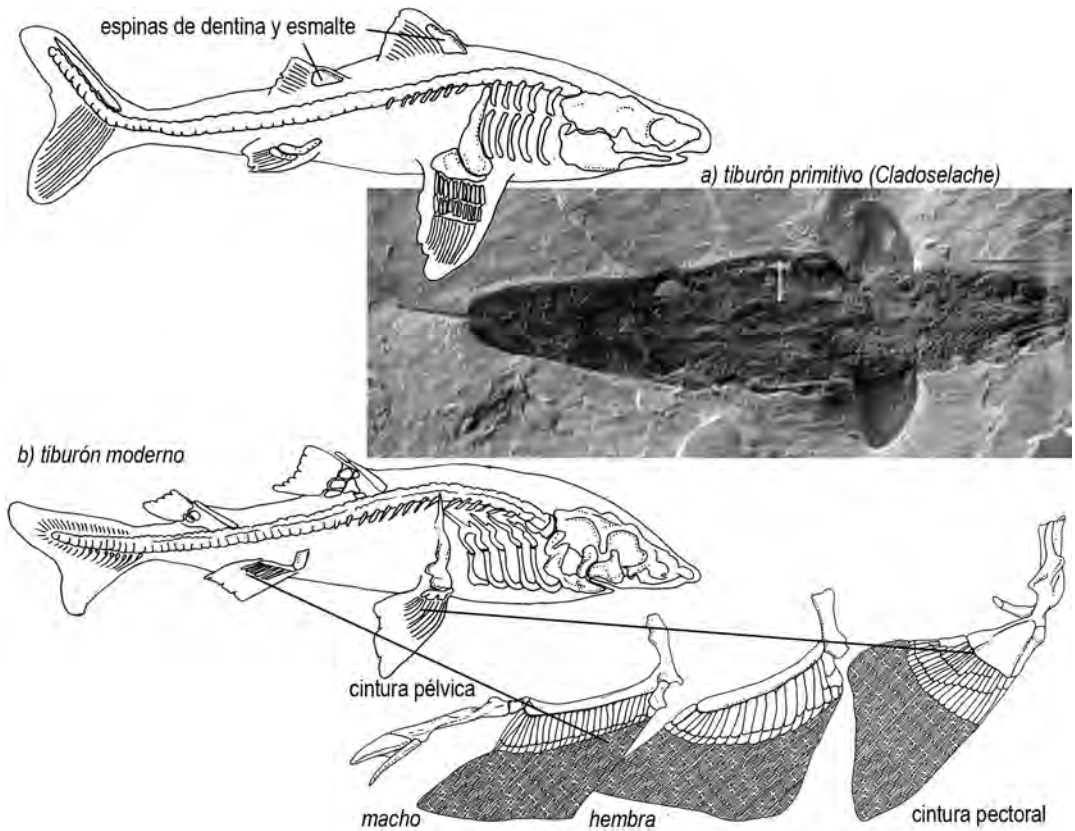
Cladoseleche (Fig. 8.5) es un tiburón de 375 Ma, conocido con bastante detalle. Tenía un cuerpo similar a



8.4. *Dunkleosteus* es el mayor placodermo y como es conocido solo por la coraza frontal no es posible calcular su longitud exacta (se estima en 10 m). Podían abrir la boca con amplitud gracias a una articulación en la parte superior, ya que el cráneo estaba compuesto por dos bloques; esta característica ocurre también en las aves actuales, pero en ellas el movimiento es en el pico no en toda la cabeza (figura inferior).

los actuales tiburones, de unos dos metros de longitud. Sus cinco aberturas branquiales nos dicen que una gran parte de la evolución de los tiburones ya había transcurrido para entonces (las formas primigenias, de las que sobreviven algunas especies hoy, tienen hasta seis o siete aberturas). El hocico era alargado y la boca se situaba en el extremo del hocico (no debajo como en los modernos tiburones).

Entre los múltiples especímenes hallados, no se han observado formas muy distintas, por lo que se piensa



8.5. *Cladoselache* es uno de los tiburones más antiguos conocidos. Aquí se lo compara con un tiburón moderno y se observan importantes similitudes. Una diferencia está en la forma de la aleta. Los tiburones modernos tienen dimorfismo sexual en la cintura pélvica. Las crías nacen vivas y el macho tiene una especie de gancho con función copuladora ("claspers"). En cambio, *Cladoselache* no poseía estos claspers con los que se introduce la esperma en la hembra, por lo que la fecundación debe haber sido externa.

que carecían de dimorfismo sexual, es decir, que externamente macho y hembra eran iguales, a diferencia de los tiburones actuales. Si esto es cierto, significa que sus órganos copulatorios serían internos.

En los tiburones modernos la reproducción tiene lugar mediante huevos o pariendo a las crías vivas. La fecundación es interna, ya que el macho tiene un órgano para la cópula derivado de aletas en la zona pélvica, los "claspers" con los que transporta la esperma. *Cladoselache* no poseía claspers, a diferencia de otros tiburones de su época o incluso anteriores, como los xenacántidos. Tal vez tuvieron fertilización externa como otros peces o interna mediante contacto entre cloacas.

Por el tipo de aletas, *Cladoselache* debía ser un excelente nadador. Una indicación al respecto se encuentra en las espinas que preceden a cada aleta

dorsal, formadas de dentina y esmalte. Es posible que les sirvieran para cortar el agua delante de la aleta y mejorar la natación para hacerla más veloz. Como se han encontrado restos de peces fósiles tragados primero por la cola, se ha interpretado que lo hicieron durante una cacería rápida y ágil (sin tiempo para acomodar la presa y tragarla).

Otros tiburones contemporáneos a él, como los xenacántidos y ctenacántidos tenían también espinas por delante de cada una de las aletas.

Entre los tiburones actuales, los escualiformes y los sueños conservan una espina ante cada aleta, particularmente el tiburón espinoso (*Squalus acanthias*), que frecuenta el litoral bonaerense.

A diferencia de los cladoseláceos, cuyas aletas pectorales eran de poco movimiento, los ctenacántidos

basaban el sostén de las aletas en tres elementos esqueléticos cartilaginosos que aumentaban la movilidad, como en los tiburones modernos. El cartílago es menos resistente que el hueso, pero es suficiente para formar el esqueleto de grandes animales marinos.

La cola de *Cladoseleche* tiene forma de medialuna, donde el lóbulo superior y el inferior son de igual tamaño. En esto, *Cladoseleche* se asemeja a los tiburones rápidos modernos, de la familia Lamnidae, que incluyen al tiburón blanco, los makos y los tiburones de caballa. El mismo tipo de cola se halla presente en otros velocistas como los atunes.

Los peces cartilaginosos modernos tienen una forma hidrodinámica que reduce la resistencia al movimiento. Además, la piel de *Cladoseleche* era muy particular. A excepción de escamas pequeñas de cúspides múltiples (como sus dientes, que se llaman “cladodontes”), ubicadas sobre los bordes de las aletas, la boca y alrededor del ojo, la piel se hallaba casi desnuda.

En los peces cartilaginosos las mandíbulas son potentes y la dotación de dientes se renueva permanentemente. Los dientes no se adhieren a la mandíbula sino que se encuentran sobre un pliegue de piel. Por ello se pierden y son reemplazados por otros que esperan detrás. En este sentido, los dientes de *Cladoseleche* eran similares a los actuales.

Estos peces no tenían una vejiga natatoria que les permitiera flotar estables en el agua y no disponían de un mecanismo para impulsar el agua por las branquias. Así que estaban obligados a nadar sin detenerse toda la vida para mantener el intercambio gaseoso.

La mayoría de los tiburones actuales son predadores y viven en aguas marinas. Tienen un agudo sentido del olfato y son capaces de detectar sangre y seguir el rastro hasta encontrarla. Sin embargo, su vista es menos aguda ya que solo pueden detectar luces y sombras en el agua. Disponen de órganos en las líneas laterales y en el hocico (llamado sistema de Lorenzini), que les permiten captar los estímulos eléctricos producidos por las contracciones musculares de los peces cercanos. Estas características estaban también presentes en los primeros peces cartilaginosos.

Como se observa, *Cladoseleche* tenía poco para envidiar a los modernos tiburones. La evolución conservó casi todo y modificó un poco, pero la diferencia en los claspers, la piel y las aletas nos muestran que el grupo de los cladoseláceos fue un linaje que se abrió temprano del resto de los tiburones, no fue un ancestro lineal de los tiburones modernos.

Otro linaje de peces de gran importancia en el Paleozoico es el de los acantodios o tiburones espinosos. A pesar de su nombre, este grupo de peces, con grandes

ojos y numerosas aletas ventrales, se hallan probablemente ligados a los primeros peces óseos.

Los peces óseos

También conocidos como osteictios (Fig. 8.6), se caracterizan entre otras cosas por haber desarrollado un esqueleto óseo en lugar de cartilaginoso (a excepción de los esturiones y bichires), así como por tener un apéndice ciego entre el estómago y el intestino, branquias encerradas en una cámara única, una boca generalmente situada en el extremo anterior (y no hacia abajo como los tiburones), los dientes en general no poseen reemplazo y su cola suele ser simétrica.

Basados en numerosas características, pero en especial en la estructura de las aletas, se puede dividir a los peces óseos en dos grandes linajes:

- los sarcopterigios o “peces con aletas lobuladas”, grupo al que pertenecemos los tetrápodos (conocidos desde el Devónico) y
- los actinopterigios o “peces con aletas radiadas” que forman la mayor parte de los peces modernos (desde el Carbonífero).

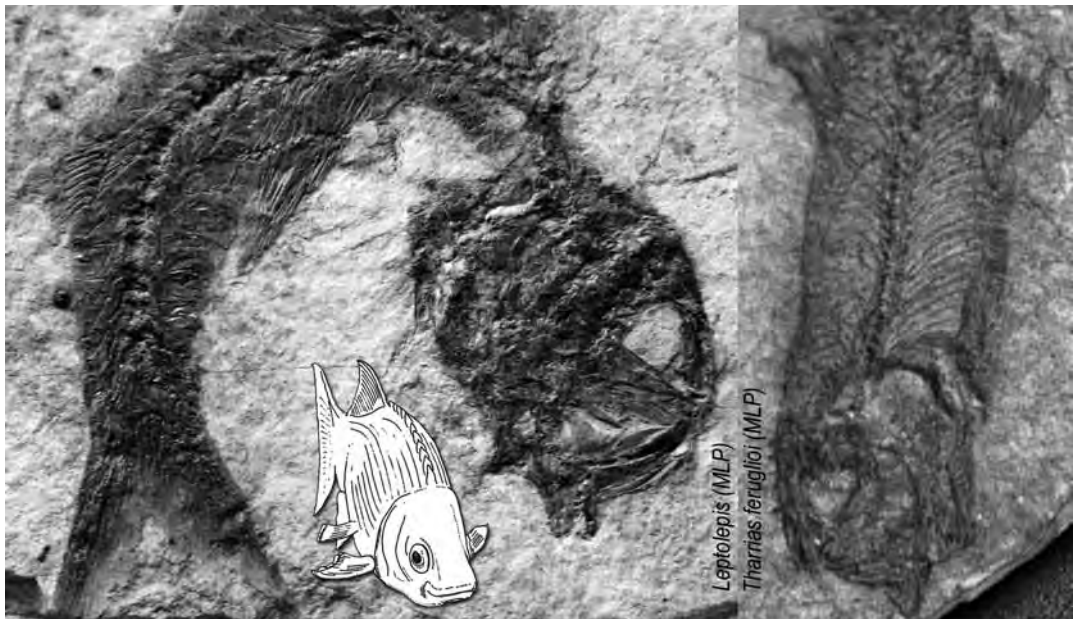
De acuerdo a los hallazgos realizados en la “Vieja Arenisca Roja”, depositada por un antiguo lago en Europa, se pensó que los primeros peces óseos habitaban las aguas dulces costeras y poseían un pulmón.

Si efectivamente la evolución de los peces óseos ancestrales se dio en el agua dulce, cuando volvieron al hábitat marino debieron readaptarse a un nivel de salinidad mayor. Mientras los peces tienen una concentración interna de sal del 1%, el agua de mar es del 3%. Esto obliga a deshacerse del exceso de sal expulsándolo por las agallas. Las aves marinas disponen de glándulas concentradoras de sal sobre el pico para lograr el mismo efecto.

Los peces son los vertebrados con mayor número de especies (unas 22.000). No son considerados como un grupo válido en la actualidad, ya que todo grupo natural debe incluir a todos sus descendientes y, dado que nosotros somos descendientes de un grupo de peces, ¡deberíamos ser considerados también peces! Hoy día somos considerados sarcopterigios, pero no peces en general.

Los sarcopterigios incluyen a varios grupos de importancia, como los onicodontiformes, celacantos, porolepimorfos, dipnoos, rizodontimorfos, osteolepimorfos y nosotros, los tetrápodos. Casi todos ellos poseen pulmones y, a diferencia de la mayoría de los peces actuales, poseen miembros pares con aletas carnosas soportadas por huesos.

Entre los peces óseos se desarrolló una innovación importante, la vejiga natatoria. Se trata de una bolsa de paredes flexibles situada debajo de la columna verte-



8.6. *Tharras* y *Leptolepis* son representantes antiguos (Jurásico) de los peces modernos. *Leptolepis* es de los primeros peces totalmente óseos. Se han encontrado cocodrilos con *Leptolepis* en el estómago, por lo que sin duda era su predador. *Tharras* procede de Cerro Condor (Chubut, Argentina) que es una localidad importante entre otras cosas por los peces fósiles. En esta localidad se encontraban lagunas que se desecaban regularmente y producían la mortandad masiva de peces.

bral y encima del tubo digestivo. Mediante un sistema de intercambio gaseoso y un dispositivo llamado "red maravillosa" (*retia mirabilis*) que extrae oxígeno liberado desde la hemoglobina de la sangre, acumula el gas en la bolsa, lo que le permite al pez controlar voluntariamente la flotabilidad. De este modo, son capaces de subir o bajar en el agua sin necesidad de usar la musculatura, con un considerable ahorro de energía respecto a los peces cartilaginosos, que no tienen vejigas natatorias.

Nuestros pulmones son órganos homólogos a las vejigas natatorias presentes en sarcopterigios; es decir, tienen un origen idéntico, pero han sido *exaptados*; es decir, se los utiliza para funciones diferentes.

Es importante en este contexto aclarar que poseer branquias o pulmones no significa, de ningún modo, ser mas primitivo o mas derivado. En la mayoría de los casos, las branquias son estructuras más complejas que los pulmones y cuyo desarrollo llevó mas pasos en la evolución.

Otra de las particularidades que aportó el origen de los peces óseos es el del laberinto en el oído interno, conteniendo tres pares de otolitos. Los otolitos son pequeñas piedras formadas por el organismo a partir de capas de carbonato de calcio. Estos elementos existen también entre los peces cartilaginosos, pero en éstos se hallan formados por cartílago. Los otolitos son de

fundamental importancia en el sistema de equilibrio, entregando información sobre la dirección y velocidad de movimiento. Dado que cada especie tiene una forma de otolito distinto, estas estructuras son utilizadas para reconocer la especie y estimar la edad.

La línea evolutiva de los peces óseos con aletas lobuladas continúa en el capítulo 9, ya que entre sus descendientes nos hallamos los tetrápodos (anfibios y demás vertebrados terrestres). Pero antes de pasar a ellos, debemos analizar como trabajó la evolución durante este período, tanto desde un punto de vista funcional como desde la conducta.

2. La evolución en acción

Los peces fueron el primer grupo de los vertebrados. Podemos agruparlos en tres clases: agnatos, condriictios (peces cartilaginosos) y osteictios (peces óseos).

Es importante dejar en claro aquí que la evolución no tiene un objetivo ni una finalidad. Por ello, debe tenerse en cuenta que aunque se hable de las novedades evolutivas adquiridas por un linaje y no por otro, eso es porque este último, justamente, adquirió otras distintas que no lo hacen ni superior ni mas evolucionado, sino distinto.

Las novedades evolutivas que fueron positivamente rescatadas por la Selección Natural durante esta parte de la historia de la vida, serían una fuente inagotable de variabilidad en los animales posteriores. Éstas se manifiestan en la estructura del cuerpo, el cráneo, las aletas, el movimiento y algunos de los sentidos, pero también las conductas que se diversificarían en el futuro aparecen en este período.

Sin duda, las mismas se relacionan al proceso de encefalización (integración de los órganos de los sentidos en la región de la cabeza) que ocurrió en muchos de los vertebrados en relación a la complejidad de su sistema nervioso.

2.1. El origen del cuerpo pisciforme

¿Por qué un pez tiene esa forma? El origen de este diseño se puede observar en la fauna de Burgess Shale (capítulo 6); *Pikaia* es el único cordado conocido de esta fauna de más de 500 Ma y muestra una forma altamente hidrodinámica. Las ventajas de poseer esa forma pueden ser explicadas mediante la física de los fluidos.

El denominado número de Reynolds (Re), introducido por Osborne Reynolds (1842-1912), es un indicador adimensional entre la fuerza de inercia y la viscosidad. Cuando el Re es bajo es predominante la viscosidad del medio y corresponde a cuerpos que no son hidrodinámicos. En cambio, cuando el Re es alto, las fuerzas de inercia son las que predominan. La velocidad a la que puede moverse el animal aumenta cuando el Re aumenta. Así que, un animal en el agua se mueve más rápido si adopta una forma con Re alto, es decir con forma hidrodinámica. Esta es una obligación física, no una elección biológica.

Lo mismo ocurre con el tamaño. La misma forma pero con un tamaño más pequeño entrega Re menores y por ello velocidades menores. Por ejemplo, un espermatozoide tiene un Re de 0,01; es decir, el flujo a su alrededor se comporta como viscoso y se mueve lentamente. Con Re entre 10 y 100 nos encontramos en los límites entre ambos tipos de movimiento. Una persona nadando tiene un Re de 10^6 y nada a casi 10 m/s.

La forma general del cuerpo está determinada por la física; sin embargo fueron posibles innumerables variantes que permitieron mayor resistencia, maniobrabilidad, velocidad, etc. Cada una permite a su poseedor un modo de vida particular (Fig. 8.7).

El origen del hueso

En los vertebrados hay diversos tejidos calcificados, como la dentina y el esmalte, pero el hueso es un tejido único.

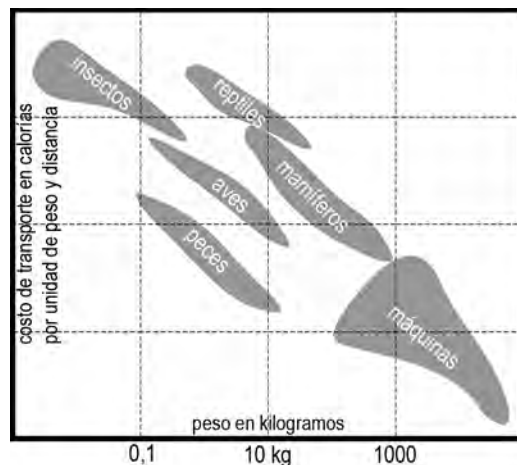
En los primeros vertebrados pueden encontrarse estructuras cartilaginosas superficialmente calcificadas como las que muestran los condictios. El sistema circulatorio invade la matriz cartilaginosa y permite que las células continúen la formación de cartílago.

En un embrión de pez óseo, los primeros huesos están formados por cartílago y se osifican a medida que el animal crece. El grado de osificación depende del animal. El cartílago está formado de colágeno, una proteína que consiste en tres cadenas enrolladas entre sí. Esta estructura es flexible y elástica, por lo que en combinación con el hueso permite a sus portadores alcanzar grandes tamaños como ocurre en las ballenas y ocurrió en los dinosaurios saurópodos.

Dado que el cartílago forma también la matriz sobre la que luego se forman los huesos de los animales no cartilaginosos, se supone que tanto las ballenas como los grandes dinosaurios conservaron un alto porcentaje de cartílagos gracias a una alteración en la velocidad de su desarrollo (heterocronías).

En el desarrollo de los huesos de los osteictios, el cartílago es sustituido por una red irregular de hueso vascularizado. Estructuralmente, el hueso resulta en una estructura ligera, flexible y "esponjosa" en su interior, rodeado de otras de alta densidad.

Solo los vertebrados forman hueso. ¿Cómo evolucionó esta estructura única entre los animales, que permitió a sus portadores una estructura rígida pero que a la vez crece sin necesidad de mudar a otra? Pensemos en lo ventajosos que son los huesos a la hora de lograr un gran tamaño y moverse fuera del agua. En comparación, los



8.7. El costo energético medido en calorías (por unidad de peso y distancia) en función del peso del animal. El menor costo corresponde al movimiento de los peces.

insectos gigantes del Carbonífero llegaban a medio metro de longitud, lo máximo que se puede hacer con un exoesqueleto fuera del medio acuoso.

Como también ocurrió en otras oportunidades (por ejemplo con las alas), el origen de una estructura no se corresponde con el uso principal que se le da después (exaptación). Se cree que los huesos representaban originalmente una reserva de minerales y recién más tarde se aprovecharon por su capacidad de sostén. El medioambiente marino tiene una concentración de fosfatos y calcio superior a la que se encuentra en los tejidos de los animales. Entonces, por ósmosis, el flujo invade el organismo buscando un equilibrio. El exceso de material puede ser excretado mediante los riñones o darle otro destino.

Cuando un organismo acumula calcio y fosfatos en lugar de excretarlos obtiene ciertas ventajas. Una de ellas es poder disponer de ellos inmediatamente en el momento que sean necesarios, por ejemplo para incrementar el metabolismo durante los movimientos rápidos. Si además, los depósitos se localizan en la piel, entonces podrían generar una superficie de protección, como se da en el escudo óseo de los placodermos.

Más tarde, la función de acumulación de minerales debió pasar desde la piel hacia el esqueleto óseo interno, generando un soporte mecánico tal cual lo observamos hoy.

Además de este redireccionamiento en la funcionalidad del hueso, existió un cambio en la estructura cristalina que el calcio adopta en el hueso, respecto a los invertebrados. El hueso de los vertebrados adoptó una estructura basada en fosfato de calcio, mientras que en los invertebrados es de carbonato de calcio. Esta diferencia química es sustancial.

El fosfato de calcio es más estable para las condiciones químicas que se producen durante los movimientos rápidos, mientras que en las mismas condiciones el carbonato de calcio se disolvería. Este cambio favoreció que algunos de sus poseedores pudieran pasar de una vida sedentaria (como invertebrados marinos) a una vida más activa (los vertebrados).

La columna vertebral

Los cordados muestran simetría axial y una cuerda neural a lo largo del cuerpo. Algunos de ellos generaron una estructura serial de vértebras que contiene y protege a la cuerda neural.

La columna vertebral como tal y sus derivados han tenido diversas funciones en los tetrápodos. Por ejemplo, dar fortaleza a cuerpo, proteger los órganos internos y facilitar el movimiento. La cantidad de vértebras, la forma y especialización dicen mucho sobre la motricidad

y fortaleza del animal. En la Historia Natural, la columna vertebral resulta de singular importancia.

El endoesqueleto de los vertebrados constituye una diferencia respecto al esqueleto externo de los insectos. Pueden existir algunas adaptaciones especiales, como ha ocurrido con *Dunkleosteus*, que presenta una coraza ósea semejante a un exoesqueleto, no siéndolo. El endoesqueleto tiene propiedades interesantes, ya que crece en la medida que el individuo se desarrolla; puede adoptar diferentes formas de acuerdo a los requisitos de los músculos (si, los tejidos blandos se forman primero) que darán soporte a las partes blandas (órganos internos) y movimiento a los miembros locomotores. Además, como reserva de minerales (fosfato o calcio), pueden ser utilizados en la fisiología del animal.

La columna vertebral tiene una potencial capacidad para diferenciarse en funciones diferentes. El origen de esta estructura serial fue la duplicación de ciertos genes que controlan la segmentación del embrión (en vertebrados e invertebrados). La especialización de la columna se logró mediante la variación en el número y forma de las vértebras.

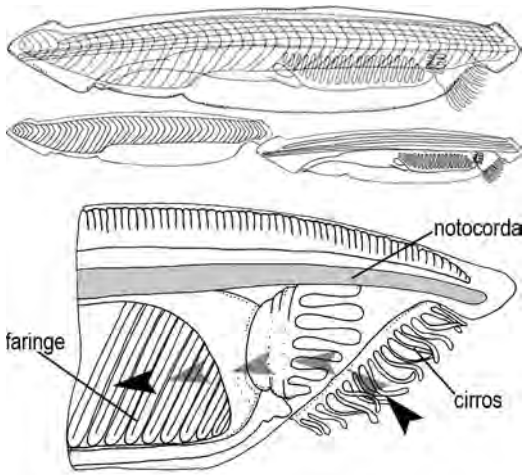
La adquisición de un esqueleto interno no fue la única innovación de este período. La superficie externa del animal, además, adquirió un tegumento protector diferente.

La Gran Muralla

El tegumento, la superficie exterior, delimita al ser vivo, regulando la pérdida de gases y líquidos, ayudando en la respiración (como en los anfibios) y en la termorregulación (como en los mamíferos y aves), protegiendo a su portador de agresiones macroscópicas (mediante placas o espinas) o microscópicas (de la agresión de microorganismos patógenos e infecciones), permitiéndole la movilidad (en las serpientes y aves) o participando en el cortejo sexual (en camaleones y aves). En suma, es un aspecto fundamental a tener en cuenta en la evolución de los grupos.

Por una cabeza

El poeta y naturalista Goethe, había propuesto que la cabeza surge de vértebras modificadas y compactadas. Cosa que se le ocurrió en 1790 caminando en Venecia, donde observó el cráneo de un carnero en parte desarmado pero unido por suturas en serie que homologaba al extremo de la columna vertebral (también había sugerido que, en las plantas, las flores se formaban mediante hojas modificadas). Basado en esta afición a observar formas, Goethe fue el primero en usar la palabra morfología. La hipótesis de que el cráneo deriva de vértebras compactadas fue largamente controvertida,



8.8. La estructura de los primeros cordados era planar e hidrodinámica, de algunos centímetros de longitud, similares al actual anfibio. Se distinguían por una boca succionadora que permitía obtener partículas de alimento y oxígeno desde el agua. No tenían mandíbulas. Una notocorda recorría los extremos del cuerpo sin mostrar un proceso de encefalización. La reproducción era sexual mediante una fecundación externa en el agua. El sistema muscular externo mostraba bandas en forma de V, lo cual anticipa la forma de locomoción de los peces. Los primeros cordados podían usar el movimiento para impulsarse en ambos sentidos.

a pesar que las branquias de los peces muestran una segmentación similar.

Las branquias de los vertebrados son órganos especializados en el intercambio gaseoso. Sin embargo, en su estructura son imprescindibles huesos de sostén, conocidos como arcos branquiales. En los peces, estos huesecillos que portan a las branquias suelen tener dientes, que contribuyen a que el alimento siga una dirección única: ¡hacia adentro!

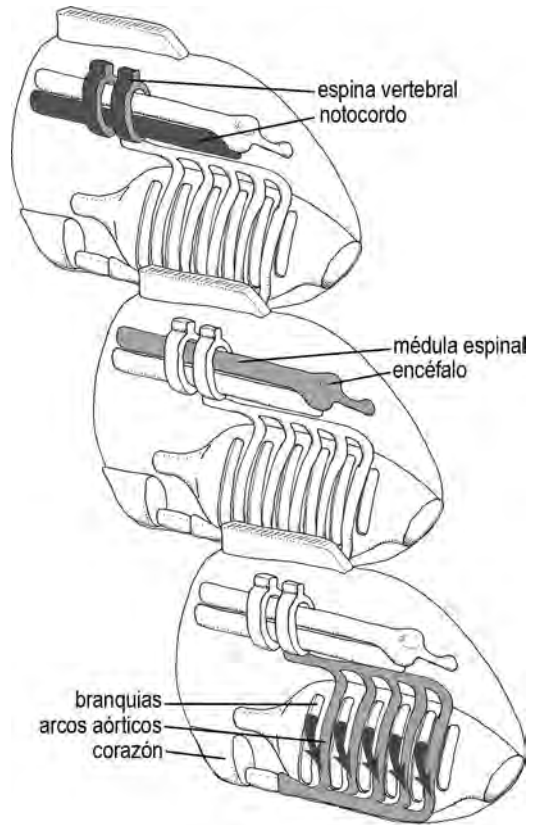
Originalmente, las branquias eran bolsillos derivados de la faringe, con una función filtradora. Esto era de utilidad en organismos sésiles, que permanecían inmóviles en su etapa adulta. En los primeros cordados móviles, las branquias eran utilizadas para la respiración y la alimentación en forma simultánea (Fig. 8.8).

Un paso importante fue la separación de funciones en la faringe y el esófago. Mientras los invertebrados utilizan el movimiento de pelos (cilios) para trasladar el alimento, los cordados hacen uso de una estructura muscular que crea una bolsa de succión. Los primeros vertebrados, que usaban las hendiduras branquiales como aparato filtrador (absorción de nutrientes) y de intercambio de gases (respiración), tenían limitada la

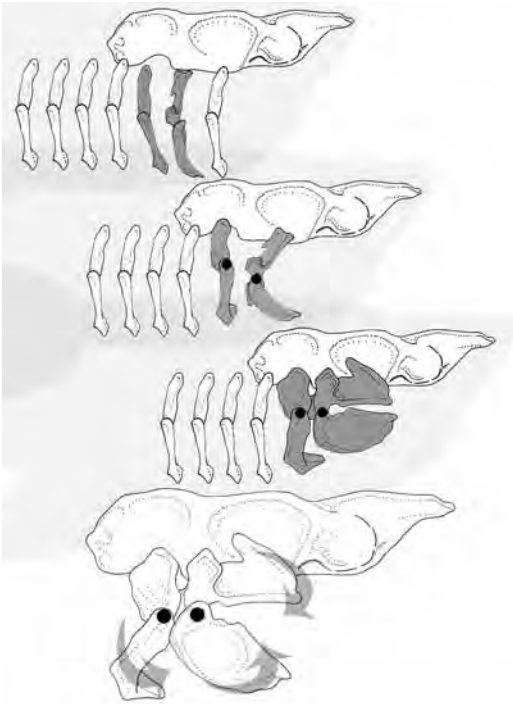
conducta de alimentación a la sola succión (por ejemplo en *Sacabambaspis*).

Cuando ambas funciones se separaron, se produjo un cambio mayúsculo en las conductas predatorias. Los cazadores podrían tener un incremento en la actividad metabólica, pasando de la vida sedentaria a una activa y diferenciándose en los recursos que podían depredar. La conducta alimenticia se volvió mucho más compleja y la carrera entre presa y predador dio lugar a adaptaciones variadas (por ejemplo en *Dunkleosteus*). Esta es una fuente innovadora de extraordinaria fuerza y parecería que el balance tiende a que ninguna de las dos estrategias domine sobre la otra.

Así, se acumulaban los sucesivos cambios. La faringe se convirtió de un aparato filtrador a uno muscular



8.9. Los primeros cordados originaron a los agnatos (peces sin mandíbulas) que, por presión selectiva, adoptaron algunas modificaciones a la estructura inicial. A la notocorda se le adicionó la columna vertebral (arriba), la médula espinal generó un encéfalo en la cabeza (centro) y el sistema digestivo y branquial se dividieron y especializaron (debajo).



8.10. Según el anatomista alemán Carl Gegenbaur (1870), el origen de las mandíbulas ocurrió mediante la transformación de algunos huesos de los arcos branquiales. Las pruebas se obtienen del desarrollo embrionario en los tiburones (*Ley Biogenética*), ya que no se disponen de restos fósiles que lo atestigüen. En los tiburones, las mandíbulas aparecen en el embrión junto con los arcos branquiales. Esta aparición es en forma secuencial. Una de las claves en la aparición de la mandíbula es la mecánica de movimiento. En conjunto a las piezas del esqueleto, se desarrollaron los músculos que conectados a la caja craneana permitieran la alimentación predadora.

capaz de efectuar el bombeo y movimiento del agua (Fig. 8.9).

Las primeras branquias de la cabeza cambiaron entonces de función. Los huesecillos que sostenían la primera branquia (en realidad la segunda para otros) pasaron a formar parte del aparato masticador. Una mitad arriba, formando el maxilar y premaxilar, y la otra mitad abajo, formando la mandíbula. El orificio de la branquia se redondeó y pasó a ser un orificio de salida de agua, que en tiburones se conoce como espiráculo.

Los huesos de las branquias se modificaron generando una mandíbula (lo que permite atrapar presas) y los dientes contribuyeron en el despiece de la presa, con el corte primero y la masticación más tarde (Fig. 8.10).

Para lograr un cambio en la conducta de alimentación se requiere sumar herramientas nerviosas a las mecánicas. La complejidad creciente del sistema de control nervioso formó lazos de retroalimentación que luego permitieron el uso de las herramientas del cuerpo (dentadura, aletas o patas, cola, etc.). Adicionalmente, se agudizaron los sentidos, por lo que se pudo obtener información del medio ambiente, tanto para el ataque como para la defensa. En síntesis, se dio una combinación en la adquisición de sensores (sentidos), el sistema de control (cerebro) y los ejecutores (las herramientas del cuerpo).

Los primeros cordados no mostraban un ensanchamiento especial en el extremo anterior del cuerpo (el encéfalo) y sus sentidos eran rudimentarios. La selección natural favoreció que un grupo de aquellos cordados complejizaran los órganos sensoriales. También habría favorecido que en la región especializada en la captura del alimento (boca), el extremo anterior de la notocorda se ensanchara formando un cerebro (Fig. 8.11).

Como portador de los órganos de los sentidos y del control del organismo, el cerebro necesitaba ser protegido, y resultó seleccionable la presencia de una caja craneana unida a la columna dorsal. Esta unión puede ser rígida o móvil. En algunos cordados, se seleccionó positivamente la protección de esa delicada zona, por lo que la cabeza permaneció rígida pero segura. En los primeros tetrápodos, se lograría mayor movilidad cuando en la columna vertebral se diferenciara el cuello del tronco y el cráneo.

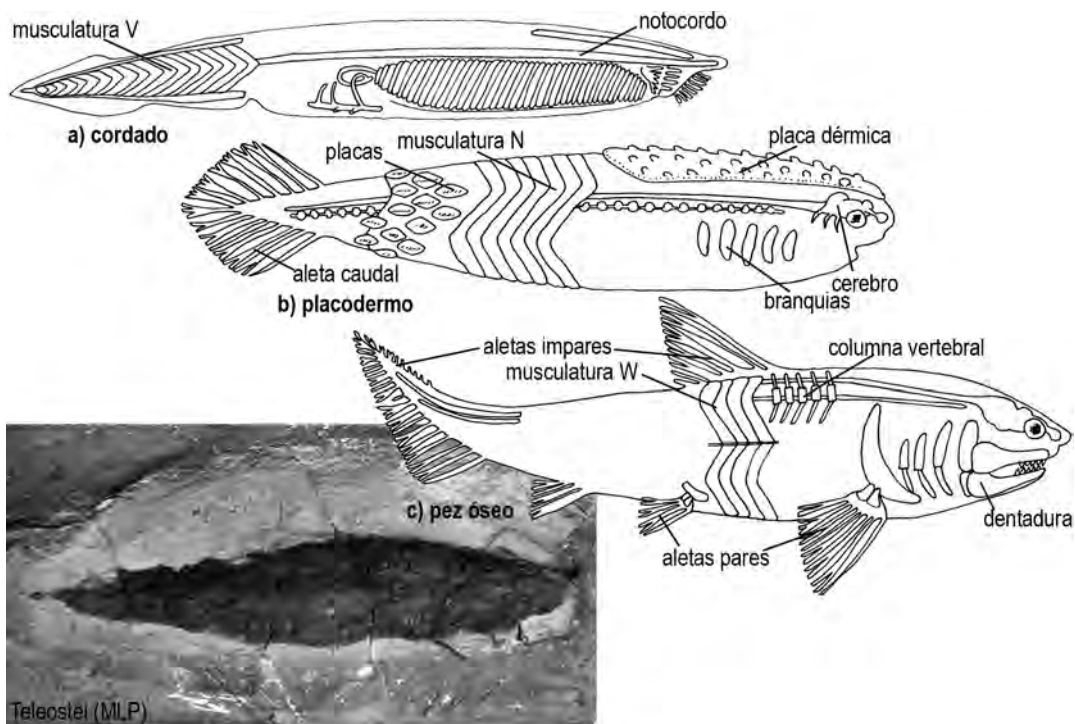
A pesar de resultar de obvia ventaja la posibilidad de girar la cabeza en la captación sensorial, se ha perdido seguridad en la evolución de los vertebrados al exponer tan libremente una estructura altamente compleja y sensible como el cuello.

Las aletas y el movimiento

Mientras lo normal es observar que la selección natural actúa mediante la readaptación de funciones preexistentes, en los primeros peces se generaron nuevas estructuras y funciones antes ausentes. A las herramientas disponibles y el sistema de control se le agregó el sistema motor.

En los peces, hay aletas impares y aletas pares, que incluyen a los apéndices pectorales y pélvicos. Por un lado, dan estabilidad (por eso son aletas pares colocadas a ambos lados de la simetría axial), mientras que el movimiento que impulsa al pez es producido por la aleta impar, ubicada en la cola (Fig. 8.12).

Las características del cuerpo, de las aletas y el tipo de locomoción, están ligados a la forma de vida. La forma del animal será diferente si vive en forma seden-



8.11. Principales innovaciones que se observan en tres grupos sucesivos. Los cordados basales, los agnatos y placodermos y los peces óseos. Como se observa, la estructura muscular ligada a la natación se vuelve más compleja; mientras se desarrolla la estructura ósea de soporte, las aletas y la dentadura. No obstante, ninguno de esos cordados era imperfecto, o le faltaba algo, y cada uno de esos grupos originó millones de formas basadas en el modelo original.

taria sobre el fondo o lleva una vida pelágica de navegación permanente. El movimiento puede lograrse con las aletas y la cola, con la ayuda o no de la ondulación del cuerpo. El movimiento ondulatorio es una característica que se origina en esta etapa y que será heredada por algunos anfibios y reptiles que mantuvieron la forma de impulso de los peces.

Las superficies laterales dan estabilidad en la natación, pero además permiten direccionar el movimiento mediante cambios hacia arriba y abajo. En tanto la cola vertical permite dar impulso mediante movimientos ondulatorios.

La Selección Natural favoreció dos diseños generales de aletas: la lobulada (estructura cilíndrica) y la radial (plana) (Fig. 8.13).

2.2. Sentidos y agregación

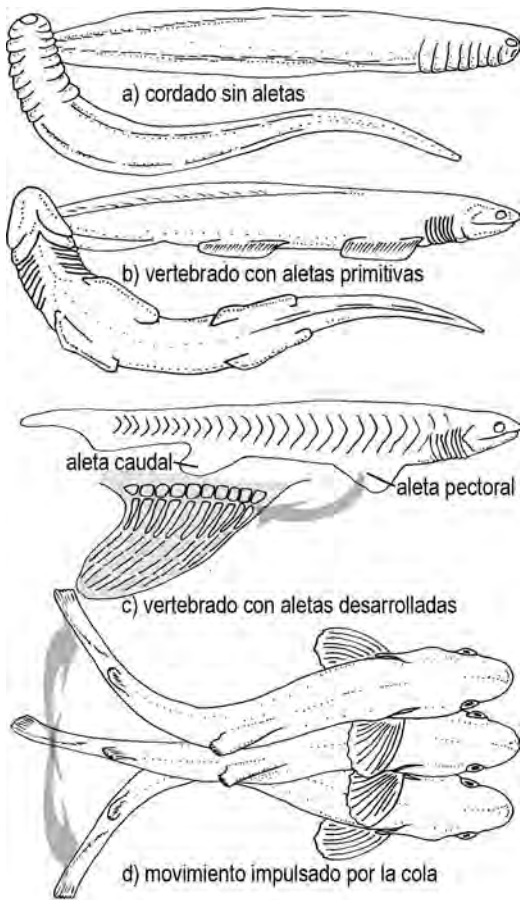
Dos nuevos sentidos

Si algo diferencia a los vertebrados de los ancestros "invertebrados" es la sensación mejorada de distancia.

Esto es resultado de optimizaciones en sentidos como la vista y el olfato, así como detectores de proximidad, el electro-receptor y la línea lateral de los peces. Son el germen de la conducta compleja que se analiza en un apartado anexo.

Los peces hicieron uso de sentidos que ya estaban disponibles en sus ancestros, como la visión y la detección de algunas moléculas químicas (olfato y gusto). El olfato y gusto en el agua tienen la particularidad de que ambos trabajan sobre moléculas disueltas, así que la solubilidad y no la volatilidad es la propiedad determinante. Además, desarrollaron la habilidad para detectar feromonas, lo cual aumentó la complejidad en el comportamiento reproductivo. Ligado a estos sentidos, aparecieron nuevas conductas como las migraciones hacia los lugares de nidificación y la agregación en cardúmenes.

Pero a la vez, los peces introdujeron otros sentidos que serían novedosos en esta etapa, como los electrodetectores y las líneas laterales al dorso, que son sensibles a los cambios de presión. Además se sabe que muchos



8.12. Modelo de origen de las aletas en los peces. Las aletas pueden ser impares (sobre el eje del cuerpo) o aletas pares (colocadas a los costados). Los primeros cordados ya mostraban la forma de desplazamiento sinusoidal de los peces modernos.

peces y descendientes utilizan el campo magnético terrestre para navegar.

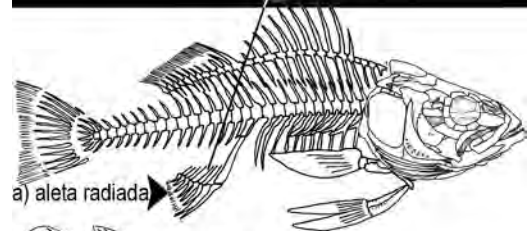
La línea lateral es un órgano sensorial usado para detectar movimiento y vibración en el agua circundante, lo que ayuda a evitar colisiones, a orientarse en relación a las corrientes de agua y localizar a las presas. Las líneas laterales son visibles en forma tenue como un recorrido a cada lado del cuerpo desde el opérculo (la estructura que cubre las branquias) hasta la base de la cola. Pueden estar acompañadas con electro-receptores.

Los receptores que componen la línea lateral están formados por "neuromastos", o grupos de células ciliadas que se encuentran en canales paralelos a la superficie de la piel. Los cilios (son pelos o flagelos) están rodeados por una cúpula que sobresale de la célula y

que se mueve de acuerdo con la presión y dirección del agua circundante. La forma de trabajar es similar a las células ciliadas que se encuentran en el oído interno y que se utilizan para mantener el equilibrio en todos los vertebrados. Esto ha permitido sugerir que la línea lateral de los peces y el oído interno de los tetrápodos comparten un origen común.

El grado de desarrollo del sistema de la línea lateral depende del modo de vida del pez. Por ejemplo, los que son nadadores activos tienden a tener más detectores en contacto con el agua circundante y la línea se ubica más lejos de las aletas pectorales. Esto ayuda a reducir la cantidad de "ruido" que genera el movimiento de las aletas al nadar.

El otro sentido es el electro-sensorial. Es la capacidad de muchos peces y tiburones para detectar señales eléctricas mientras cazan y nadan. Se ha sugerido que deriva de células neurales que son comunes en el desarrollo de los vertebrados. Esta capacidad está localizada



8.13. De acuerdo con su forma, las aletas los peces se clasifican en aletas radiadas y aletas lobuladas. Las últimas son las que originarían a los brazos de los tetrápodos.

Dos reliquias de la evolución

El origen de la inmunidad

El sistema inmunológico actual es casi igual al que se podía observar en el período 500-450 Ma. Una persistencia que no nos sorprende. A pesar de los ajustes que ocurrieron en los siguientes millones de años, la estructura básica estaba presente en los vertebrados del Ordovícico.

Un organismo puede usar a otro como alimento o como hospedador. De esos conceptos surgimos nosotros: los eucariotas. Sin embargo, que hayamos permitido la integración de mitocondrias, cloroplastos y algún flagelado, no implica que lo mismo pueda ser aplicado a cualquier procariota.

Desde el origen mismo de la vida animal, la relación con los procariotas, y en particular las bacterias, fue conflictiva. Si bien ambos grupos coexisten y en muchos casos las bacterias son imprescindibles, los animales han desarrollado diferentes defensas contra las bacterias que se comportan como enemigas. Se ha dicho que “las bacterias son un buen esclavo, pero un mal amo”.

La primera defensa fue desarrollada ya por invertebrados marinos antes del Cámbrico, y se trataba de mecanismos innatos (heredables genéticamente): los leucocitos. Estas células especializadas rodeaban y devoraban al invasor y además liberaban proteínas que servían como alarma para el resto del organismo. Los leucocitos se encuentran normalmente activos en el cuerpo desde antes de que ingrese el invasor. Este sistema innato y de evidente utilidad, se difundió por toda la diversidad de los animales.

Sin embargo, cerca de 500 Ma atrás, un nuevo mecanismo comenzó a evolucionar en los vertebrados (probablemente en los agnatos). Se trata de la inmunidad adquirida, caracterizada por glóbulos sanguíneos especializados, llamados linfocitos. Éstos vagan por el sistema circulatorio y cuando encuentran al intruso se activan y multiplican. Es un sistema retardado ya que requiere varios días desde la detección hasta que los linfocitos apropiados puedan actuar en forma mancomunada y selectiva contra el invasor. Durante el ataque liberan anticuerpos especializados.

Un tercer elemento evolucionado en forma muy temprana es la capacidad de distinguir lo propio de lo ajeno. Pero, mientras en los invertebrados no existe una capacidad de memoria de

las infecciones anteriores, en los vertebrados se desarrolló esta memoria en la respuesta inmunitaria. De esta forma, ante una segunda infección con el mismo origen, el contraataque tiene lugar en menor tiempo.

Un dato revelador en este concepto se obtiene cuando se compara el tiempo de rechazo de un injerto que se realiza por segunda vez. Si existe memoria inmunológica el tiempo de rechazo debe ser menor en la segunda oportunidad. Mientras en los invertebrados el tiempo de rechazo es el mismo y en los humanos es mucho más rápido, en los tiburones es intermedio. Esto indica que el sistema se “puso a punto” en el período en que se separaron los peces cartilagosos de los tetrápodos (hace 450 Ma).

Los invertebrados muy antiguos no tienen linfocitos. Pero en las lombrices (se estima que los anélidos se originaron hace unos 500 Ma) se han encontrado células que son precursoras de ellos y una proteína que sugiere a los anticuerpos; es la lectina. La lectina se une a las moléculas de azúcar, se vuelven pegajosas y se apelmazan en la superficie celular. La lectina está también presente en las bacterias y plantas, por lo que su estructura química es muy antigua y sus usos son variados. No debe sorprender ya que es algo característico de las proteínas, como en el caso de las hormonas.

Otro ejemplo que apunta en la misma dirección ocurre en los insectos. Estos liberan una proteína antibacteriana llamada lisozima. Pero también se la encuentra en la saliva y lágrimas humanas, así como en la clara de los huevos. Es otra molécula antigua precursora del sistema inmunológico adquirido.

Hasta aquí la descripción de lo que podemos relatar a partir de lo que sabemos hoy día de la evolución del sistema de inmunidad de los animales vivientes. Nada pueden decir los fósiles al respecto, salvo que llamemos de esta forma a las moléculas que sobreviven desde el remoto pasado; ¿podemos hacerlo?

Nos queda una pregunta básica para nuestro análisis futuro. ¿Qué ocurrió hace 450 Ma para obligar a un nuevo mecanismo de defensa animal? Probablemente debió existir un desafío bacteriano

mayúsculo como para movilizar la selección de un nuevo sistema inmunológico.

El origen de las hormonas

La comunicación química, es decir el sistema endocrino, es el más antiguo sistema de comunicación celular. Junto con el sistema nervioso tienen la función de comunicación y coordinación interna. Pero la escala de tiempo y espacio en la que actúan es muy distinta.

El sistema nervioso trabaja con impulsos eléctricos y es efectivo para cambios rápidos y de corta duración. El sistema endócrino actúa mediante moléculas químicas que se encuentran activas por períodos largos de tiempo. El primero actúa sobre el sistema muscular, el segundo trabaja sobre casi todas las células del cuerpo.

El sistema endócrino funciona mediante hormonas (*Hormon* significa poner en movimiento). La primera hormona reconocida por la ciencia fue la secretina. El experimento que permitió detectar esta hormona consistió en bloquear las vías nerviosas en un perro, pero no los vasos sanguíneos ligados al sistema digestivo. Como la secreción de jugos gástricos continuó siendo normal, se llamó secretina a la sustancia que, transportada por el flujo sanguíneo (mientras el nervioso estaba interrumpido), tenía influencia sobre el páncreas.

La señalización química existe aún en los organismos unicelulares, es casi tan antigua como la vida. El sistema nervioso se encuentra en todos los animales, pero no en otras ramas del arbusto de la vida. La comunicación química es anterior a la eléctrica y mucho más resistente al cambio.

Las hormonas en particular son moléculas muy antiguas que han evolucionado con gran lentitud, pero que se han adaptado para cumplir funciones nuevas. Esta es una prueba evidente que la naturaleza tiene inercia a los cambios y si tiene que hacerlo, lo hace en la forma más simple posible, usando lo ya disponible para las nuevas necesidades.

Por ejemplo, la prolactina (producida en el hipotálamo) regula la producción de “leche de buche” en ambos sexos de las palomas. Pero lo hace también con la leche materna del ser humano; en los anfibios los prepara para la reproducción y en los peces que migran entre agua dulce y salada

(como el salmón) regula el mantenimiento del equilibrio osmótico con el cambio de agua. En otras clases de peces la prolactina controla el cambio de color actuando sobre las células que forman pigmentos en la piel. Así que la molécula de prolactina es común (y anterior en el tiempo) a todas estas ramas animales.

La entrada de un estímulo al cerebro, incita al hipotálamo a activar al sistema nervioso autónomo. Cuando la hormona adrenalina comienza a circular, el animal muestra emociones frente al estímulo. Se sabe que los animales gustan del estado de excitación ya que cuando se los habilita para activar electrodos conectados al cerebro, lo hacen hasta quedar exhaustos. El hipotálamo genera la hormona dopamina que controla las funciones como el apetito y los estímulos sexuales. Ofrece el estado de excitación ligado a la “búsqueda” de comida y pareja. El hipotálamo es un subproducto del proceso de encefalización que ocurrió en el Ordovícico.

La conducta y las hormonas interactúan, ya que la conducta afecta a la generación de hormonas. El cortejo en los grupos coloniales es una actividad tendiente a sincronizar la reproducción. De esta forma, las distintas parejas se encontrarán en etapas similares de reproducción. También el medioambiente afecta a las hormonas. Por ejemplo, la duración del día estimula la glándula pituitaria que genera gonadotropina, la cual actúa sobre el metabolismo de grasas y la muda de plumas de las aves.

La glándula pineal produce la hormona melatonina que actúa sobre el ritmo circadiano (cerca al día). Se la utiliza para sincronizar el ritmo interno con los ciclos externos de día-noche. La glándula pineal es sensible a la luz y la hormona melatonina está vinculada a la reproducción. También provoca el exceso de alimentación que almacena grasas previo al ciclo reproductivo.

Un tipo interesante de hormona son las endorfinas. Son opiáceos naturales del cuerpo que controlan el dolor. Presentan una actividad similar a la morfina como analgésico natural contra el dolor.

Todos estos ejemplos, algunos tan antiguos como la vida pluricelular, nos alertan sobre como la vida conserva y utiliza asiduamente las “reliquias de la abuela”.

en lo que se conoce como ampollas de Lorenzini. Las cuales son capaces de detectar la pequeña electricidad generada por la contracción muscular débil de una presa al esconderse.

En los tetrápodos que abandonaron el agua se perdieron las líneas laterales y la habilidad de percepción de los campos eléctricos. En los primeros tetrápodos, la presencia de líneas laterales que surcan los huesos craneanos nos habla de su modo de vida acuático, y están presentes también en anuros muy acuáticos como las "pipas".

Un detector eléctrico es interesante en el agua ya que es buena conductora de la electricidad, pero inútil fuera de ella porque el aire es un mal conductor. Por ejemplo, los tiburones son predadores que dependen poco de la visión ya que balancean la cabeza (similar a un detector de metales).

La habilidad de orientarse mediante el campo magnético terrestre está presente en algunos peces, reptiles y aves. Así que este sentido ha perdurado en muchos grupos de tetrápodos debido a que el campo magnético terrestre es detectable tanto en el agua como en el aire (ver capítulo 13).

El origen de los cardúmenes

La evolución de nuevas herramientas (como las mandíbulas y aletas) y de los controles (como los sentidos y el cerebro), hicieron más complejas las conductas. La caza y alimentación, la reproducción y migraciones, son algunos de los aspectos que empezaron a volverse más elaborados como producto de la escalada entre predadores y presas.

Un aspecto interesante de la conducta es la sociabilidad, que en los peces puede observarse como el comportamiento de agregación (un grado de sociabilidad básico). Más del 50% de las 22.000 especies de peces forman agregaciones en algún momento de la vida. Un cardumen es un conjunto de peces similares, aunque puede no ser "específica" de una especie. Se puede reservar el término "banco de peces" para grupos de la misma especie, nadando en una alta sincronización y de manera polarizada.

Para lograr una agregación de peces, los individuos deben comunicarse con los vecinos cercanos mediante la visión y el sentido de proximidad dado por la línea lateral. Se ha observado que cuando dos peces nadan juntos, uno guía al otro. Pero cuando hay tres peces desaparece la función del guía y cada uno ajusta la dirección y velocidad respecto a los otros dos. ¿Será este el umbral para definir la conducta de agregación en los peces?

Los grupos de peces se mueven con patrones com-

plicados de conducta. El grupo entero puede responder indirectamente a un solo individuo, ya que la respuesta de cada uno es una señal para el vecino. Si bien la posición dentro del grupo y el movimiento parecen más ligados al azar que a una estructura regular, la tendencia es a mantener una distancia y ángulo determinado.

Un aspecto interesante es quién determina la dirección de movimiento del cardumen. En el caso de los movimientos migratorios, pareciera que muchos miembros saben a donde ir, pero para el comportamiento de forrajeo probablemente estén liderados por un reducido número de los más experimentados. Es probable que debamos buscar por este lado el origen de la agrupación en cardúmenes.

La conducta de agregación

Antes de que pudiéramos observar relaciones parentales como monogamia o poligamia, ya existía la agrupación anónima. Se podrían rastrear ejemplos hasta las bacterias que se agrupan en cadenas, pero preferimos referirnos a los grupos de peces ya que tienen características destacables.

La formación del cardumen beneficia al grupo, aunque la Selección Natural no trabaje sobre grupos sino sobre individuos. Sin embargo, si los miembros del grupo se encuentran estrechamente emparentados podríamos aplicar la Selección Parental, ya mencionada en el caso de las hormigas en el capítulo 7. Se han reportado casos donde verdaderamente existe un mayor parentesco entre miembros de un cardumen respecto a los miembros de otros, con lo cual sería factible aplicar la Selección Parental.

El comportamiento de agregación trae beneficios desde el punto de vista de la defensa contra predadores, mejorando el éxito de forrajear y aumentando la probabilidad de apareamiento. Estas serían ventajas para el individuo y se lograron mediante la Selección Natural.

Cuando un predador aparece, el cardumen se junta aun más, reduciendo el volumen y la probabilidad de detección. Cuando se produce el ataque, el enjambre se dispersa en todas direcciones. Esta reacción produce el "dilema del predador", consistente en la confusión de sus sistemas sensoriales. En un predador existirá una presión evolutiva para disponer de sistemas sensoriales muy agudos a fin de detectar el cardumen a la distancia. Pero a la vez, un sistema refinado de detección se ve alterado en el momento mismo de la confusión generalizada, donde sería preferible un sistema más generalista.

El cardumen ofrece también un incremento de la eficiencia hidrodinámica. Para ello, se debe elegir pertenecer a un cardumen de individuos similares en apariencia. Es el "efecto de pares" que posibilita además a

El origen y la evolución de la conducta

Niveles de conducta

Cada conducta es una adaptación orientada a sostener la supervivencia. Es un mecanismo homeostático (del griego, igual posición), de alta sensibilidad y poder; un mecanismo de “acción-reacción” (innato o consciente) para reestablecer y mantener el *status quo*.

El estudio de la conducta ha tenido dos enfoques, por un tiempo antagónicos. Se trata del fisiológico y del psicológico. El primero se ocupa de los mecanismos y la relación con el sistema nervioso y endocrino. El segundo se ocupa de los factores y la historia que afectan a la conducta y se la denomina *etología* (del griego *eto* costumbre).

Un etólogo estudia la conducta de los animales en libertad, es decir, su comportamiento en la naturaleza. Pero en este trabajo nos ocupamos de animales extintos, que hoy nos hablan mediante sus fósiles. Por ello recurrimos a las analogías con animales vivientes, que nos sugieran cosas acerca de la etología de los extintos.

Existe una amplia gama de estadios entre los actos reflejos simples y la conducta compleja. Los niveles más simples pueden caracterizarse mediante algunos parámetros generales:

- Latencia es la demora entre el estímulo y el efecto. La demora es producto de poseer umbrales de reacción (no se reacciona con estímulos por debajo de cierto valor). Además, el efecto tarda en desaparecer una vez que es activado (es el efecto de histéresis).
- Adición (la sumatoria de estímulos): es la acumulación de estímulos de diferentes órganos sensoriales y en distintos momentos (adición espacial y temporal).
- Calentamiento y fatiga: Algunas conductas requieren de un período de calentamiento, donde la intensidad de la respuesta aumenta si se mantiene el estímulo. También se puede observar una fatiga, que es el decaimiento de la conducta (acostumbramiento) cuando el estímulo es repetitivo.
- Inhibición: Es la propiedad por la cual se controla la conducta, de forma que los mismos estímulos no siempre determinan la misma conducta.

La conducta es normalmente estereotipada (tiende a desarrollarse de la misma forma) y especí-

fica (ocurre con pocas variaciones entre individuos de la misma especie). Estas características son más evidentes en la medida que tratamos grupos vivientes más antiguos.

Conducta en las bacterias

Las bacterias, junto con las arqueas, son los organismos más antiguos que conocemos (capítulo 4). Pero el grado de conducta que se observa en ellas es más complejo del que intuitivamente les asignamos.

A pesar de ser organismos unicelulares, no se comportan en forma totalmente autónoma. Por ejemplo, forman comunidades complejas (como filamentos); cazan y encierran a la víctima en grupo (existe la relación predador-presa); dejan señales químicas que movilizan al resto de los individuos (si una bacteria se aparta del grupo vuelve de inmediato); si entran en letargo lo hacen en conjunto, etc. Solo se encuentran bacterias aisladas y solitarias en los laboratorios científicos.

Tomemos un ejemplo de conducta observable en las cianobacterias (son las algas verde-azuladas del borde de las lagunas). *Anabaena* es una cianobacteria que se agrupa en cadenas de células eslabonadas. Son muy antiguas y soportan temperaturas extremas de hasta 73° C; recordemos que la temperatura del planeta descendió lentamente a lo largo de su historia y cuando aparecieron las cianobacterias la temperatura era superior a los 50° C (ver capítulo 4).

Forman una comunidad fotosintetizadora en presencia de abundante nitrógeno. Pero en caso de que el nitrógeno escasee se dividen el trabajo e intercambian materiales. Entonces, se reproducen algunas bacterias que no tienen clorofila (para la fotosíntesis) y en cambio sintetizan nitrogenasa. De esta forma inician la fijación del nitrógeno necesario.

Se observa entonces que las colonias de bacterias muestran diferenciación de individuos tanto en forma como en propiedades bioquímicas diferentes.

La conducta se encuentra influenciada por el instinto y el aprendizaje. El instinto opera mediante la selección natural que actúa durante la evolución de la especie. El aprendizaje tiene su aporte durante la historia del individuo. El instinto es más rígido y difícil de cambiar, pero es más duradero, ya que

es el cúmulo de muchas generaciones de evolución. El instinto es la solución adecuada para especies de vida corta o con un bajo interés parental al nacer, y por lo tanto, con pocas posibilidades de aprendizaje.

La selección natural ha favorecido las respuestas heredadas en las especies donde la lentitud del aprendizaje puede ser fatal. En las bacterias resulta difícil obtener evidencias que abonen la idea de aprendizaje, esto parece más obvio en los seres pluricelulares.

Conducta de los primeros vertebrados

Las bacterias tienen una conducta elemental gobernada por la química; los peces muestran una conducta más compleja producto del sistema nervioso, que es eléctrico. Esta es la primera diferencia: En bacterias y plantas no ha evolucionado un sistema de comunicación interna basado en la electricidad (de velocidad casi instantánea).

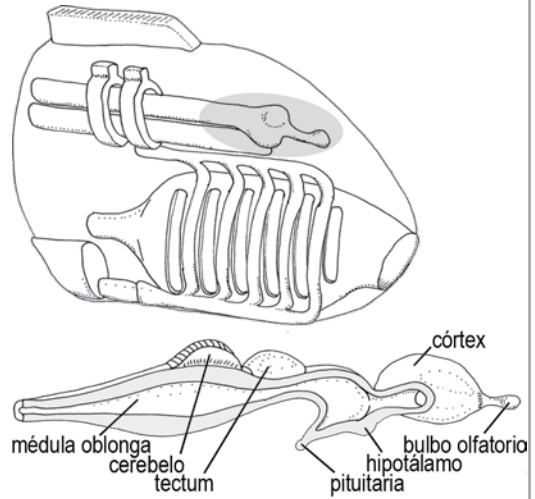
En los vertebrados en general, tanto el control de las funciones básicas como de las conductas complejas se encuentra repartido entre el sistema nervioso y el endocrino. El sistema nervioso tiene su centro en el cerebro (Fig. 8.14) y el endocrino está formado por glándulas internas que liberan hormonas directamente en el líquido extracelular.

Junto con el desarrollo de los primeros vertebrados se inicia el proceso de encefalización y se ajusta el control hormonal ya existente. La complejidad del sistema nervioso seguirá evolucionando en todos los grupos de vertebrados futuros, pero el sistema endocrino queda establecido en esta etapa evolutiva.

Llama la atención que en un momento tan temprano se haya producido un salto en los soportes de la conducta y que en el futuro se observe una mayor complejidad del sistema nervioso (eléctrico), pero un casi un estancamiento del endocrino (químico).

La encefalización del sistema nervioso (hace 500 Ma) produce un cambio en el control de la actividad motora. Konrad Lorenz (1903-1989) cita a un colega: "...cuando un perro corre, el perro mueve las patas; cuando un erizo de mar corre, las patas mueven al erizo de mar...". Esto nos sugiere que existe un salto cualitativo entre la conducta reactiva y la conducta compleja, que ocurre en esta etapa de la evolución.

¿Tienen los peces una conducta compleja? Ya hemos mencionado la conducta de los cardúmenes,



8.14. La forma original del cerebro en los primeros pasos de la encefalización.

pero ésta pudo ganarse por selección natural y ser un comportamiento innato, con escasa participación del aprendizaje. Pero existen otras evidencias muy sólidas de aprendizaje.

Una de las funciones básicas en la reproducción sexual es la selección de la pareja y la forma de hacerlo puede darnos una idea de conductas complejas. Darwin advirtió sobre la importancia de la Selección Sexual en 1871, cuando señaló que los rasgos de los machos que atraen a las hembras se propagan con el éxito reproductivo. La existencia de selección sexual es un indicador clave de conducta compleja.

La selección sexual es muy antigua, no solo está presente en los peces sino en insectos y otros invertebrados. Esta distribuida en todo el reino animal, pero no en el vegetal. Aunque las plantas también tienen reproducción sexual, no existe un control selectivo de la pareja reproductora, al menos no en lo que no sea simplemente una incompatibilidad mecánica o temporal.

En los animales machos, los caracteres más "costosos" de producir y mantener, son una propaganda a favor de su vigorosidad. Si bien es posible pensar que las reglas para la selección del macho son innatas en las hembras, se ha probado en ensayos que en las aves con reproducción promiscua interviene un factor exclusivamente social: la imitación. Las aves hembras prefieren a los machos

que tienen más hembras, aun con caracteres menos interesantes.

Cuando se investigó sobre peces se encontró un resultado sorprendente. Si a una hembra se le presentan dos machos similares, uno solitario y otro con muchas hembras, elige al que tiene más hembras. Significa que selecciona por imitación. Pero si en cambio, el macho solitario tiene mejores caracteres secundarios, lo prefiere aunque no sea el que más hembras posea. Es decir, selecciona por calidad. Esto quiere decir que existe un umbral donde la hembra cambia de conducta. Los peces toman decisiones que son culturales a la hora de seleccionar pareja.

Origen del juego

La etología ha demostrado que los animales están en condiciones de aprender y que una buena parte del aprendizaje se realiza durante el juego. Pero el juego es un absurdo desde el punto de vista de la evolución; ya que requiere mucha energía sin brindar alguna ventaja económica. El balance está en rojo ¿Por qué se juega entonces?

El juego sirve para experimentar sin riesgos una actividad que puede tener utilidad en el futuro. En los jóvenes se realizará con la lucha, la sexualidad, la crianza, etc. En la sociedad humana, en especial la occidental, la educación de los padres induce los juegos que modelan a los niños según su sexo en funciones sociales diferentes (la lucha en los varones y la crianza en las mujeres); con evidentes ventajas sociales para el macho.

Durante el juego no solo se aprenden los roles sexuales y sociales. También, gracias a movimientos casuales se pueden obtener comportamientos no estereotipados (no repetitivos). Mediante el juego se llega a la invención de situaciones y conductas. Entonces, el juego sí tiene un valor evolutivo: al inicio es un ciclo abierto, sin una finalidad aparente y se cierra con el aprendizaje.

Para saber más sobre el origen de la conducta, de la complejidad y aprendizaje, deberíamos preguntarnos también sobre el origen del juego. ¿En qué momento el juego entre individuos jóvenes aparece en la Historia Natural? Además, estamos acostumbrados a que el juego nos provoque satisfacción: ¿En qué momento los animales empezaron a sentir satisfacción? ¿Tendrá algo que ver el origen

del hipotálamo y de la adrenalina? Se trataría de una satisfacción mecánica.

Esto nos arrastra al siguiente punto (casi diríamos que nos hace caer en el siguiente punto).

Origen de la conducta compleja

Partiendo desde niveles aparentemente básicos en los peces de hace 450 Ma, la conducta siguió complejizándose durante la evolución. Resulta difícil otorgar un origen preciso a la conducta compleja. Normalmente se encuentran involucrados innumerables pequeños cambios.

¿Sería posible que el proceso de encefalización incipiente que se observa hace 450 Ma corresponda también al origen de manifestaciones que hoy atribuimos como “superiores” (algunos suponen que son exclusivas) en el ser humano, por ejemplo el placer?

Cuando la hembra de los peces selecciona al macho ¿Encuentra al menos un infinitésimo de placer por seleccionar al mejor espécimen del sexo opuesto?

Se nos puede decir que los animales (no humanos) no sienten placer. Si así fuera, en la naturaleza tendríamos un desbalance, donde los animales pueden sufrir pero no sentir placer. Si todas las manifestaciones que podemos observar han sido logradas por evolución (excluimos la posibilidad de intervención divina), debieron tener un origen y luego evolucionar. Manifestaciones como el placer y los que llamamos sentimientos, aunque reducidas, debieron existir en aquellos animales. Sin duda tomaban decisiones, debían saber de quién escapar o a quien atacar, quién era sexualmente atractivo y quizás sentían una fracción de placer al hacerlo.

Darwin señala observaciones realizadas en mamíferos no humanos como el placer, dolor, felicidad, sufrimiento, terror, desconfianza, falsedad, valentía, timidez, resentimiento, venganza, celos, orgullo, vergüenza, modestia, generosidad y sentido del humor.

Carl Sagan (1934-1996) va más lejos y utiliza la palabra conciencia ligada a los animales. “Y si (como nos dice Sagan) luego de ponderar nuestras ideas decidimos que aquellos animales eran autómatas, que no poseían nada de conciencia y sentimientos, cómo podemos estar seguros que lo mismo no es válido para nosotros”.

cualquier miembro no ser preferido por el predador. Este efecto “de pares” consigue homogeneizar el cardumen. También desde el punto de vista del color.

Cuando un pez selecciona un cardumen para unirse estaría aplicando una habilidad aprendida (que no es innata); ya que lo buscado es asociarse a un cardumen similar a aquellos en los que participó en el pasado con más éxito (es una forma de impronta).

2.3. Un hermoso mundo en colores

En algún momento de la evolución apareció la capacidad de percibir los colores. Para que los colores existan no basta con que estén presentes, es necesario que sean apreciados o al menos, tomados en cuenta como información.

Los colores fueron utilizados para llamar la atención en el cortejo, como diferenciador entre especies y sexos y como mecanismo mimético. Pero para que esto fuera posible era necesaria la concurrencia de dos adaptaciones, los pigmentos y estructuras que dan origen al color y la sensibilidad óptica y neural adecuada para detectarlos e interpretarlos. Ambas adaptaciones estaban disponibles desde el Cámbrico, así que para la etapa de evolución primigenia de los peces es muy probable que la coloración fuera usada tanto para mimetizar como para destacar al animal.

Los pigmentos que dan color a la piel y los que detectan la luz en la retina del ojo se encuentran bajo control genético. Si bien no existen fósiles que puedan guardar restos de la coloración, es posible mediante el estudio molecular de genes conocer la evolución de estas capacidades.

El color es producido por uno o la combinación de dos efectos: la acción de pigmentos biológicos contenidos en las células y el efecto físico estructural de difracción de la luz en estructuras inorgánicas.

Los genes determinan la producción de los pigmentos o estructuras difractantes y recientemente se ha verificado que el mismo gen (llamado *kitlg*) es el responsable de hacerlo tanto en los peces como en los humanos. Esto se verificó con *Gasterosteus*, un pez que se adaptó a innumerables lagos que surgieron después de la última glaciación en América del Norte. Por ello se diferenciaron en coloración muy rápidamente adaptándose a diversos hábitats, temperaturas, predadores, formas de conseguir pareja, etc.

Los colores pigmentarios son producidos por tres tipos de moléculas: melaninas, carotenoides y porfirinas. Las melaninas son las más comunes (es sintetizado por oxidación del aminoácido tiroxina). La intensidad del color depende de la concentración del pigmento, el exceso de pigmento produce ejemplares oscuros. Por deficiencias genéticas los individuos albinos no sintetizan la tiroxina.

Los carotenoides son colorantes químicos presentes también en los vegetales (zanahoria) y que dan lugar a tonos entre amarillo y rojo. Las porfirinas son un grupo de pigmentos nitrogenados (con estructura parecida a la hemoglobina) que dan colores rojos, marrones y verdes. El color proviene del cobre que está contenido dentro de la molécula (ocupa el lugar del hierro en la hemoglobina, el cual da el color rojo).

En cambio, los colores estructurales se producen por la difracción de la luz en forma similar a un prisma. Colores como el azul, verde y violeta son estructurales porque se producen de acuerdo con la disposición particular de la difracción y orientación de la luz solar. La luz se difracta en zonas que contienen burbujas de aire. Estas burbujas tienen una función similar a las gotas de agua que originan el arco iris en la lluvia. Los tonos metálicos (azul y violeta) son originados por la refracción de la luz y varían según el ángulo en que nos encontramos, tal cual ocurre con los colores metálicos de una mancha de aceite en el agua.

Los diferentes invertebrados del Cámbrico ya tendrían de coloración estructural en el exoesqueleto producidos por la quitina distribuida en las púas y escamas. Seguramente el uso de estos colores era más apropiado como advertencia que como cortejo.

Pero también existe coincidencia en cuanto hace a los genes que controlan a los pigmentos visuales. Se conocen tres grupos de genes controladores de pigmentos que se disponen en las células de la retina. Estos pigmentos actúan detectando longitudes de onda diferentes y se llaman opsinas y cromóforos.

El gen más antiguo (LWS/MWS) trabaja en longitudes de onda de 550 nm. Luego aparecieron los genes que se sintonizan en el frecuencia del ultravioleta (SWS1/SWS2 trabajan en 350-450 nm). Finalmente, aparecieron los genes que trabajan en 500 nm (RH1/RH2). Todos estos genes son muy antiguos, ya que se los encuentra distribuidos en todos los vertebrados, en un total acuerdo con las necesidades que les imponía el hábitat y las costumbres.

Parte 3

Mayoría de edad para los Tetrápodos

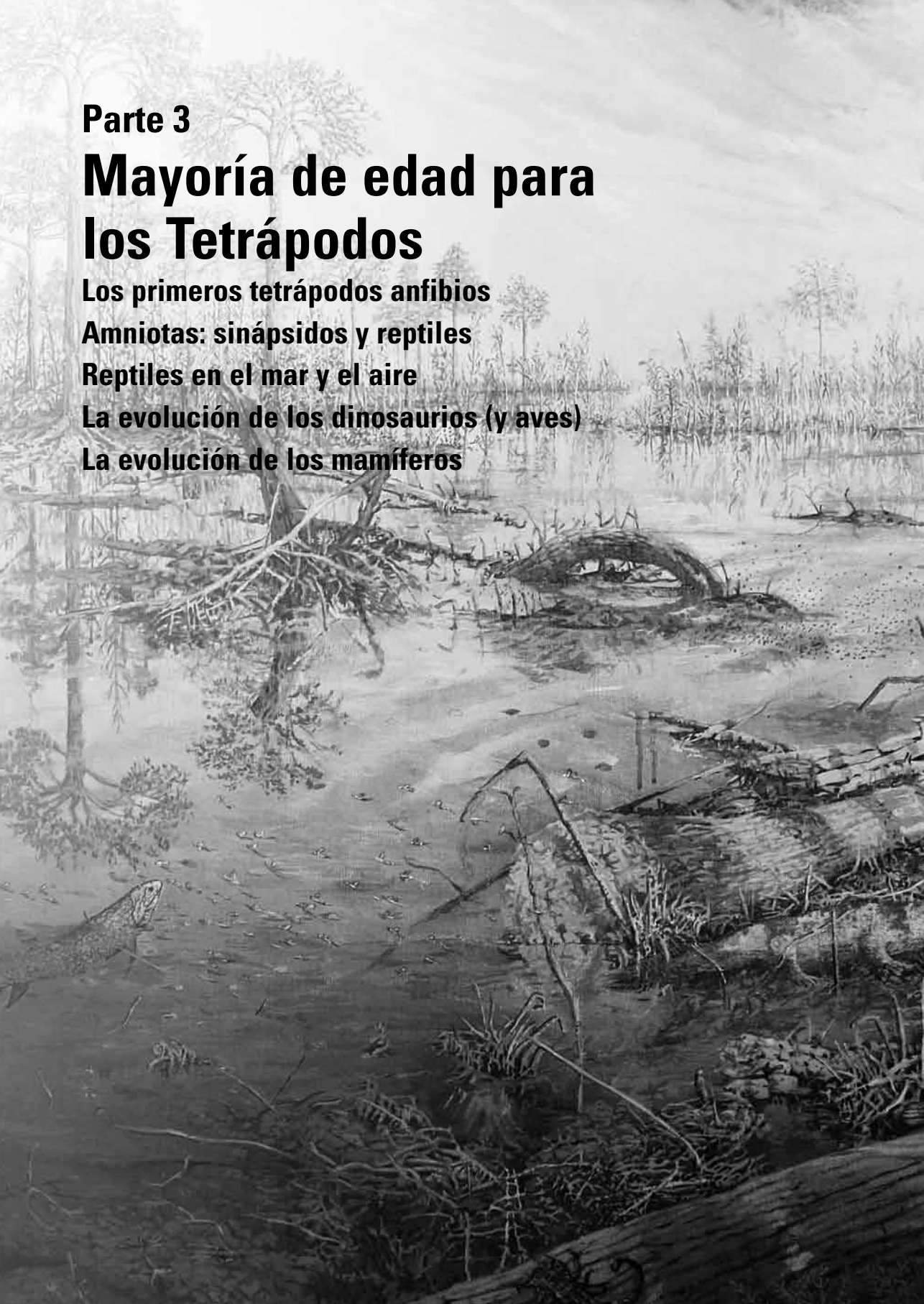
Los primeros tetrápodos anfibios

Amniotas: sinápsidos y reptiles

Reptiles en el mar y el aire

La evolución de los dinosaurios (y aves)

La evolución de los mamíferos





Mundo devónico obra del artista Federico Carden

La evolución de los peces incluyó entre sus múltiples líneas, en el período Devónico (416-359 Ma), una que originó a los anfibios, los primeros vertebrados fuera del agua. Hacia el final de este período los anfibios se habían diversificado enormemente, pero eran muy distintos a los actuales. A mediados del período Carbonífero (359-299 Ma), algún grupo de ellos presentaba una buena locomoción terrestre, un cráneo separado del hombro y desovaba en tierra, formando parte de la radiación evolutiva que originó a los primeros amniotas (capítulo 10). La enorme cantidad de cambios incorporados por los ancestros de los primeros vertebrados terrestres incluyen la estructura del cuerpo, los sentidos, el comportamiento, la reproducción; entre otros muchos, que comenzamos a estudiar aquí con los anfibios.

9 Pisando firme: los tetrápodos en tierra

1. Como pez fuera del agua

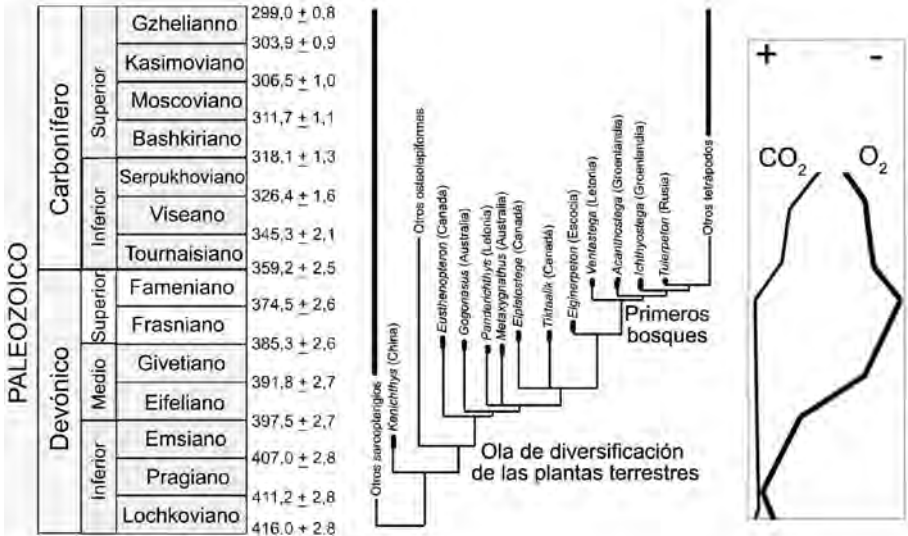
1.1. Primeras bocanadas de aire: Los peces pulmonados

En algún momento del Devónico superior, entre los pisos frasniano y fameniano (Fig. 9.1), ocurrió un importante evento de extinción. La causa principal parece haber sido un rápido evento glaciario seguido por la desaparición del oxígeno en los mares. El clima medio bajó de 22 a 19 y 17°C (como hoy), causando la glaciación de los polos.

Probablemente a raíz del frío se extinguieron numerosas plantas terrestres como los primeros grupos de

plantas vasculares (riniofitas, nematofitas y hieniales), pseudoborniales (parientes de hasta 20 m de los actuales equisetos o "colas de caballo") y, entre las progimnospermas, las aneurofitales, arqueopteridales y protopitales.

Aunque estamos lejos de hallar una explicación a este evento de extinción masiva, es posible que las grandes cantidades de materia orgánica en descomposición, muerta por la glaciación pero no degradadas a causa del frío, hayan sido enterradas desapareciendo del ciclo global del carbono (cuyo porcentaje bajó de 0,35 a 0,03%). A la vez se habrían acidificado las aguas haciendo muy difícil la respiración submarina y extinguiendo así a muchas formas marinas, en especial



9.1. Hallazgos de distintos tetrápodos según tiempo y región. Se compara esto con la concentración de gases atmosféricos estimada y los eventos de importancia ambiental.

los pequeños acritarcos (fósiles orgánicos de origen variado), quitinozoos (cápsulas o quistes de resistencia originados por algas marinas), conodontes ramiformes (parientes de los primeros cordados), y los ostrácodos (pequeños artrópodos) miocócipidos y leperditicópidos. A la vez, el oxígeno descendió de un 25% a casi un 13%. Esto habría facilitado las cosas para quienes podían ocupar los ambientes terrestres. Entre los invertebrados se encuentran los gasterópodos pulmonados y varias formas de artrópodos, aunque varios grupos se registran desde el Devónico medio como los trigonotárbidos, ciempiés, arañas, arañas-corazón (amblypígidos), escorpiones, pseudoescorpiones, artropléuridos (¡que como vimos llegarían luego a medir hasta dos metros de largo!) y arqueognatos. Por supuesto, también debemos incluir a los tetrapodomorfos, tanto los ictianos (peces) como los más cercanos a los tetrápodos, cuya radiación de formas incluiría a todos los vertebrados de tierra firme (Fig. 9.2). Curiosamente, varios grupos capaces de tomar aire atmosférico se hicieron exitosos, entre ellos los dipnoos o peces pulmonados, que muestran aún hoy una alta eficacia para la eliminación de dióxido de carbono, lo que parece haberles sido de utilidad.

Entre los más relacionados a los tetrápodos, tuvo importancia el desarrollo y agrandamiento de la región del espiráculo y la cámara espiracular, ubicada por detrás de los ojos por donde es posible que tomaran aire.

Sin embargo, aunque los tiburones también tienen espiráculo, lo usan como quimiosensor, mientras que en las rayas sirve para el ingreso del agua que se respira. Al llenarse de agua la cámara espiracular genera un espacio cerrado y a presión donde las branquias son forzadas a oxigenarse.

Entre los peces actinoptergios vivos, hay algunos que respiran aire como los bichires (*Polypterus*), peces cocodrilo (*Lepisosteus*) y amias (*Amia*). Llenan su pulmón por aspiración de aire (no usan el llenado de la vejiga natatoria por generación interna de gases, como la mayoría de los peces).

En el bichir hay un espiráculo por donde expulsan el aire tomado por la boca y llevado a pulmones. Es posible que en los fósiles con espiráculo, éste fuera parte del circuito respiratorio. Entre los sarcopterigios o peces de aletas lobuladas, los celacantos no tienen espiráculo, aunque si tienen un pulmón (que usan como depósito de aceite). Algunos celacantos fósiles deben haber usado sus pulmones para respirar, ya que la circulación sanguínea de *Latimeria* incluye un circuito relictual que va a los pulmones. Otros sarcopterigios como los peces onicodontes y varios porolepiformes tienen espiráculo. Lamentablemente, en los dipnoos, aunque sabemos de su pulmón y respiración aérea desde sus orígenes, sus

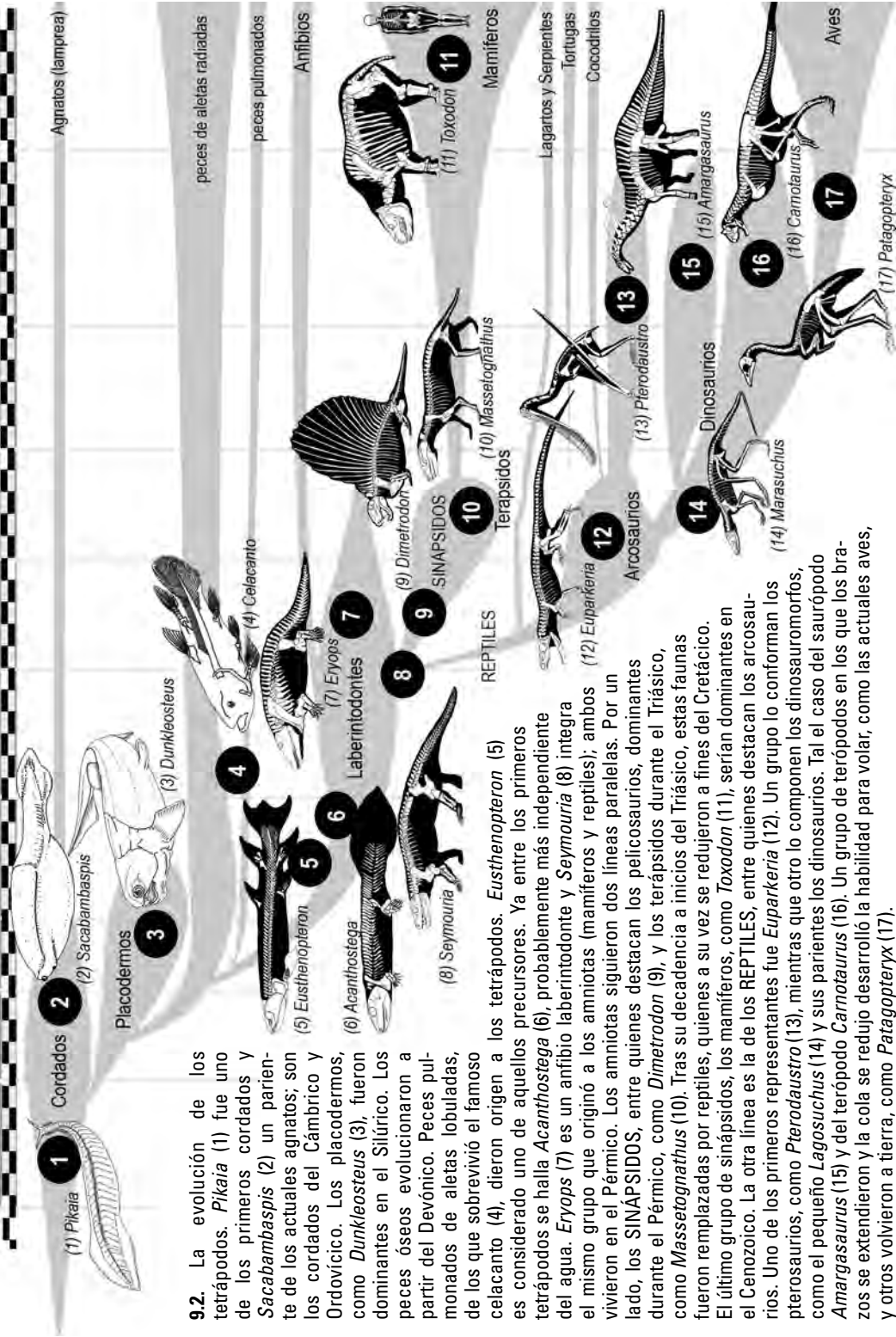
cráneos muy especializados no permiten reconocer un espiráculo.

Se supone que el tubo espiracular debería haber salido al exterior en los primeros osteíctios, pero luego se cerró, como en actinoptergios derivados y sarcopterigios vivos, incluyendo a los tetrápodos, donde el bolsillo espiracular se llena de aire pero su salida al exterior está cerrada por una membrana. De hecho, el agrandamiento de la cámara espiracular que se aprecia en la evolución de los tetrapodomorfos parece indicar que esto les fue útil. Hay quienes propusieron también que esa muesca formaba parte del sistema auditivo, junto con la membrana que la cerraba. Eso está en plena correspondencia con su función actual, ya que la cámara espiracular es hoy parte de la cavidad de nuestro oído medio, llena de aire y fundamental en la audición de todos los tetrápodos.

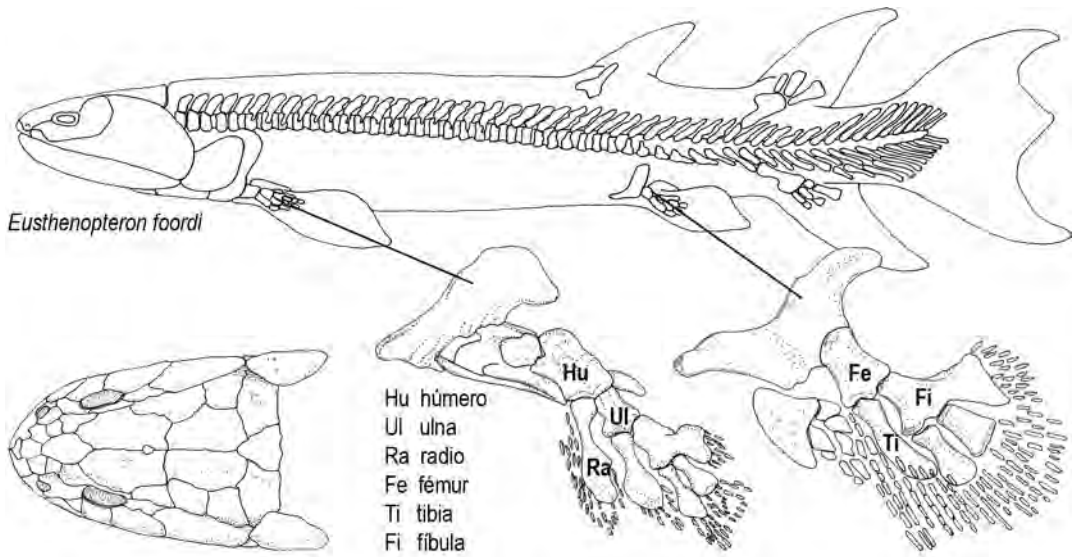
Entre los peces óseos se desarrollaron dos tipos de miembros, las aletas radiadas y las lobuladas. De acuerdo con las denominaciones introducidas en el capítulo 8, los peces con aletas lobuladas son conocidos como sarcopterigios (de *sarcos*, carne). En ellos, las aletas pares son más fuertes que en los actinoptergios y probablemente les hayan permitido, en algunas, apoyarse en aguas poco profundas de ríos o lagunas, apoyarse y quizás moverse en un ambiente de barro en las épocas de sequía estacional, sin ser aplastados por el propio peso.

Sin embargo, es muy importante que quede claro que tanto las aletas lobuladas como los pulmones de estos peces e incluso los miembros de los primeros tetrápodos no surgieron "para" poder desplazarse en tierra, ni se fueron "perfeccionando" por moverse en ese medio. Los cambios no ocurrieron como consecuencia de variaciones ambientales ni de forma gradual. Los cambios fueron anteriores y se dieron por variaciones instantáneas al azar (mutaciones) en el ADN de individuos en gestación. El desplazamiento en el medio aéreo fue entonces una opción que quienes estuvieran capacitados podían aprovechar... o no. De hecho, aquellos primeros tetrápodos que los desarrollaron eran completamente acuáticos y pasarían 40 Ma hasta que alguno de ellos explorara las costas.

Este grupo, que originaría a los futuros tetrápodos (vertebrados con cuatro patas) en general poseía uno o dos pulmones, bolsas con un origen comparable al de la vejiga natatoria de los peces de aletas radiadas. Su anatomía sugiere la adaptación a un medioambiente costero (aguas bajas y acceso fácil al aire). Sin embargo, se trata de animales completamente acuáticos, incapaces de moverse fuera del agua. Paulatinamente, a lo largo de las variaciones de su evolución, algunas especies fueron



9.2. La evolución de los tetrápodos. *Pikaia* (1) fue uno de los primeros cordados y *Sacabambaspis* (2) un pariente de los actuales agnatos; son los cordados del Cámbrico y Ordovícico. Los placodermos, como *Dunkleosteus* (3), fueron dominantes en el Silúrico. Los peces óseos evolucionaron a partir del Devónico. Peces pulmonados de aletas lobuladas, de los que sobrevivió el famoso celacanto (4), dieron origen a los tetrápodos. *Eusthenopteron* (5) es considerado uno de aquellos precursores. Ya entre los primeros tetrápodos se halla *Acanthostega* (6), probablemente más independiente del agua. *Eryops* (7) es un anfibio laberintodonte y *Seymouria* (8) integra el mismo grupo que originó a los amniotas (mamíferos y reptiles); ambos vivieron en el Pérmico. Los amniotas siguieron dos líneas paralelas. Por un lado, los SINÁPSIDOS, entre quienes destacan los pelicosaurios, dominantes durante el Pérmico, como *Dimetrodon* (9), y los tetrápodos durante el Triásico, como *Massetognathus* (10). Tras su decadencia a inicios del Triásico, estas faunas fueron reemplazadas por reptiles, quienes a su vez se redujeron a fines del Cretácico. El último grupo de sinápsidos, los mamíferos, como *Toxodon* (11), serían dominantes en el Cenozoico. La otra línea es la de los REPTILES, entre quienes destacan los arcosaurios. Uno de los primeros representantes fue *Euparkeria* (12). Un grupo lo conformaron pterosaurios, como *Pterodactylus* (13), mientras que otro lo componen los dinosaurios, como el pequeño *Lagosuchus* (14) y sus parientes los dinosaurios. Tal el caso del saurópodo *Amargasaurus* (15) y del terópodo *Carnotaurus* (16). Un grupo de tetrápodos en los que los brazos se extendieron y la cola se redujo desarrolló la habilidad para volar, como las actuales aves, y otros volvieron a tierra, como *Patagopteryx* (17).



9.3. *Eusthenopteron* es un pez de aletas lobuladas que habitaba en el agua y muestra la estructura típica de los tetrápodos en los huesos de las patas. Nótese como en la parte anterior del cráneo, el hocico es corto y formado por numerosos huesos pequeños, mientras que la parte posterior del cráneo (llamados operculares y que cubren las branquias), se continúa en el sostén de los brazos. Éstos, sin embargo, culminan en lepidotricos y no en dedos. Puede observarse también que la pelvis no se halla conectada a la columna vertebral como en nosotros sino suelta. La cola simétrica y trilobada muestran que era completamente acuático.

presentando diferencias en su anatomía. Mas tarde, éstas les permitirían aprovechar las zonas costeras y aventurarse por más tiempo en tierra firme.

Aquellos peces pulmonados del período Devónico eran muy distintos a los actuales, aunque su aspecto general era semejante. De la gran radiación que entonces hubo nos quedan muchos representantes cuya clasificación y sistemática es complicada.

Es interesante destacar que estos peces poseían coanas (narinas que dan al paladar y por las que ingresa el aire con la boca cerrada); pulmones alveolados como los de un anfibio y los miembros se ligaban a las cinturas mediante un único hueso (articulación monobasal, como nosotros) (Fig. 9.3 y 9.4). Todas estas características, que muchos asignarían rápidamente como características exclusivas de un vertebrado terrestre, estaban ya presentes en todos estos sarcopterigios.

Entre los primeros sarcopterigios se hallan los onicotontes, cuyos mas tempranos exponentes provienen de Devónico inferior de China y Australia. Mas conocidos resultan los celacantos, los porolepiformes y sus hermanos los dipnoos.

Entre los sobrevivientes de aquel grupo se hallan hoy los dipnoos, los celacantos y, por supuesto, nosotros, los tetrápodos. Los dos primeros comparten muchas

características (pulmones, aletas carnosas, intestino con válvula espiralada) con algunos actinopterigios como los bichires (*Polypterus*) y peces caña (*Calamoichthys*).

Celacantos

Entre los verdaderos peces de aletas lobuladas (sarcopterigios), se hallan hoy los celacantos, de los que sobrevive el género *Latimeria* con dos especies: *L. chalumnae* y *L. menadoensis*, hallado en Sudáfrica, Kenia, Tanzania, Mozambique, Madagascar y las islas Comoro, es decir, en aguas profundas del oeste del Océano Índico. El grupo existe desde mediados del Devónico y, aunque debieron pasar por todas las grandes extinciones, sobrevivieron hasta nuestros días.

En 1938, Marjorie Courtney-Latimer, curadora del East London Museum de Sudáfrica, descubrió en el puerto, entre cuerpos de tiburones, a un espécimen capturado por las redes de un barco de pesca sudafricano, no muy lejos de la desembocadura del río Chalumna.

La especie actual, *Latimeria chalumnae*, descrita por el ictiólogo J. L. Smith, quien dedicaría su vida a buscar nuevos especímenes, es la única heredera de una prolífica estirpe paleozoica que, con sus pulmones exaptados que utiliza como reservorio de aceite y otros cambios, sobrevive en un ambiente muy distinto al de



9.4. Los restos de los primeros tetrápodos se encontraron en tierras que ocupaban el ecuador del planeta (entonces formando Euramérica o Laurasia). Actualmente son Canadá, Groenlandia y Escandinavia. Hoy se encuentran cerca del Polo Norte, pero para aquel entonces esa era la zona de mayor temperatura del planeta, con ambientes de aguas bajas y de poco oxígeno. También, aunque incompletos, se han hallado restos en Australia y China.

sus parientes primigenios. Se lo encuentra hoy a grandes profundidades en las costas del Océano Índico. Se reproduce en forma ovovivípara con fecundación interna y es un activo cazador.

Aunque el celacanto fue considerado entonces un “fósil viviente”, lo cierto es que es más distinto de lo que creemos con respecto a sus parientes fósiles. Aunque sus aletas de base carnosa y su cola simétrica le otorgan un aspecto “primitivo”, de hecho, su único pulmón se halla atrofiado.

Sin ir más lejos, todo el concepto de “fósiles vivientes” es francamente erróneo, como el de los “eslabones perdidos”. No hay fósiles vivientes. Todos los organismos provienen de una misma célula de miles de millones de años de antigüedad, como todas las bacterias, cucarachas y nosotros mismos. Algunos muestran cambios más evidentes, en otros los cambios más importantes no son visibles, como en el celacanto, y se consideran “especies pancrónicas”, pero sus genes, en realidad, han variado muchísimo.

Dipnoos

El otro grupo de sarcopterigios sobrevivientes es el de los peces pulmonados o dipnoos. Aunque otrora

vivieron en todo el mundo y frecuentaban el litoral de los mares del Devónico, las formas mesozoicas eran ya especialistas de las aguas dulces. Para el Cretácico solo sobrevivían las formas gondwánicas, de las cuales quedaron representantes hoy, como muestra de los contactos entre los viejos continentes. Uno en Australia, *Neoceratodus*; uno en África, *Protopterus*; y uno en Sudamérica, *Lepidosiren*.

Al hallarse cada uno en un continente gondwánico distinto, su presencia ilustra la historia de la separación de esos continentes (capítulo 2).

Los dipnoos tienen un cráneo compacto y placas dentarias que les otorgan un mordisco poderoso. En algunas formas, las aletas impares se unen en una sola alrededor del cuerpo. Aunque los dipnoos y los peces de aletas lobuladas conocidos como osteolepiformes comparten con los tetrápodos ventanas de la nariz que abren al interior del paladar (coanas), en ambos se habrían desarrollado en paralelo.

Los dipnoos poseen tanto respiración pulmonar como branquial. Todos sobrepasan el metro de longitud y se sabe de ejemplares que rondan los 100 años de edad. Excepto en el australiano, los demás pueden afrontar cierto tiempo fuera del agua gracias a su respiración pulmonar, realizada con un pulmón de interior esponjoso semejante al de los sapos.

Para respirar aire, los dipnoos se acercan a la superficie y lo tragan como si fuera alimento. Esto es posible gracias a que la cavidad de la boca y branquias (orobranquial) les permite bombear el aire.

El dipnoo sudamericano, que hoy se distribuye principalmente por la cuenca del Amazonas, Paraguay y la cuenca del Paraná, recuerda superficialmente a una anguila con miembros minúsculos, pero mientras que la anguila es un pez actinopterio (de aletas radiadas), *Lepidosiren* pertenece a la vieja radiación de peces de aletas lobuladas.

Los dipnoos que viven en ríos efímeros del norte argentino y del Paraguay disponen de un recurso del que su hermano australiano carece, se entierran en la época de sequía formando un “cocón” o capullo en forma de “U”, en el que esperan el arribo de la época de lluvias, respirando por su único pulmón. Aparentemente, esta capacidad se hallaba ya presente en el dipnoo *Gnathorhiza*, del Pérmico.

A pesar de ser sarcopterigios, los dipnoos sudamericanos y africanos actuales poseen sus miembros muy reducidos, en general reducidos a meros filamentos, no son capaces de ayudarlos en una caminata en tierra. Ni siquiera les ayudan a desplazarse mejor en el agua, donde su gran aleta caudal, fusionada a la dorsal y anal, hacen todo el trabajo. Aquí se ve claramente

el error del concepto de “estar adaptado para algo”. Los miembros de los dipnoos, aunque cercanamente relacionados a los miembros de los tetrápodos, son un buen ejemplo de que no todas las estructuras DEBEN tener una función.

Los porolepimorfos, grandes peces de aletas lobuladas, los parientes más cercanos de los dipnoos, fueron sarcopterigios predadores ampliamente distribuidos, que alcanzaron tamaños de hasta dos metros y medio.

Se los conoce a partir de fósiles del Devónico, como *Nasogaluakus* (Devónico inferior) y *Quebecius* (Devónico Superior), ambos de Canadá. *Holoptychius*, por ejemplo, era un pez cosmopolita de medio metro con aletas altas, de base carnosa, y ubicadas muy adelante, una cola asimétrica y escamas redondeadas. Los colmillos de su paladar contrastan con los dientes más pequeños de sus mandíbulas.

Un estudio del 2001 aseguraba que estos sarcopterigios carecían de coanas.

1.2. La vida al borde del agua. Los tetrapodomorfos

Como mencionáramos al principio del capítulo, aunque el nombre de tetrápodos suele ser utilizado para denominar a todas las formas supuestamente terrestres, poseedoras de cuatro patas, el nombre corresponde en realidad a un grupo más reducido, que posee esas características y otras, en especial un miembro con dedos que se conoce como “quiridio” (Fig. 9.5). Las extremidades, con las que escribo este texto y con las que el lector pasa las páginas, son las estructuras de las que hablaremos ahora.

Se llaman miembros quiridios (del griego *quiros*, mano) y son propias de los tetrápodos. Este miembro posee una primera parte, ligada al cuerpo, formada por un hueso único, por lo que nos referimos a ello como “articulación monobasal” o de base única (adelante: húmero; atrás: fémur) que se llama estilopodio. La segunda parte, el zeugopodio, está formada por un par de huesos (adelante: ulna/cúbito y radio; atrás: tibia y fíbula/peroné). Finalmente, la última parte, que es la que verdaderamente caracteriza a los tetrápodos, es el autopodio, compuesto adelante por un carpo, un metacarpo y falanges, y atrás por un tarso, metatarso y falanges. Sin esa estructura completa, hasta las falanges, no puede considerarse miembro quiridio y sin él, no hay tetrápodo (Fig. 9.5).

Se conoce con el nombre de tetrapodomorfos al conjunto de los rizodontes, los osteolepimorfos, los elpistostegalios, los estegocéfalos y nosotros, los verdaderos tetrápodos, definidos no como las formas

supuestamente terrestres de cuatro patas, sino a un grupo que posee entre otras características un miembro con algunos huesos del “quiridio”. Este miembro está constituido por un elemento único que se conecta con el cuerpo y que se continúa en dos huesos, pero no siempre con dedos (Fig. 9.5 y 9.6).

Los **Rizodontes** son sarcopterigios de fines del Devónico y Carbonífero (377 a 310 Ma), considerados entre los mayores predadores de la época, vivían en ríos tropicales y lagos del hemisferio norte. El mayor conocido, *Rhizodus hiberni*, alcanzaba los 7 metros.

Los **Osteolepimorfos** son el grupo más cercano a los tetrápodos. Vivieron entre el Devónico medio y llegaron a su mejor momento en el tardío, aunque alcanzaron a vivir también en el Carbonífero. Una de sus familias (conocida como tristicoptéridos), hallados tanto en la primera Gondwana como en Euramérica incluye al bien preservado *Eusthenopteron*.

Eusthenopteron foordi (Fig. 9.3) es el representante más afamado de los sarcopterigios del Devónico. Su nombre se ha hecho bastante conocido gracias a los cerca de 2.000 ejemplares fósiles que se han hallado en Québec (Canadá) y que permiten conocer en detalle su anatomía, minuciosamente descrita por Erik Jarvik, paleontólogo del Museo de Estocolmo. Este gran pez de más de un metro de longitud, muestra una cola simétrica que describe sus buenas capacidades natatorias.

Eusthenopteron compartía con los primeros tetrápodos y también con los celacantos un cráneo internamente dividido en dos bloques, con una estructura de bisagra que los conectaba y compartía también un patrón similar en los huesos del cráneo, y aberturas internas de las ventanas de la nariz (coanas).

Como sus brazos no culminaban en dedos sino en radios (lepidotricos), no es considerado un tetrápodo sino un “tetrapodomorfo ictiano”. La forma de las extremidades delanteras de *Eusthenopteron* sugiere que eran capaces de sostener el cuerpo pero no de movilizarlo fuera del agua. Su estructura sería suficiente para el mantenimiento de la cabeza erguida, en el fondo del agua y orientar la boca abierta en el intento de atrapar otros peces. Pero la gran notoriedad de *Eusthenopteron* proviene del patrón de huesos de las aletas, que incluye varios huesos del tipo de miembro “quiridio”, aunque sin huesos. La aleta delantera está compuesta por una sucesión de huesos que son considerados homólogos (del mismo origen) que los de los tetrápodos, es decir, un húmero, ulna y radio, mientras que la aleta trasera presenta fémur, tibia y fíbula (Fig. 9.3). Estos huesos, con distintas formas, estructura, orientación y dimensiones relativas, se hallan presentes en todos los tetrápodos, aunque en algunos se

reduzcan secundariamente, como las cecilias, anfibios y serpientes.

Las extremidades posteriores eran rudimentarias y como las de otros peces, completamente desconectadas de la columna vertebral, por lo que es muy probable que no generaran un aporte sustancial al movimiento en el agua; la cola se ocupaba de esta función.

Se sabe que *Eusthenopteron* carecía de una etapa larval distinta al adulto (la metamorfosis), presente en los anfibios modernos. La falta de metamorfosis queda demostrada por los miles de fósiles en distinto estado de crecimiento y ninguno en etapa larval. El animal se desarrollaba directamente desde el huevo, con la forma general del cuerpo del adulto ya presente en los jóvenes.

Inicialmente se pensaba que sus miembros le permitían movilizarse en tierra, pero hoy se sabe que era totalmente acuático. Habitaba las aguas marinas litorales, cálidas y ricas en detritos orgánicos, aunque también pobres en oxígeno. Si el nivel de esos mares hubiera descendido, es posible que sus pulmones les hubieran posibilitado sobrevivir un tiempo. Además, esta característica les habría permitido sortear hábilmente un peligroso evento que condujo a una extinción masiva a finales del Devónico: la desoxigenación de los mares.

Desde el punto de vista morfológico, *Eusthenopteron* comparte algunas características con los tetrápodos más independientes del agua. Por ejemplo, los dientes eran del tipo laberintodonte, con la dentina y el esmalte en una estructura plegada, un rasgo común de todos los tetrápodos originales.

Mientras que las vértebras en los osteolepimorfos son delicadas y rodean a la notocorda (característica de los cordados, persistente en nosotros como los discos intervertebrales) sin constreñirla, extendiéndose ésta hasta casi alcanzar el órgano pituitario del cerebro, en los tetrápodos se reduce y los centros vertebrales son más robustos.

El período Devónico, como todos los demás, se compone de numerosos pisos y edades. La mayor parte del conocimiento que poseemos de los primeros tetrápodos proviene del Devónico superior, que se divide en dos pisos, el frasniano (385,3 a 374,5 Ma) y el fameniano (374,5 a 359,2 Ma). Sin embargo, desconocemos casi todo del Devónico medio (con sus pisos eifeliano y givetiano) (Fig. 9.1).

Apenas el fragmentario laberintodonte conocido como *Livoniana* nos muestra que en la región Báltica había en el givetiano formas tal vez más cercanas a los tetrápodos que *Tiktaalik* (ver página siguiente).

Además, al existir ya huellas de tetrápodos del Devónico medio de Irlanda y Australia, la pregunta es

inevitable: ¿Cómo es esto posible si el “ancestro” de los tetrápodos vivió en el Devónico superior?

Bueno, justamente porque en realidad los tetrápodos surgieron antes, probablemente entre el Devónico inferior y medio, y entre otros descendientes de los ancestros, que vivieron en el Devónico superior, hallamos a formas que casi no cambiaron (como *Tiktaalik*), así como a las que sí lo hicieron (a los que conocemos como tetrápodos). No estamos viendo al ancestro real, sino a sus parientes cercanos. Por definición, el ancestro real de cualquier especie, incluso la nuestra, es imposible de hallar como fósil, y si lo halláramos, sería imposible reconocerlo. Por eso, los “eslabones perdidos” son falsos.

Gogonasus es un importante tetrapodomorfo ictiano hallado en rocas del Devónico de Australia.

Aunque su cráneo no se diferencia mucho del de otros peces de su tipo, muestra importantes diferencias como un espiráculo muy ancho y un hueso de contacto con la mandíbula (hiomandibular) casi horizontal. Es más, su aleta pectoral se asemeja a la de formas muy cercanas a los tetrápodos. El análisis de sus relaciones de parentesco lo señalan como más próximo a los tetrápodos que los rizodontes o *Eusthenopteron*. Más exactamente, sería la forma más cercana a los elpistostegalios.

El grupo de los **Elpistostegalios** (también llamados Panderíctidos e integrado por *Elpistostege*, *Livoniana*, *Panderichthys* y *Tiktaalik*) vivió a principios del Devónico tardío (edad Frasniana), (Fig. 9.1). Como vivieron en archipiélagos y estuarios en los alrededores de la “Vieja Arenisca Roja”, integrada en un viejo continente conocido como Euramérica o Laurasia formado por (Laurentia, Báltica y Avalonia), que excluía a Asia, todos anteriores a la formación de Pangea, muchos paleontólogos piensan que los tetrápodos tuvieron su origen en esta región.

Sin embargo, y como ha ocurrido para casi todos los grupos, desde plantas hasta insectos, mamíferos, dinosaurios y los más variados reptiles, que haya habido una mayor cantidad de hallazgos de fósiles en el hemisferio norte con respecto al sur, no implica que todo se haya originado allí, sino simplemente que por razones logísticas y principalmente económicas, se ha buscado más allí. Los elpistostegalios exhiben numerosos caracteres que afirman el parentesco de los tetrápodos con los osteolepimorfos.

Comparten, por ejemplo, la pérdida de aleta anal y dorsal, una cabeza chata y grande, osificada en un bloque único, unúmero de gran tamaño y costillas expandidas.

A la vez, los elpistostegalios compartían con los

primeros tetrápodos los distintivos huesos del techo craneano y dientes de tipo laberintodonte. Sin embargo, el cráneo se hallaba rígidamente ligado a la cintura pectoral, por lo que la cabeza no giraba mediante un cuello libre, como ocurriría en los tetrápodos.

Entre aquellos elpistostegialios se halla *Panderichthys*, un importante tetrapodomorfo ictiano cuyos restos provienen del Devónico superior de Letonia y Rusia. De un metro de longitud, se caracteriza por la ausencia de aleta dorsal y una aleta caudal simétrica. Su cráneo chato y triangular, con las órbitas ubicadas arriba y en la parte de atrás, culmina en un gran espiráculo (orificio respiratorio) cuyas paredes encerrarán el oído medio en los primeros tetrápodos. Visto así, podríamos decir que parte de nuestro oído se inició con una función respiratoria, como dijimos al comienzo del capítulo.

Sorprendentemente, aunque el brazo de estos tetrapodomorfos se inicia en un húmero largo, no culmina en dedos sino en radios, por lo que se lo excluye de los tetrápodos.

La cintura pélvica es como la de un pez, menos parecida a la de un tetrápodo que la de *Eusthenopteron*, lo que sugiere que al principio, estos animales tenían una propulsión basada en la flexión corporal, donde la cintura pélvica apenas servía de punto de anclaje. Sin embargo, la columna vertebral sólida impediría grandes ondulaciones laterales. En los primeros tetrápodos, contrariamente, la propulsión estaría basada en la fuerza de la sólida cintura pélvica.

La epidermis de *Panderichthys* poseía grandes escamas en forma de rombo que le dieron nombre a la especie. Es posible que viviera en los fondos de aguas bajas y pudiera, como se supuso equivocadamente para *Eusthenopteron*, arrastrarse entre charcas.

Aunque menos conocido, *Elpistostege*, proviene, como *Eusthenopteron*, de las rocas del Parque Natural Miguasha, Quebec, que preserva los restos de un viejo estuario de 380 Ma. Con un cráneo chato, hocico alargado y escamas romboides, no es muy distinto de *Panderichthys*. Junto con *Tiktaalik*, estas formas de hocico alargado ilustran una época en la que muchos tetrapodomorfos pasaron de una captura basada en la succión de la presa mediante una boca ancha y corta a la prehensión con un hocico dentado como la de los cocodrilos.

Tiktaalik es una forma fósil de casi dos metros de longitud, proveniente de rocas del Devónico tardío de Canadá (375 Ma) que vivió en fondos poco profundos de un delta ecuatorial. Su aspecto parece más próximo aún a los tetrápodos que el resto de los elpistostegialios.

Su cráneo chato carece de los huesos que cubren

las branquias (operculares) y los que culminan el cráneo (postparietales) son pequeños, por lo que por vez primera, este animal podía mover el cuello y atrapar la presa en distintas posiciones. Su hocico es muy largo y sus ojos, pequeños, casi se encuentran en el centro del cráneo, elevados sobre un cráneo plano, sus ojos muestran que era un predador de emboscada como los cocodrilos. Grandes “muescas óticas” en la parte posterior del cráneo muestran la ubicación de sus tímpanos (Fig. 9.13).

Aunque el brazo de *Tiktaalik* presentaba radios en lugar de dedos, lo que lo excluye de los tetrápodos, aquellos eran suficientes para sostener el cuerpo fuera del agua. Hoy sabemos, tras el estudio de los genes homeóticos (Hox), que la aparición de dedos no se dio a lo largo de una lenta evolución, sino de modo repentino a partir de un evento instantáneo de mutación en una camada única de crías, que luego se transmitió a sus descendientes. *Tiktaalik* presentaba branquias y escamas, como un pez, a la vez que sus miembros y articulaciones (en especial la muñeca) y las costillas eran propias de un tetrápodo. En síntesis, inclinando más la balanza hacia estos últimos, *Tiktaalik* presenta pulmones, un cuello móvil y una región auricular modificada.

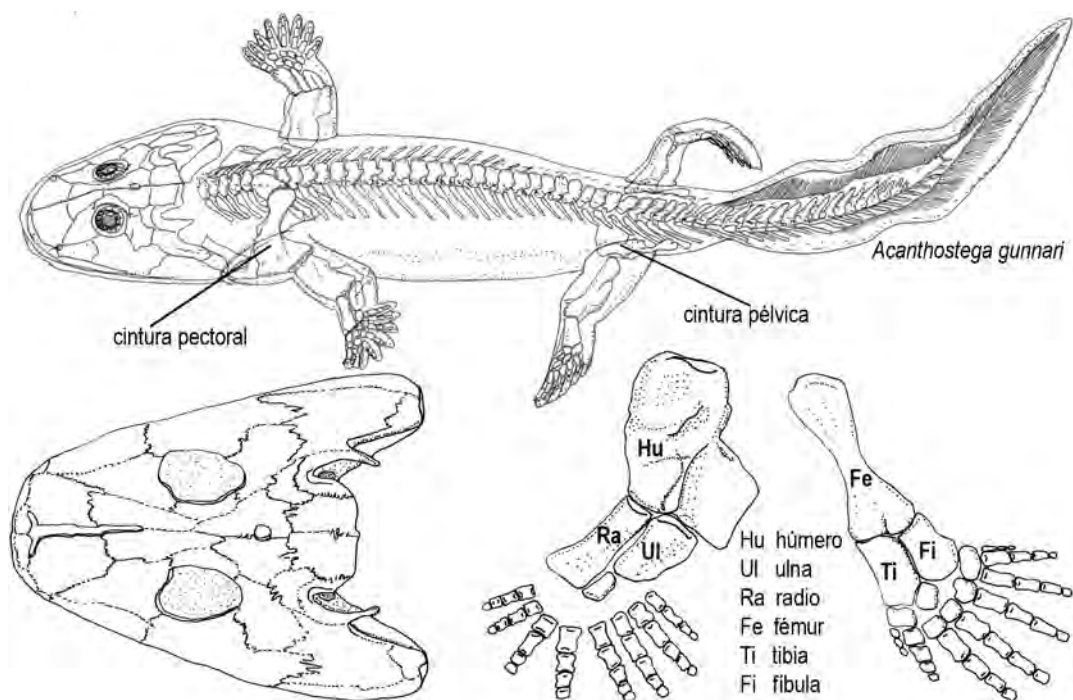
1.3. Desorientado como laberintodonte fuera de su charca

El registro existente sugiere que el desarrollo de los tetrápodos del Devónico ocurrió en los actuales Canadá, Groenlandia y Escandinavia, entonces territorios cálidos situados en la región ecuatorial del planeta (Fig. 9.4).

Esto tiene sentido considerando que en aquel entonces la temperatura de la franja ecuatorial era la más adecuada para organismos que no controlaban la temperatura corporal. Sin embargo, los restos de *Metaxygnathus* en Australia, indican que no todo ocurría en el norte.

América del Sur se encontraba entonces cercana al polo, por lo que no disponemos de fósiles abundantes de este período, en especial para este tipo de animales. Aunque muchos anfibios viven hoy en zonas templadas a frías, como algunas salamandras y ranas, su abundancia es menor a la de los trópicos y, si bien el Devónico mostraba una gran abundancia de tetrápodos de hábitos anfibios, ninguno de aquellos protagonistas se asemeja a los anfibios tal cual los conocemos hoy día.

A partir de formas relacionadas con ellos se originaron tanto los anfibios modernos como los amniotas durante el período Carbonífero. Como grupo, la mayor parte se fue extinguiendo muy lentamente llegando en Australia hasta el Cretácico.



9.5. *Acanthostega* era un tetrápodo con características que sugieren hábitos acuáticos. Sus restos fueron hallados en el este de Groenlandia y tenía una longitud de sesenta centímetros. Nótese la cintura pectoral reducida, separada del cráneo, que es chato y con un hocico largo formado por pocos huesos. No hay opérculo que cubra las branquias y las muescas óticas son pronunciadas en la parte posterior del cráneo. La cadera es pequeña y la cola larga y en punta. Los miembros, de tipo quiridío como en todo tetrápodo, son polidáctilos (muchos dedos), con ocho dedos en la mano y siete en el pie.

Los laberintodontes, mejor llamados estegocéfalos (cabeza de placas) ya que varios peces tenían también dientes de estructura laberíntica, vivieron entre el Devónico y el Cretácico, durante casi 300 Ma en todos los continentes. Casi podríamos decir que entre los tetrápodos, el mundo fue principalmente de ellos.

Aunque en el Triásico dominaban gran parte de los sistemas acuáticos, los recién llegados cocodrilos y fitosaurios, mejor acorazados, comenzaron lentamente a desplazarlos. Para el Cretácico inferior, solo quedaban en el sur de Gondwana y se supone que se extinguieron en ese momento. Sin embargo, un viejo y polémico científico del Museo Argentino de Ciencias Naturales decía que "alguien dijo que le dijeron"...que seguían existiendo en el lago Nahuel Huapi, pues se habían hallado restos de su comida semidigerida. Una aseveración sin ningún asidero, especialmente habiendo pasado glaciaciones. Pero valía la pena mencionarlo como una nota de color. Además, esas aguas son muy frías para un anfibio... ¿o no?...

Para contar esta parte de la historia de la vida,

hemos optado por seleccionar a protagonistas como *Acanthostega* e *Ichthyostega*, un poco más jóvenes que *Eusthenopteron* en el final del Devónico y con una estructura corporal que hace suponer que podían vivir cierto tiempo fuera del agua.

Aunque tradicionalmente se ha considerado a estas formas con el nombre de tetrápodos, la gran cantidad de especies transicionales halladas ha llevado a restringir este término a los directos ancestros en común de los anfibios modernos (lisanfibios) y los amniotas, utilizando para todos el nombre de estegocéfalos.

Así, podemos ver que estos estegocéfalos no forman un grupo natural (o monofilético) ya que aunque provienen de un único descendiente, el nombre del grupo no abarca a la totalidad de sus descendientes. Por ejemplo, los sapos descienden de ellos y no se consideran estegocéfalos (de hecho, ¡nosotros también somos sus descendientes!).

Las características que podemos ver en ellos son: la presencia de un cráneo grande y chato; un codo que culmina en un proceso llamado olécranon (la puntita de

nuestro codo), donde se aferra la musculatura y que es fundamental en el movimiento del brazo; y un miembro quiridío que, aunque en las primeras formas mostraba entre seis y ocho dedos, luego se estabilizó en cinco dedos. Otras características que les atribuimos, aunque es difícil asegurarlo, son la reproducción acuática, tal vez mediante un amplexo (el abrazo reproductivo de los sapos) y la fecundación externa (aunque es difícil de asegurar ya que los anfibios modernos tienen numerosos modos reproductivos).

Entre los estegocéfalos se hallan tanto formas que poseían dedos como otras, seguramente acuáticas, provistas de aletas.

De hecho, hoy se piensa que en la secuencia de eventos que tuvieron lugar en la evolución de los primeros tetrápodos, se dieron primero todos los elementos asociados a la respiración aérea cuando aún vivían en el agua. Luego surgieron adaptaciones locomotoras y la desaparición de aletas impares (dorsal, caudal, anal), y recién entonces un grupo de ellos abandonó el agua.

Hallados en Groenlandia a principios del siglo XX y descritos e ilustrados por el paleontólogo sueco G. Sève-Söderbergh, estos tetrápodos vivieron hacia el final del piso fameniense (Fig. 9.1) del Devónico superior, hace 370 Ma.

Aunque no tan famosos, muchos tetrápodos fueron sumándose a la lista en las últimas décadas. Los más antiguos (frasnianos) incluyen a *Elginerpeton* (ríos de Escocia), *Obruchevichthys* (costas marinas de Letonia y Rusia), *Sinostega* (lagos de Ningxia Hui, China) y *Metaxygnathus* (vivió en antiguos ríos de Nueva Gales del Sur, Australia). El último es el único conocido para el hemisferio sur. Nótese que estos, los más antiguos, incluyen formas sureñas y fluviales, lo que tal vez de un indicio inesperado sobre el origen de los tetrápodos.

El segundo grupo, del piso fameniense, el más moderno del Devónico, incluye a *Jakubsonia* (estuario de Rusia), *Designathus* e *Hynerpeton* (planicies costeras de Pensilvania, EEUU), *Ventastega* (costa marina de Letonia), *Tulerpeton* (mar epicontinental de Rusia), y los conocidos *Acanthostega* e *Ichthyostega* (ríos de Groenlandia).

Entre los estegocéfalos de fines del Devónico sobresalen *Acanthostega* e *Ichthyostega*. En ellos se ven distintas características propias del grupo que se verían acentuadas en los posteriores tetrápodos, como la pérdida de varios huesos del cráneo, que aumentó la movilidad del cuello con respecto al tronco.

A diferencia del preconcepto de "ambiente pantanoso" que tenemos de aquellos tiempos, la mayor parte de ellos vivieron en las zonas litorales más húmedas de grandes continentes donde la aridez era la norma.

***Acanthostega gunnari* y los ocho cerditos**

Este tetrápodo (Fig. 9.5) poseía características que sugieren hábitos anfibios. Sus restos fueron hallados en el este de Groenlandia y tenía una longitud de 60 cm. La cola era similar a la de un pez, con una zona translúcida y radios (lepidotricos). Sus branquias internas, sugieren que mantenía una vida primordialmente acuática.

Sus patas eran muy diferentes a las de *Eusthenopteron*. La estructura de los ocho dedos se muestra muy desarrollada. La polidactilia era entonces la regla. Los primeros tetrápodos no poseían cinco dedos, tal como lo describiera Stephen Jay Gould (1941-2002) en su libro "Ocho cerditos". Probablemente las patas fueron inicialmente una ventaja para la locomoción en el agua, mucho antes de ser usadas en la locomoción en tierra. Tengamos esto presente a la hora de preguntarnos sobre el origen de las patas.

Acanthostega disponía de una cintura del tipo que heredarán los tetrápodos posteriores.

La posición lateral de las patas y los dedos extendidos hacia fuera, le impedían sostener el cuerpo fuera del agua. Además, sus miembros eran muy rígidos y no podían moverse hacia adelante, eran más bien estabilizadores. Sin embargo, se halla entre los primeros vertebrados que muestran indicios de un método de locomoción distinto a la natación pura.

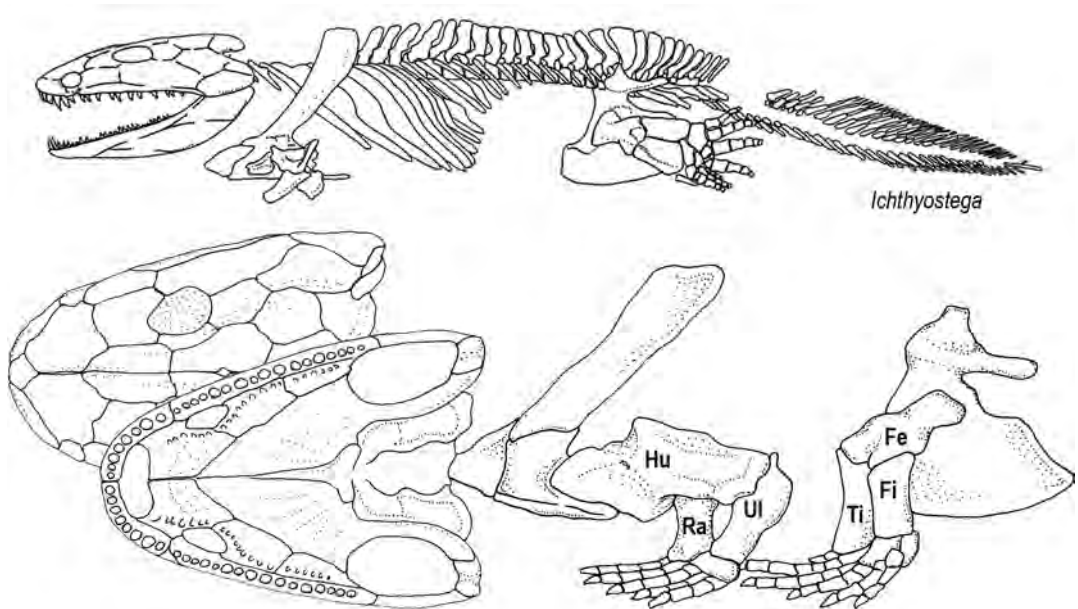
En el medio aéreo, los órganos internos cuelgan por gravedad y deben ser soportados por un ensamble de costillas y músculos. Las cortas costillas de *Acanthostega* no hubieran permitido el soporte de grandes órganos internos. En esto, *Acanthostega* nos recuerda más a los peces que a los animales terrestres.

A la vez, *Acanthostega* poseía branquias semejantes a las de los actuales dipnoos o peces pulmonados. Esto nos sugiere claramente que respiraba por bombeo bucal, tragando el aire al descender el piso de la boca, como en los actuales anfibios.

Una particularidad que señala su forma de vida al borde del agua es la posición de los ojos. Mientras en los peces los ojos se encuentran a los lados, lo que es coherente debido a que nadan inmersos en la columna de agua, en los primeros tetrápodos los ojos se posicionaban en la parte superior y trasera del cráneo. Esto sugiere que llevaban una vida cercana a la superficie del agua (similar a los cocodrilos actuales), a la espera del momento de atrapar a alguna presa. Cerca de la superficie, a la vez, recibían los rayos de sol que les permitía calentarse y aumentar la tasa de metabolismo.

Ichthyostega

Se conocen tres especies de este género (Fig. 9.6) que provienen de Groenlandia. A diferencia de



9.6. *Ichthyostega* es un género que proviene de Groenlandia. A diferencia de *Acanthostega*, posee siete dedos en las patas y una longitud de un metro. Nótese la cintura pélvica grande y sólida, anclada a la columna vertebral. Las cinturas pectoral (en los hombros) y pélvica (en la cadera) incluyen varios huesos que suponen el sostén de los miembros. En los peces, la cintura pectoral está fija al cráneo y la cintura pélvica suelta en el cuerpo. En los tetrápodos (como *Ichthyostega* y nosotros), esto se invirtió: la cintura pectoral se liberó y la pélvica se fijó a la columna vertebral.

Acanthostega, posee siete dedos en las patas y una longitud de un metro. Una característica que salta a la vista es que las costillas torácicas forman una armadura al costado del cuerpo en contraposición con las costillas cortas de *Acanthostega*. Esta característica claramente sugiere un cuerpo capaz de sostener y proteger los órganos internos. Por otro lado, una estructura de costillas tan cerradas impediría contorsionarse al caminar o nadar, debiendo mantener movimientos torpes y lentos.

En el 2005 se presentó una reconstrucción de sus fósiles con la propuesta de que la forma de caminar podía ser más dinámica, sin contorsionar el tórax, pero moviendo la cintura (Fig. 9.7, 9.16).

El cráneo de *Ichthyostega* es plano visto de frente, lo mismo que el de *Acanthostega*, lo que indica que vivía en aguas de poca profundidad. Probablemente era poco activo y esperaba la oportunidad de alimentarse a la orilla de lagunas y bañados.

En síntesis, aquellos primeros estegocéfalos, (a los que se suman *Tulerpeton* y *Ventastega*) mostraban una pérdida de huesos del cráneo, que liberaban el movimiento del cuello, así como cuerpos vertebrales gruesos y una notocorda pequeña.

Ventastega curonica es un tetrápodo del Devónico

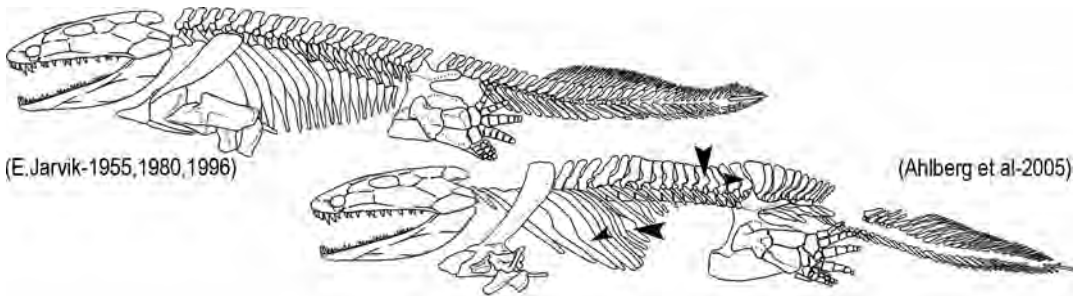
superior de Latvia. Es mas cercano a *Acanthostega* que a *Ichthyostega*, y comparte semejanzas con el australiano *Metaxygnathus*.

Ventastega, a la vez, se parece a *Tiktaalik* por la forma del cráneo, en especial en el aumento de tamaño de los ojos y espiráculos, el achicamiento de la tabla craneana y el ensanchamiento del hocico. Tiene también dos punzantes colmillos a la mitad de la mandíbula.

A diferencia de los elpistostegalios, estos tetrápodos habían perdido algunos huesos como los postemporales en el cráneo y, en la cintura pélvica, el supracleitro, un hueso ubicado detrás de la cabeza que comparten con los peces. A la vez, su escápula, coracoides e interclavícula eran mayores. Un detalle que tendría crucial importancia es la formación de una región sacra de la columna vertebral, donde se anclaban los miembros posteriores.

Otra de las innovaciones del grupo incluye una conexión firme entre las vértebras y la cadera mediante las costillas, liberando parte del peso corporal hacia los miembros posteriores.

Pero dejemos atrás ahora a aquellos primeros estegocéfalos del Devónico y pasemos a los que vendrían después, exitosos durante el Carbonífero y Pérmico, y relictuales durante la era Mesozoica.



9.7. Dos formas de interpretar los fósiles existentes de *Ichthyostega*. En la reconstrucción del 2005, el área de la cintura se encuentra libre de las costillas, lo que permitiría un movimiento más dinámico mediante un movimiento vertical de la cintura pélvica. Este es un ejemplo interesante de la relectura de los fósiles existentes.

En el Carbonífero se escindieron en varias líneas de importancia, pero su seguimiento es aún difícil para los especialistas, por lo que se han hecho “agrupaciones provisionarias”. Dos son la de los “batracomorfos”, involucrados en el origen de los anfibios modernos y los “reptiliomorfos”, ligados al surgimiento de los amniotas. Sin embargo, existieron tantos linajes de anfibios fósiles a lo largo de tantos millones de años y cada linaje con sus particulares aceleraciones o desaceleraciones de su ritmo de desarrollo, que no es fácil desmadejar la compleja trama de su filogenia (capítulo 10).

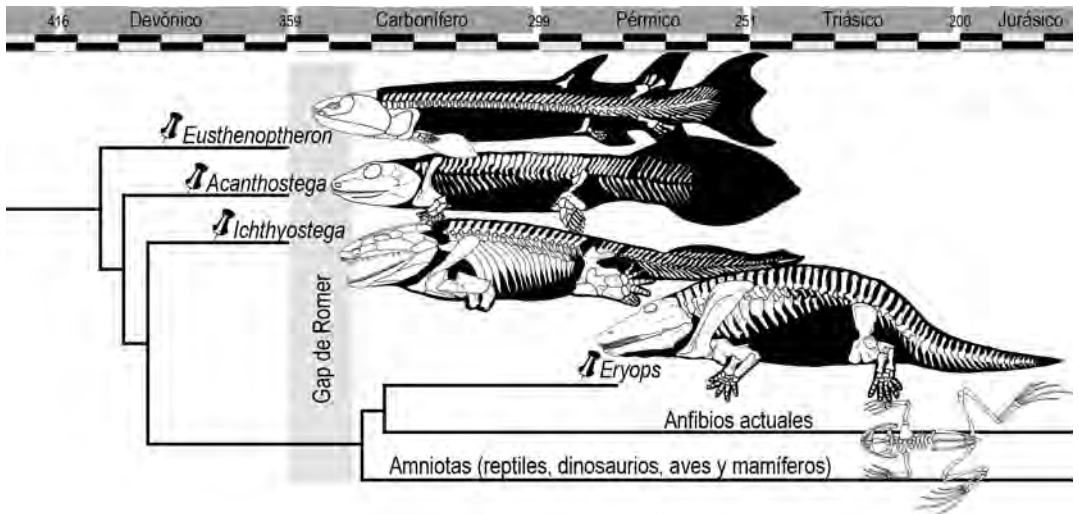
Hablaremos primero de los estegocéfalos “batracomorfos”, que incluyen a dos grandes grupos: los lepospóndilos y los temnospóndilos.

Aunque se conocen muchos temnospóndilos del

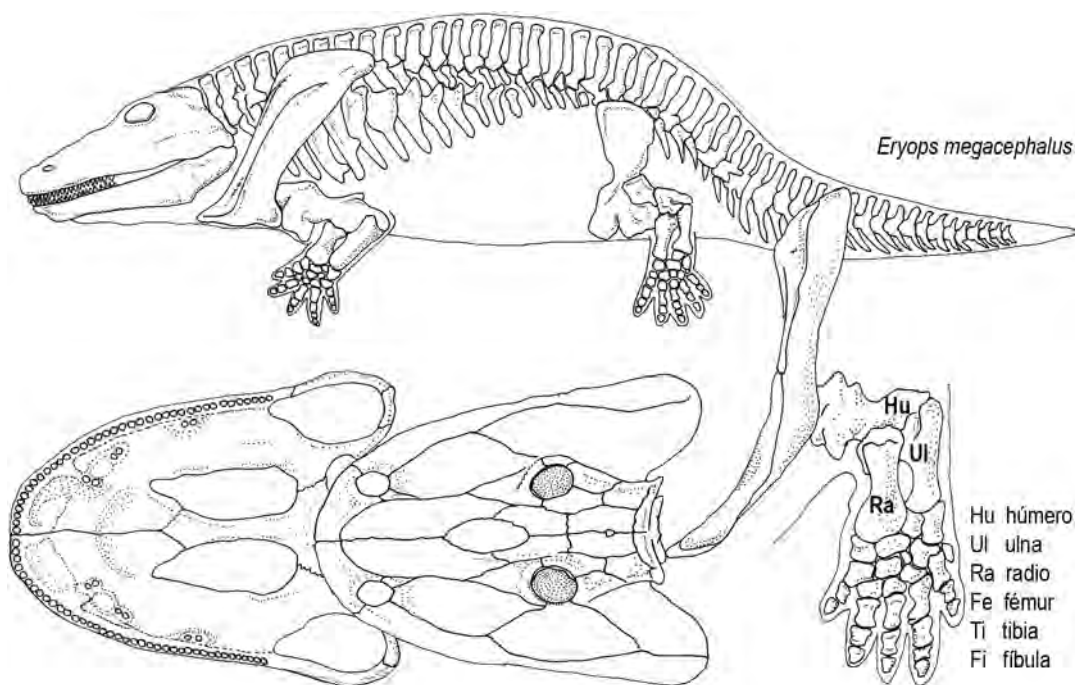
Carbonífero superior y Pérmico inferior, es muy poco lo que se sabe sobre los primeros que surgieron, aquellos del Carbonífero inferior (Fig. 9.1). Lo conocido de la última parte del Carbonífero inferior es raro, e incluye formas que, a partir de ancestros terrestres, han vuelto al agua. Además, esa etapa incluye un lapso de 15 Ma conocido como “gap o laguna de Romer” (359-345 Ma) (Fig. 9.8), de la que no se sabe casi nada.

Entre ellos destaca un bicho raro: *Crassigyrinus*. Este predador de agua dulce escocés de casi dos metros de largo, casi ápodo, con grandes ojos en una gran cabeza alta, ornamentada y dentada, tenía una mandíbula móvil, como la de las serpientes.

Completamente distinto, *Spathicephalus* era un tranquilo temnospóndilo acuático de cerca de un metro



9.8. Los restos de los vertebrados terrestres (tetrápodos) más antiguos aparecen en el período 385-359 Ma. Estas primeras especies, que tal vez pudieran pasar cierto tiempo fuera del agua, dieron lugar a estructuras robustas y pesadas, que permitían un movimiento limitado pero firme. La evolución posterior en el Carbonífero originó a los anfibios laberintodontes, los anfibios actuales y los amniotas (mamíferos y reptiles).



9.9. *Eryops* es un laberintodonte de gran éxito en el Pérmico.

de largo hallado en Canadá e Inglaterra. Con un cráneo muy chato y circular y grandes órbitas alargadas cerca de la mitad del cráneo, *Spathicephalus* era un filtrador de aguas dulces gracias a sus cientos de dientes minúsculos y en forma de peine.

Otro temnospóndilo de fines del Carbonífero inferior, pero parte de un linaje que se mantuvo terrestre es *Balanerpeton*, de rocas escocesas de hace 333 Ma formadas por un alud de barro del que quisieron huir los ejemplares hallados, refugiándose inútilmente en troncos huecos de licofitas.

De unos veinte centímetros de longitud, estos anfibios con aspecto de salamandra, craneos chatos sin marcas de línea lateral ni branquias, con más dientes en el maxilar que en la mandíbula, y aberturas timpánicas bien marcadas, poseían miembros robustos con articulaciones sólidas que garantizaban la locomoción terrestre.

Entre los numerosos temnospóndilos que conocemos de la etapa siguiente, entre el Carbonífero superior y el Pérmico inferior, hay formas grandes y cazadoras, como *Eryops*, formas que se hicieron secundariamente marinas como *Iberospondylus*, formas gigantes de hasta ocho metros como un braquiopóideo de Lesotho, y formas enanas ligadas al origen de los anfibios modernos como los disorofóideos.

Eryops megacephalus vivió durante el Pérmico (Fig. 9.9). Es el laberintodonte más popular; el mejor documentado y se lo encuentra en estratos geológicos de 295 Ma en Texas. Coexistió con grupos cercanos a los amniotas (por ejemplo, *Seymouria*) y, de hecho, con amniotas como *Dimetrodon* (estudiados en el capítulo 10). *Eryops* es un anfibio temnospóndilo, parte de un linaje probablemente separado de los anfibios actuales.

El cráneo era ancho y plano, con los ojos grandes ubicados por sobre la cabeza, en el que se aprecian las características de un modo de vida semisumergido.

Los anfibios que estamos analizando son los primeros vertebrados en desarrollar un cuello, lo que genera un punto de flexibilidad entre la columna y el cráneo. Esta novedad evolutiva resultaría importante entre los vertebrados terrestres. Con un cuerpo de casi dos metros de largo, el cuello de *Eryops* medía cerca de treinta centímetros.

Su columna vertebral era muy fuerte y ayudaba a sostener el cuerpo, pero además participaba en la propulsión. La estructura ofrecía a la vez robustez, control y flexibilidad. Las patas sólidas y de cinco dedos, podían transportar al animal sobre la tierra. Sin embargo, como los huesos de las patas tenían una posición lateral, el movimiento se limitaba a pasos cortos, tal como lo muestran huellas fosilizadas.

Es difícil suponer que *Eryops* hubiera podido abandonar la vida cercana a las orillas de lagunas y ríos. Sin embargo, dado que la cola era corta en relación al cuerpo, comparada con la de sus predecesores, sería un mal nadador.

Los peces tienen una línea lateral con sensores que permiten detectar las diferencias de presiones en el agua. *Eryops* mantiene evidencias de estos sensores en la parte frontal del cráneo, lo que abona aun más la hipótesis de una vida semisumergida.

Sin embargo, nosotros poseemos ojos en la parte frontal del cráneo, como los mamíferos arborícolas, y no andamos colgados de las ramas. Es un carácter heredado de ya lejanos ancestros arborícolas.

La cabeza era robusta. La forma ancha de la quijada y la presencia de músculos débiles para cerrar la boca, hace suponer que una vez atrapada la presa la cortaba sacudiéndola con la boca a cada lado y la impulsaba hacia la garganta, ayudado por la inclinación hacia el interior de los dientes laberintodontes.

Como no tenía dientes de masticación se supone que la forma de alimentación era por inercia. Su estilo de vida no debía ser muy activo, prefiriendo la caza oportunista a la rapaz.

Otros temnospóndilos parecen haber sido más hábiles en la caza. Los cocleosauridos como *Cochleosaurus* de Nýřany o *Nigerpeton*, del Pérmico superior de Níger, tenían grandes cuerpos (unos tres metros) rematados por poderosas cabezas con grandes colmillos tanto en el maxilar como en la mandíbula. Estos últimos pueden, al crecer, perforar el cráneo y asomar por encima. Sus órbitas y narinas elevadas nos hablan de un cazador sumergido, a la manera de los actuales cocodrilos acuáticos.

Leospóndilos: ¡bichos raros eran los de antes!

Este otro grupo de anfibios es, tal vez, el menos entendido. Se compone de cuatro linajes principales: los neত্রidios (diplocáulidos), los aistopodos, los lisorofios y los microsaurios.

Los neত্রidios incluyen formas extremadamente diversas, con cráneos de aspecto muy dispar, lo que indica claramente su condición de sobrevivientes de una radiación ocurrida bastante tiempo antes de que los conociéramos como fósiles. Adicionalmente, la reducción en el número y osificación de sus huesos craneanos nos muestra que, tanto *Scincosaurus* con su pequeña cabeza, *Diceratosaurus* con sus cortos brazos o el elongado *Sauropleura*, de Nýřany, en la República Checa, son representantes enanos de un grupo más amplio.

A diferencia de los temnospóndilos, las vértebras de estos animales no presentan distintas partes sino

que son unidades sólidas de aspecto fibroso y bien osificadas.

Entre los neত্রidios, los más conocidos son los diplocáulidos a partir de sus extrañas cabezas de boomerang que iban tomando esa forma mientras el animal crecía y cuya utilidad desconocemos por completo. Tal vez el mayor tamaño permitiera a su poseedor efectuar un combate ritualizado frente a otro macho, seducir una hembra, remontar mejor las corrientes, o fuera absolutamente carente de función. Sin embargo, dado que en un linaje diferente de temnospóndilos ha aparecido también, como en *Gerrothorax*, es posible que la característica pudiera tener alguna ventaja adaptativa, por lo que fue seleccionada más de una vez. Sus miembros reducidos y costillas rectas han hecho suponer que vivían mayormente en el fondo de los cuerpos de agua. Restos de diplocáulidos han sido hallados tanto en Norteamérica como en el norte de África.

Los microsaurios, como *Microbrachis*, eran pequeños anfibios leospóndilos carboníferos de cuerpo largo y hábitos tanto terrestres (excavadores) como acuáticos (en algunos, los adultos preservan branquias como los axolotes). Algunos muestran miembros pequeños, como *Tuditatus* y otros francamente relictuales, como *Asaphester*. Su cráneo sin fenestras ni escotaduras y de órbitas pequeñas los alejan de toda relación con los actuales sapos y ranas. Se alimentaban de pequeños invertebrados que masticaban gracias a músculos aductores de dirección vertical (sus cráneos en general carecen de ventanas de inserción muscular). Han sido hallados en rocas del Carbonífero superior del fabuloso yacimiento de Nýřany. Mientras que neত্রidios y aistopodos respiraban de un modo intermedio entre el bombeo bucal y el uso de las costillas para ensanchar los pulmones, los microsaurios usaban, como los reptiliomorfos y los amniotas, el bombeo costal, producido por las costillas y su musculatura.

A pesar de que poseían un cuello, su desarrollo ocurrió de modo independiente al de los amniotas.

Muchos suponen que las actuales cecilias o gimnofionos habrían derivado de microsaurios del Pérmico, como *Rhynchonkos* o *Goniorhynchus*.

Entre los leospóndilos más fabulosos se hallan los aistopodos, del Carbonífero al Pérmico de Europa y Norteamérica como *Ophiderpeton* u *Oestocephalus*, del yacimiento de Mazon Creek. Completamente ápodos y con aspecto de serpiente, estos anfibios predadores poseían también cierta movilidad del hocico (cinetismo), una convergencia con las serpientes que nos recuerda que muchos genes actúan en conjunto. Es decir, que una pequeña variación puede actuar sobre varias partes del cuerpo a la vez. ¡Varios cambios al precio de una sola

mutación! El cráneo de los aistopodos es muy largo y la boca se abre desde muy atrás, pero sus ojos quedan en la parte anterior. Pudieron ser tanto acuáticos como terrestres. No lo sabemos con certeza.

Los lisorofios son otro grupo de anfibios lepospóndi-los de cuerpo alargado, que vivieron entre el Carbonífero y Pérmico del Hemisferio Norte. Mientras que los representantes tempranos muestran cerca de 70 vértebras, los tardíos llegan a 100. Su cráneo es largo y delgado, muy fenestrado, con grandes narinas y órbitas ubicadas a los lados. Sus cinturas y miembros se hallan reducidos y poco osificados. Un ejemplo es *Brachydictes*, un pequeño representante de quince centímetros de longitud del Pérmico inferior de EEUU. Han sido relacionados al origen de los lisanfibios o anfibios modernos.

Hasta este punto hemos analizado a algunos protagonistas de la evolución temprana de los tetrápodos. A continuación veremos como la selección natural actuaría sobre nuevos cambios que dieron a sus portadores habilidades. Estas posibilitaron que los tetrápodos pudieran vivir en forma cada vez más independiente en los ambientes terrestres. Sin embargo, la evolución no tiene una dirección, ni un lugar predilecto donde actuar. A la vez que analizamos lo que ocurrió con los primeros tetrápodos, en los mares, los peces seguían nuevos rumbos evolutivos, así como los trilobites, los moluscos y hasta las bacterias.

2. La evolución en acción

2.1. El origen de los anfibios

Búsqueda de empleo para la Selección Natural

El agua y el aire son físico-químicamente distintos y esto condiciona la vida en su totalidad. Por ejemplo:

- La disponibilidad de gases en el agua (difusión del oxígeno y dióxido de carbono) es baja, siendo 8.000 veces mayor en el aire. Esto beneficia al nivel de la tasa de metabolismo.
- Los residuos del metabolismo (como el amoníaco) se difunden 700 veces más fácilmente en el agua. Esto fuerza a cambios en la forma de excreción de estos desechos (el sistema renal y digestivo).
- El agua es 60 veces más viscosa y 800 veces más densa que el aire. Esto tiene efectos sobre la forma de respiración, la estructura del esqueleto, las estrategias de movimiento, la lucha contra la gravedad, etc.
- La velocidad del sonido es cuatro veces mayor en el agua, pero se absorbe también cuatro veces más rápido. También la luz se absorbe doce veces más rápido en el agua. Esto afecta a los sentidos de la

vista y oído y a las conductas de caza y apareamiento.

- El agua propaga la electricidad con ochenta veces menor resistencia que el aire, lo que limita el sentido de electro-recepción en el aire.
- Las moléculas químicas tienen diferente solubilidad en el agua y volatilidad en el aire. Lo que afecta a los sensores químicos del cuerpo.
- El calor se disipa veinticuatro veces más rápido en el aire que en el agua y ésta tiene 3.500 veces más capacidad de acumular calor que el aire. Esto afecta a la temperatura corporal, el ciclo de actividad diaria y anual y al control endotérmico.

Estas grandes diferencias condicionan dramáticamente el número de organismos capaces de desarrollar un modo de vida aéreo. Por ejemplo, *Tiktaalik* presentaba brazos con muñecas, pulmones y cuello móvil. Sin embargo, sus miembros posteriores eran débiles. A pesar de esto, no debe considerarse a dicho animal como un organismo imperfecto o "a medio camino".

Tiktaalik estaba sin dudas bien adaptado a su ambiente y modo de vida. Jamás deseó salir del agua ni esperaba hacerlo. Sin embargo, de entre todos los que podían moverse entre ambos medios, la selección natural llevó a que algunas formas se tornaran más terrestres, como los tetrápodos, y otras más acuáticas, como los celacantos.

La primera pregunta a responder es, ¿Qué ventaja adaptativa conllevó esta transición?

Teniendo en cuenta a algunos peces actuales como los pejesapos, capaces de moverse fuera del agua, se han expuesto algunas hipótesis para explicar las fuerzas evolutivas que pudieron haber beneficiado a peces así durante fuertes sequías y cambios del ambiente, en especial considerando la forma de alimentación, la tasa de crecimiento en un ambiente más cálido, el control de la cópula por parte de la hembra (selección sexual) y la forma de desarrollo del embrión (la metamorfosis). Con seguridad, una combinación de estas razones, colocadas en el orden correcto, favorecieron a los beneficiarios de los cambios evolutivos que se produjeron en el Devónico y Carbonífero. Es decir, los que nacieron con características que les permitían buscar recursos en tierra, pudieron aprovecharlas exitosamente. Si no hubiera recursos para aprovechar en tierra, tal vez sus pulmones o miembros quiridios hubieran sido irrelevantes para sus vidas o francamente negativos.

Sin embargo, debe tenerse en cuenta que la mayor parte de los hallazgos recientes señalan que los primeros tetrápodos fueron completamente acuáticos. Es decir, más allá de si peces como *Eusthenopteron* hubieran sido capaces o no de desplazarse fuera del agua, el

hecho es que los anfibios no comenzaron a aprovechar los ambientes terrestres hasta haber adquirido todas las características propias de los vertebrados terrestres.

Ciclos estacionales

Apuntar a los cambios del medio y el clima son siempre buenos argumentos a la hora de discutir la especiación (generación de nuevas especies). Estos cambios motorizan a la selección natural en los individuos y a largo plazo determinan la aparición y subsistencia de las especies. Por ejemplo, peces que disponían de patas rudimentarias podrían moverse en el lodo de las lagunas que se desecaban en época de sequía anual y regresar más tarde, a las zonas de reproducción cuando la época de lluvias retornaba.

Las lagunas cálidas de baja profundidad, con escasa cantidad de oxígeno, resultaron un ambiente ideal para organismos dotados de un sistema respiratorio pulmonar y miembros locomotores. Con éstos, podían ayudarse en el impulso de caza o volver al agua tras un intento fallido, como hacen algunas orcas mediante el uso de sus aletas pectorales.

Sin embargo, el ambiente terrestre es peligroso. El aire cálido y seco puede producir la desecación de la piel, de forma que sólo pudieron salir quienes ya poseían modificaciones en el tegumento externo del cuerpo. El agua también tiene una inercia térmica mayor que el aire; en ella pueden esperarse fluctuaciones estacionales, pero no fluctuaciones térmicas diarias como en el aire. Aunque los anfibios ancestrales podían aumentar su temperatura calentándose al sol, no disponían de la capacidad de regular la temperatura interior. La misma fluctuaba en función del medioambiente, como sigue ocurriendo con los anfibios actuales. Este sistema tiene también sus ventajas y es de bajo costo energético.

Desde el punto de vista funcional, la piel de los anfibios es intermedia entre los animales acuáticos y terrestres. La piel de los anfibios da protección, pero además interviene en el intercambio gaseoso (forma parte de la respiración) siempre que se encuentre humedecida, complementando la función de los pulmones. De hecho, los vasos sanguíneos que en nosotros se dirigen a los pulmones para oxigenar la sangre, en los anuros emiten ramas que se dirigen a la piel y al piso de la boca, donde la sangre también puede ser oxigenada.

Alimentación

Es interesante destacar que aunque los tetrapodomorfos ictianos, básicamente peces, como *Eusthenopteron*, poseían dientes pequeños y semejantes entre sí, los primeros tetrápodos estaban provistos de grandes colmillos que describen sus capacidades como

cazadores. En algunos, la mandíbula curva y culminada en grandes colmillos sugieren una cacería por emboscada, donde un salto y una atrapada repentina con el extremo de la boca hubiera marcado la diferencia.

Esto muestra que había algún tipo de división en las preferencias alimentarias entre los tetrapodomorfos ictianos y sus hermanos los tetrápodos. Impulsados inicialmente por la supervivencia durante la estación seca, los anfibios habrían encontrado ventajas adicionales cuando se adentraban en el nuevo territorio, por ejemplo en búsqueda de alimento. Lograron ventajas en la competencia con otras especies o directamente al preñar sobre formas acuáticas, haciendo uso de un sentido del oído capaz de actuar en el medio aéreo. También aprovecharon la oportunidad de alimentarse de insectos en los humedales.

Pero además, cuando un organismo vive fuera del agua es posible incrementar la temperatura corporal por absorción de calor solar. Esto lleva a suponer que la tasa de digestión (el metabolismo) y la velocidad de desarrollo (el crecimiento) se incrementaron rápidamente, una ventaja competitiva sobre las especies totalmente acuáticas.

Reproducción

Un cambio que ocurrió entre las especies anfibias y terrestres es la forma de reproducción. El apareamiento en el agua es, en muchos casos, indirecto, con la fecundación del óvulo fuera del cuerpo de la hembra. La hembra deposita los huevos y el macho los riega con esperma. Es común que muchas hembras ovulen y muchos machos extiendan su esperma a la vez. Una variante es el uso de espermatóforos, como los de los urodelos, donde el macho adosa una masa de espermatozoides entre las plantas sumergidas y la hembra, tras el cortejo, se lo introduce ella misma. La aparición de la fecundación interna (dentro de la hembra), generó un mejor control en la determinación de quien es el padre. Entre los tetrápodos actuales la inseminación interna es la regla, con diversas variantes. Lo mismo se da, por ejemplo, en tiburones y peces pecílidos, los conocidos Guppys o Lebistes y los Platys de los acuarios de agua dulce, cuyas hembras retienen los huevos fecundados y cuyos machos poseen un órgano copulador, llamado gonopodio.

La Selección Sexual implica que la hembra decide con que macho aparearse y normalmente será el mejor exponente de la generación. Esta competencia se decide mediante caracteres secundarios o elaborados rituales; ambos son costosos y el nivel de inversión en ellos es un indicador de la calidad del macho. Es decir, sólo un ejemplar bien alimentado, hábil y experimentado, será

La historia de los anfibios en el sur de América

Los tres grupos de anfibios actuales (cecilias, urodelos y anuros) se agrupan bajo el nombre de lisanfibios.

Los tres grupos vivientes comparten su pequeña talla, una respiración cutánea, dos tipos de glándulas en la piel (mucosas y granulares), dientes estilo clavija (pedicelados) y centros vertebrales formados por un elemento único. Pueden ser marchadores, nadadores o saltadores. Aunque de hábitos mayormente anfibios dulceacuícolas, algunos son exclusivamente acuáticos (axolotes), terrestres (ranas del desierto) o hasta planeadores (ranas racofóridas). Todas esas características las comparten también sus parientes extintos, los albanerpetónidos.

Y hasta aquí llegamos con las generalidades ya que, como sobrevivientes de grupos muy antiguos, poseen características muy divergentes.

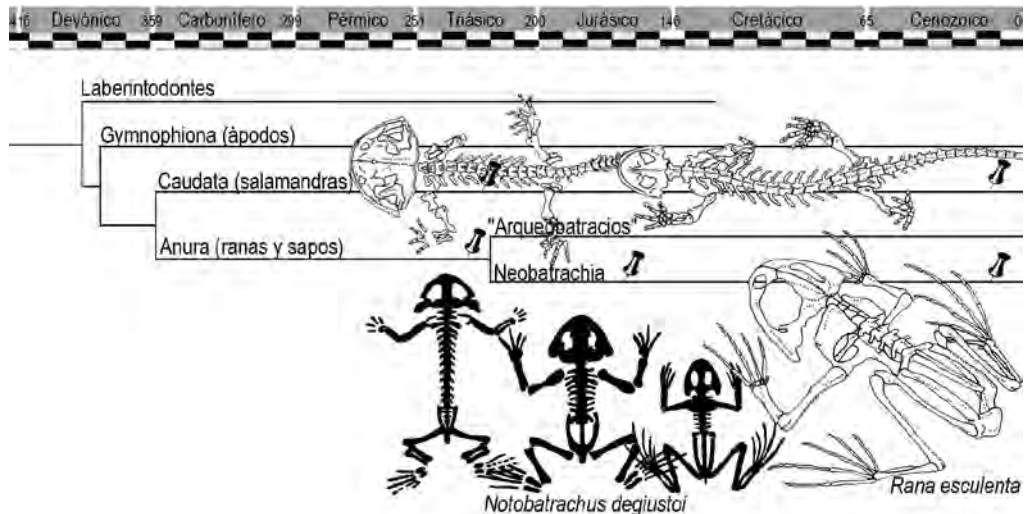
Las cecilias (o gimnofionos) son anfibios sin patas que viven en el agua o bajo tierra, en las zonas cálidas del mundo. Su cuerpo es alargado debido a un tronco muy alargado; sin embargo, su cola es muy corta o inexistente (una tendencia que comparten con los anuros); según el reloj molecular las

cecilias se habrían originado hace mucho tiempo, no mucho después que los primeros tetrápodos. Los urodelos o caudados comprenden a las salamandras y tritones, y se habrían aislado genéticamente en el período Carbonífero. Las evidencias más antiguas de los anuros, grupo que incluye a ranas y sapos, datan de hace unos 220 Ma. Sin embargo, aun se discute fuertemente cuál fue el grupo de anfibios fósiles que los originó.

La hipótesis más aceptada es que los tres grupos vivientes (anuros, urodelos y cecilias) provienen de un mismo ancestro común, probablemente algún tipo de anfibio temnospóndilo de pequeño tamaño del grupo de los disorofóideos (Fig. 9.10).

En general, los disorofóideos son temnospóndilos enanos y puede trazarse entre los distintos grupos una mayor cercanía a los anfibámidos y de allí a los anfibios modernos.

Por ejemplo, entre los disorofóideos *Limnogyrinus* y *Branchiosaurus*, ambos de Nyífany, puede verse un acortamiento del cráneo, reducción del esqueleto que soporta las branquias, alargamiento del brazo y disminución del número de vértebras.



9.10. Relaciones filogenéticas entre los anfibios. Las fechas de separación en millones de años están basadas en el estudio del reloj molecular sobre 171 especies (K. Roelants et al, "Global patterns of diversification in the history of modern amphibians". PNAS N° 3-2007). Obsérvese la transformación de la cadera, las costillas y las patas en los anuros, que facilitó el desarrollo de la locomoción a saltos por elongación de las patas.

Esto no indica una progresión “hacia” los anfibios modernos, sino una diversificación de las formas existentes, algunas de las cuales tal vez originara a los mismos. Lo que si sabemos, es que los disorofoides presentaban ya metamorfosis, como lo demuestran los completos fósiles de *Apateon* y *Mordex*.

Otra hipótesis muy atractiva liga a cada uno de los tres grupos con distintos grupos de anfibios fósiles. Particularmente, Robert Carroll, estudiando la secuencia de osificación de los huesos en larvas preservadas de laberintodontes temnospóndilos del Carbonífero y Pérmico, concluyó que los urodelos se relacionan con un grupo específico de disorofoides conocido como branquiosáuridos. Los urodelos mas antiguos conocidos provienen del Jurásico medio de China. *Chunerpeton*, una salamandra criptobránquida (la familia sigue viviendo hoy y a ella pertenece *Andrias*, la salamandra japonesa gigante). Posee en sus veinte centímetros miembros del mismo largo, una larga cola y un cráneo bastante fenestrado, es decir, con grandes vacuidades o ventanas. Preservados en ceniza volcánica, cientos de ejemplares muestran las branquias externas, los límites de los globos oculares y el contenido estomacal.

Del Jurásico superior de Kazakastan, otra salamandra fósil, *Karaurus*, muestra un cráneo mas fuerte y ornamentado.

Por otro lado, de acuerdo al esquema de Carroll los anuros se relacionarían con los anfibámidos, un grupo de disorofoides cuyos parientes más próximos son *Gerobatrachus* y *Doleserpeton*, también del Pérmico inferior de Texas y Oklahoma respectivamente.

El grupo se destaca por el “vaciamiento craneano”, es decir, la formación de grandes ventanas que se ven en el paladar. En particular, *Doleserpeton*, del Pérmico inferior de Oklahoma, EEUU, muestra dientes idénticos a los de los lisanfibios; mientras que *Amphibamus*, del Carbonífero superior de Mazon Creek (Illinois, EEUU), muestra un cráneo redondo con grandes órbitas y una columna vertebral corta (como en sapos).

El sapo mas antiguo conocido es *Triadobatrachus*, del Triásico inferior de Madagascar. En él pueden verse todas las características generales de los anuros, como el cráneo corto, redondeado y muy fenestrado, el hueso frontal fusionado con el parietal, una mandíbula desdentada, pocas costillas y reducción de vértebras

dorsales y caudales, y en la cadera un ilión inclinado hacia delante.

La diferencia con los anuros modernos es que su cuerpo es un poquito mas largo, sus miembros posteriores son cortos y en general sin fusiones. Por supuesto, *Triadobatrachus* no saltaba, pero de hecho hay muchos grupos de anuros modernos que no lo hacen.

Los últimos temnospóndilos gigantes

Hacia fines del Paleozoico, los grandes anfibios fueron decreciendo en abundancia. Algunos, como el temnospóndilo *Edingerella*, del Triásico inferior de Madagascar, se hicieron completamente marinos, lo que conlleva especiales capacidades que les permitieran tolerar el agua salada. Las formas de gran tamaño fueron exterminadas por el evento de extinción de fines del Triásico, tras lo cual sólo sobrevivieron formas del hemisferio sur que llegaron a convivir con los grandes dinosaurios.

Solo dos familias sobrevivieron, los braquiópodos chinos y los chigutisáuridos gondwánicos. Entre los primeros se halla el gigante de Lesotho, una forma del límite Triásico-Jurásico de ocho metros de largo y entre los últimos se halla el temnospóndilo gigante *Koolasuchus*, del Cretácico inferior de Australia. Su supervivencia hasta el último período de la época de los dinosaurios se ha explicado por su tolerancia a las frías aguas polares, inhabitables para cocodrilos. *Koolasuchus* habría alcanzado los cinco metros de longitud, lo que lo convierte no solo en el último de los temnospóndilos grandes, sino en uno de los mayores.

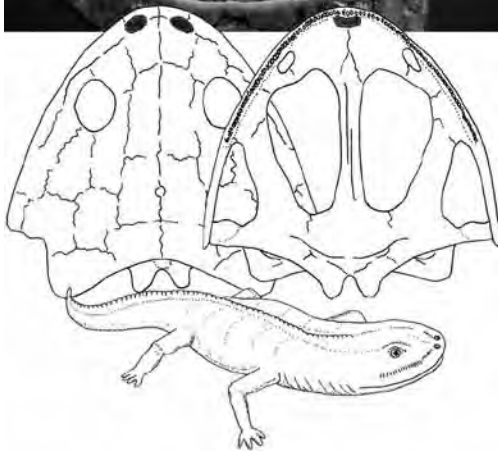
De este mismo grupo hubo buenos exponentes en la Argentina. Entre los protagonistas se encuentran *Pelorocephalus mendozensis* que vivió hace 220 Ma en la región de Cacheuta, en Mendoza (Fig. 9.11). Este laberintodonte triásico, que convivió con predadores sinápsidos como *Cynognathus*, alcanzaba los dos metros de largo y se alimentaba probablemente de peces o animales pequeños que se aproximaran al borde de las lagunas. Otra forma, *Chigutisaurus ischigualastensis*, fue hallada en las regiones lacustres de Ischigualasto, el Valle de la Luna, en San Juan, y fue testigo de la primera radiación evolutiva de los dinosaurios.

La evolución a los saltos

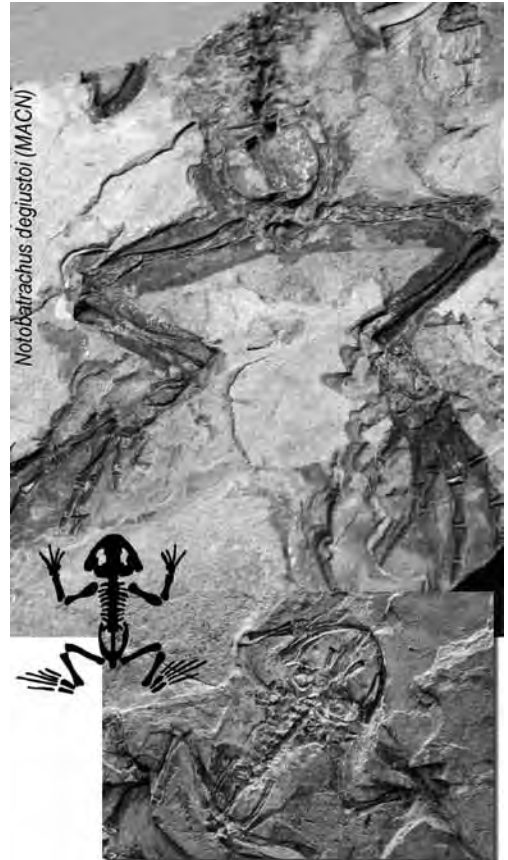
La evolución de los anfibios es famosa por sus numerosos casos de heterocronías. Se trata de even-



Pelorocephalus mendozensis (MLP)



9.11. *Pelorocephalus* es un tardío temnospondilo del Triásico (Mendoza, Argentina).



Notobatrachus degiustoi (MACN)

9.12. *Notobatrachus* es un anuro muy parecido a las ranas actuales. Vivió en el Jurásico (Santa Cruz, Argentina).

tos de desarrollo a destiempo que se pueden dar en una especie con respecto a otra, impulsando la aparición de características novedosas, o por la retención de algunas muy antiguas, ya desaparecidas en las demás especies. Entre las manifestaciones más comunes de heterocronías se encuentra el hecho de que algunos de los huesos del adulto conserven las características cartilaginosas de la cría o, por el contrario, que extiendan su crecimiento en el tiempo alcanzando un tamaño exagerado.

En un caso particular, a principios del Mesozoico, en un grupo de anfibios tuvo lugar la reducción del número de vértebras y la pérdida de la cola. Paralelamente, en algunos integrantes de ese grupo se produjeron cambios en la articulación

entre la cintura y la columna. En algunos de ellos, las patas y dedos siguieron creciendo cuando el cuerpo ya se había detenido (una heterocronía) y, de esta forma, en conjunto con la elongación de las patas, muchos adquirieron una locomoción saltadora que dió lugar a los anuros.

La evolución de los anuros actuales muestra diferencias asociadas a la división de los continentes. Una línea corresponde a los antiguos anuros de Laurasia y otra a los de Gondwana. En este último caso se observa una división adicional entre los de África y Sudamérica. Todo esto es coherente con la separación de continentes desde Pangea iniciada hace unos 180 Ma.

Los anuros más antiguos conocidos tienen unos 220 Ma, pero el mejor documentado es *Notobatrachus degiustoi* (Fig. 9.12), una rana que vivió en el Jurásico en la Patagonia Austral. Tenían una estructura muy similar a la de las ranas actuales de gran tamaño.

Vivieron en un ambiente con abundante vegetación y algunos bosques de coníferas, cerca de ríos y espejos de agua, en un clima con variaciones estacionales. Los fósiles se encontraron reunidos debido al transporte en el lodo. Hay evidencias de numerosas erupciones volcánicas, lo que pudo causar frecuentes extinciones locales.

capaz de realizar sin perjuicios y con buena coordinación, el desgaste que esos rituales implican.

Mediante la selección sexual la hembra toma el control. Un caso llamativo y extremo ocurre en la mayoría de las aves, donde la ausencia de pene le impide al macho forzar una cópula; de forma que si la hembra no colabora, no hay cópula. La inseminación interna y la selección estricta fueron cambios importantes en la reproducción sexual y son más efectivos fuera del agua.

Metamorfosis

Lo que mejor caracteriza a los anfibios, cuyo nombre significa "doble vida", es la existencia de una etapa larval. En esta etapa, la larva es acuática, con respiración mediante branquias y en la mayoría de los casos carece de miembros locomotores. Cuando llegan a ser adultos, los anfibios desarrollan pulmones de pocos pliegues. La transición desde una larva a un adulto se conoce como metamorfosis, y tiene lugar a través del control hormonal, desencadenado por situaciones ambientales.

La metamorfosis es hoy influenciada por variaciones en la temperatura, el fotoperíodo (la duración de los días) y, entre los que nacieron en charcas estacionales, por el estrés generado por el descenso del nivel de agua y de la concentración de oxígeno. Todo esto, o algunos de estos elementos según las especies, desencadenan una respuesta hormonal iniciada por la glándula adenohipófisis y luego por la tiroides.

La metamorfosis ha permitido un cambio abrupto entre un ambiente acuático protegido de grandes variaciones climáticas donde habita la larva y un ambiente terrestre apto para conseguir abundante alimento, donde vive el adulto. Es posible que esto prosperara en zonas donde los ambientes acuáticos fueran de tipo tempora-

rio. También los insectos desarrollaron la metamorfosis independientemente y casi al mismo tiempo. Anfibios e insectos pudieron, mediante la metamorfosis, sobrevivir en el ambiente terrestre.

Sabemos que los insectos desarrollaron la metamorfosis hace unos 320 Ma. También sabemos que *Eusthenopteron* no tenía metamorfosis; pero no conocemos con certeza en que momento los anfibios desarrollaron la metamorfosis y como apareció. Los disorfoideos, un grupo de temnospóndilos enanos hallados en Nýřany, República Checa, poseían algún tipo de metamorfosis. Seguramente, los anuros de hace 250 Ma ya se reproducían mediante una etapa larval seguida de la metamorfosis. *Seymouria*, con una estructura cercana a la de los amniotas (lo estudiaremos en el capítulo 10) con 290 Ma, tenía metamorfosis.

Cuando una rana moderna abandona el huevo (que es de estructura gelatinosa por lo que sólo pueden ser puestos en el agua o zonas húmedas) lo hace en forma de renacuajo. En muchos casos, estos huevos son puestos en el agua, pero en otros casos, los padres arman nidos de espuma, excavaciones o construcciones con hojas que protegen a los huevos de la desecación. Esta larva tiene una cola que le permite moverse en el agua y branquias que permiten su respiración acuática. Durante la metamorfosis se convierte en un organismo distinto, una rana o sapo adulto, sin cola y respirando mediante pulmones y la piel. El medio de vida cambia (desde el agua al medio aeroterrestre) y también lo hace la forma de alimentación.

Algunos anfibios nunca pasan por una metamorfosis, como las cecilias o el sapito de Darwin (*Rhinoderma*). Otros organismos, como nosotros los amniotas, hemos incorporado la metamorfosis en nuestro desarrollo y la vivimos mientras somos aún embriones.

2.2. Una nueva estructura del cuerpo

Cuando los tetrápodos iniciaron la diversificación de sus especies (en el intervalo 385-360 Ma), la vida ya se estaba desarrollando en la tierra desde hacia más de 50 Ma. Las plantas (capítulo 5) e invertebrados (capítulo 7) ocupaban la tierra firme. Las plantas liberaban sus hojas en los cambios de estaciones y los insectos se desarrollaban en medio de los vegetales vivos y muertos, aunque no volaban.

A lo largo de la primera parte de la Era Paleozoica, entre el Cámbrico y el Devónico, el nivel de dióxido de carbono y la temperatura descendieron desde valores muy altos hasta valores tolerables para los vertebrados.

El nuevo medioambiente aeroterrestre posibilitó su aprovechamiento por los tetrápodos, así que no es de extrañar que esto ocurriera y en aquel momento.

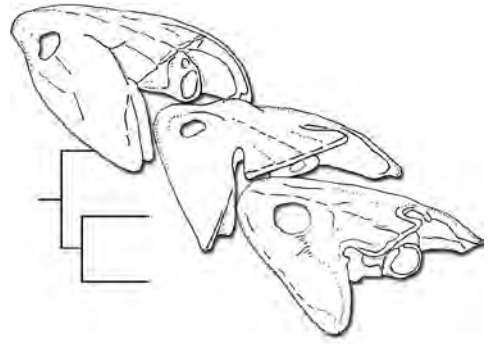
Profundos cambios en la arquitectura del cuerpo (el cuello y cráneo, la columna vertebral, las costillas y cinturas, las patas y dedos) ocurrieron en algunos grupos de peces de aletas lobuladas, modificando la forma de movimiento en el terreno, los sentidos, la alimentación y muchas conductas cuya aparición les permitió aprovechar el nuevo hábitat. Exploremos cómo trabajó la evolución sobre el cuerpo de los anfibios en este período.

El cráneo

Un pez que se mueve en el agua es sostenido por ella, no tiene que luchar contra la fuerza de gravedad. El agua es más densa que el aire y ofrece considerable resistencia al movimiento. Así que los cambios debieron ocurrir antes de independizarse del agua.

En los peces, el cráneo tiende a ser alto y angosto, con los ojos colocados lateralmente, acorde con un movimiento en un medio tridimensional. Pero en los primeros tetrápodos el cráneo es chato con los ojos colocados arriba (Fig. 9.13). Éstos animales se movían en la superficie del agua, en un medio más bidimensional que el complejo medio tridimensional de los peces y las aves. Junto con los cambios de proporciones del cráneo, se observa una reducción en el número de los huesos.

Mientras que en los peces la notocorda penetra dentro del cráneo, lo cual otorga escasa movilidad, en los tetrápodos se separó el cráneo de la columna mediante las vértebras cervicales en el cuello y una reducción de la notocorda. La movilidad resultante tuvo sus efectos tanto en la caza como en la alimentación. Es posible que los primeros tetrápodos permanecieran semisumergidos a la espera de un incauto que se acercara al borde. Allí, la cabeza se elevaría para atrapar a la presa. Las mandí-



9.13. En la radiación evolutiva que contiene a *Eusthenopteron* y *Acanthostega* se observa que el cráneo se vuelve más chato (lo que señala una vida en la superficie del agua), lo ojos se mueven desde los costados hacia arriba y la cuerda dorsal o notocorda queda excluida del cráneo liberando una zona móvil que originará al cuello (que favorece el movimiento).

Pueden verse también las muescas a los costados de la parte de atrás del cráneo, las muescas óticas, donde se situaba el tímpano, como en los sapos actuales.

bulas curvas con fuertes dientes al final parecen haber contribuido a enganchar a una presa escurridiza.

Del tipo de articulación entre las vértebras cervicales y el cráneo dependerá la mayor o menor capacidad de movimiento. Por ejemplo, en las aves esta articulación es un hueso de forma esférica (cóndilo) y permite que la cabeza rote casi 360 grados. En los mamíferos en cambio, la articulación esta formada por dos puntos de contacto y el movimiento no permite girar la cabeza con tanta facilidad.

Partiendo desde el cráneo, la columna vertebral muestra el inicio de la especialización por sectores. Es el origen del cuello, tórax y cola. Sin embargo, no todas son flores. La liberación del cuello lo expuso como zona vulnerable.

El tórax

El movimiento de los tetrápodos en el medio terrestre se ha basado mayormente en una estructura similar a un puente sostenido por las patas y con un arco vertebral entre ellas. Las cinturas pectoral (anterior) y pélvica (posterior) posibilitaron la relación de los miembros con la columna vertebral y la inserción de la musculatura capaz de dar movilidad a las patas. Ambas cinturas tendrían luego profundas modificaciones en los diferentes tipos de vertebrados. De hecho, en algunos tetrápodos como las cecalias, aistopodos y serpientes desaparecerán, tal

vez en relación a un proceso genético comparable ocurrido en esos linajes.

Vértebra bien osificadas y con procesos articulares dieron robustez al arco formado por la columna vertebral entre las patas delanteras y traseras. En el agua solo se requiere de una columna longitudinal que soporte a los músculos que realizan la contracción durante el movimiento de natación mediante ondulaciones. Sin embargo, en la tierra la columna soporta el peso del cuerpo, distribuido entre los miembros anteriores y posteriores. Esta característica abrió las puertas a la exploración del mundo terrestre.

La diferenciación de las vértebras a lo largo de la columna permitió hacer frente a distintas funciones. Las cervicales formaron el cuello del animal. Las torácicas ocupan el centro del cuerpo, entre las patas delanteras y traseras y se especializaron en el soporte de las costillas y el peso central del cuerpo. Las vértebras sacras, que se encuentran junto a la pelvis en la cadera, fueron útiles para transferir la mayoría del peso sobre las patas posteriores. Las vértebras caudales formaron la cola que perdió paulatinamente la función de natación para comportarse como un contrapeso.

Los cambios en las vértebras a lo largo de la evolución de los tetrápodos permitieron distintos tipos de vida (Fig. 9.14). Además de combinar sus distintos componen-

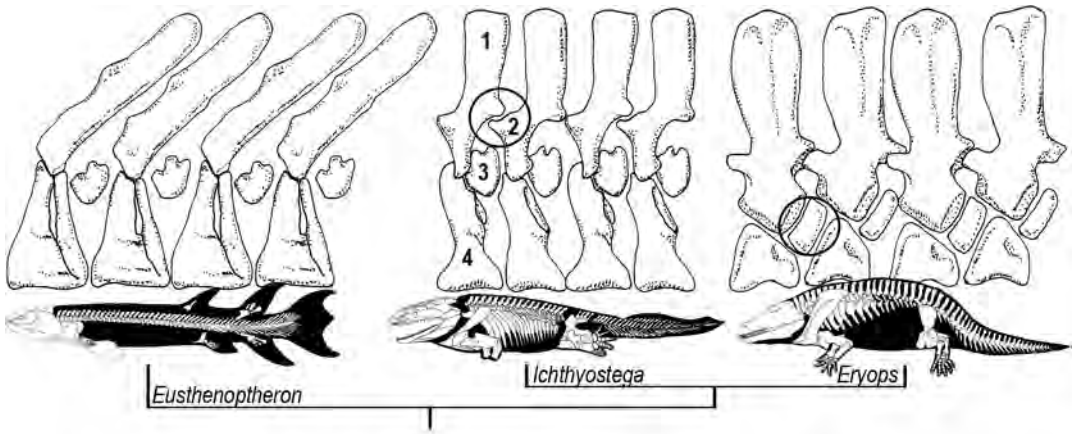
tes, se estiraron o aumentaron en número produciendo cuellos más largos, se acortaron o redujeron en número haciendo cuerpos más compactos, se fusionaron en las caderas de las aves perdiendo la identidad de cada vértebra o directamente desaparecieron, como es el caso de la cola en los humanos y anuros.

Acompañando los cambios en la columna vertebral se produjeron otros en las costillas. Originadas en los septos que dividen los paquetes musculares en los peces, se adquirió una armadura interna que protege a los órganos. Completando las funciones de protección y sostén de los órganos internos, el sistema de músculos asociados se volvió complejo y robusto.

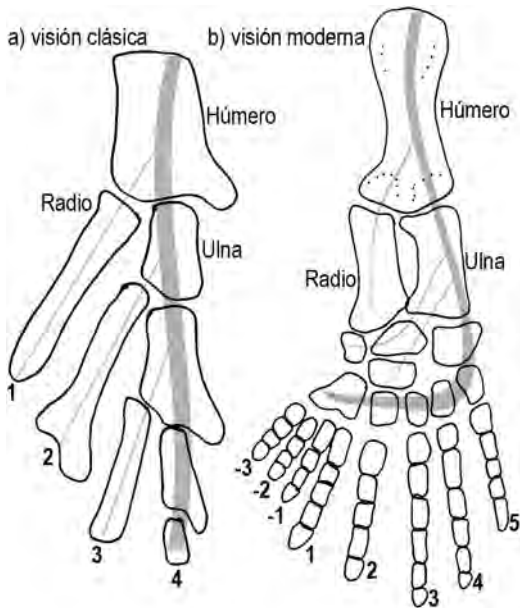
Las patas y dedos

Las patas y dedos de los tetrápodos son tal vez sus rasgos más llamativos. Estos apéndices evolucionaron partiendo de aletas lobuladas. Existen dos hipótesis sobre como ocurrió esta transformación (Fig. 9.15). En la visión clásica, basada en la morfología, los huesos que forman el esqueleto de la aleta son los que dieron origen a los dedos. Pero en la visión moderna, basada en la embriología y la genética, los dedos serían estructuras que surgieron a nuevo.

Durante el Devónico, las patas de los tetrápodos poseían seis, siete u ocho dedos. *Acanthostega* tenía



9.14. La transformación de la columna vertebral produjo un cambio importante que permitió que los tetrápodos pudieran moverse fuera del agua. Las vértebras se volvieron más sólidas, lo que hizo posible acomodar los músculos que, además del movimiento, facilitan el sostén del cuerpo. El arco neural (1+2), que se ubica por encima de la médula o canal neural, poseía con una espina fuerte y cuadrada (1). Se conectaba con la vértebra siguiente por medio de articulaciones llamadas apófisis, tal como ocurre con nuestras vértebras (2). El cuerpo vertebral (3+4), ubicado bajo la médula, estaba formado en los temnospóndilos por varios elementos, conocidos como pleurocentros (3) e intercentros (4). De hecho, eso es lo que significa el nombre, del griego *temnos*, varias partes y *spondylos*, vértebra.



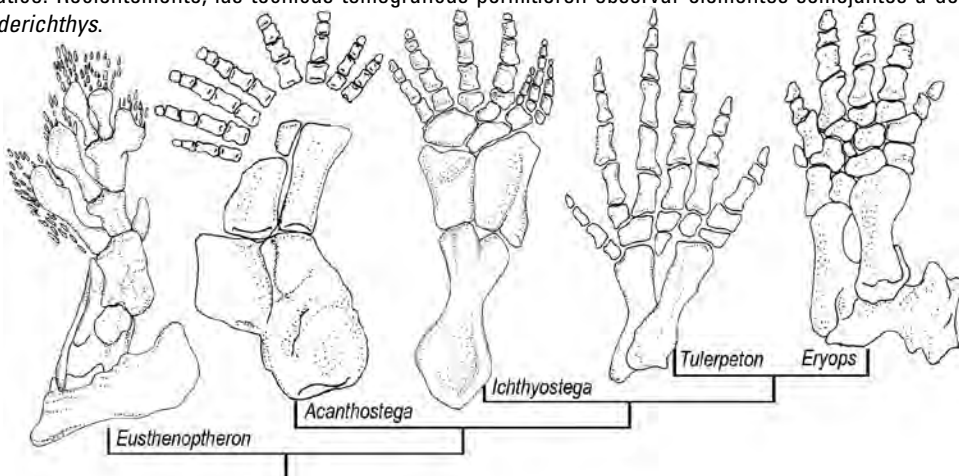
9.15. Hipótesis clásica de evolución del brazo de los tetrápodos (técnicamente conocido como "miembro quiridío") a partir de las aletas lobuladas (los dedos son radios modificados). A la derecha se observa la hipótesis moderna (los dedos apareciendo como estructuras nuevas). La visión tradicional se basa en el análisis morfológico, pero las nuevas evidencias provenientes del estudio embrionario, indican que los dedos de los tetrápodos son nuevos desarrollos que no estaban en la aleta de los peces (aunque sí los demás huesos del brazo).

en los pies de tetrápodos cursoriales como los caballos y proterotéridos entre los mamíferos y de dinosaurios como el avestruz (*Struthio*) y los sarmienticnos, se reducen a dos o un dedo. Sin embargo, el número más común y estable entre los tetrápodos es de cinco dedos. Mientras que en los mamíferos y reptiles, algunos grupos llegaron a perderlos en su totalidad, extrañamente nunca se ha observado una reversión (una ganancia de dedos), salvo a nivel individual o patológico.

En ciertas circunstancias existen ventajas al tener pocos dedos, por ejemplo se disminuye el contacto con el piso, lo que permite correr. Los caballos tienen un solo dedo y las aves que corren tienen dos (Avestruz) o tres (Ñandú) dedos en las patas. La posición en que se apoya la pata también es importante, y podemos verificar que los mejores corredores no se hallan entre los plantígrafos (los que apoyan toda la planta del pie,

ocho dedos, *Ichthyostega* tenía siete dedos, *Tulerpeton* seis dedos (del Devónico en Rusia) y *Eryops* cinco dedos. Los linajes con menor número de dedos, por esa u otras características, fueron seleccionados positivamente, y todos los tetrápodos actuales provenimos de un ancestro de cinco dedos. Esta tendencia a la reducción digital (Fig. 9.16) en los tetrápodos continuó y en las manos de los anuros se suelen ver cuatro o tres dedos a la vez que

9.16. Reducción del número de dígitos en las patas de los tetrápodos. El caso de *Tulerpeton curtum*, tiene un registro fósil fragmentario. Pero aquí es presentado ya que sigue la línea de reducción de dígitos. Posee seis dedos en las patas. Ningún otro espécimen tendrá más de cinco dedos en el futuro. *Tulerpeton* procede del mismo período que *Ichthyostega* desde la región de Tula en Rusia, a 200 km de Moscú (para aquella época ubicada cerca del ecuador). Es más robusto que sus predecesores, lo que sugiere que fue menos acuático. Recientemente, las técnicas tomográficas permitieron observar elementos semejantes a dedos en *Panderichthys*.



como los humanos y los osos), sino digitígrados (los que apoyan sólo los dedos, como las aves), o los unguígrados (presente en los ungulados, que apoyan la punta de los dedos, como los caballos).

Para nadar, en cambio, conviene una mayor superficie como las aletas densas, el caso de *Eusthenopteron*. Las aves que nadan, poseen tres o cuatro dedos en las patas (nunca cinco dedos) y han desarrollado membranas entre los dígitos que cumplen una función similar. En los ictiosaurios (reptiles marinos estudiados en el capítulo 11) se pueden observar nueve dedos. A partir de cinco dedos con varias falanges supernumerarias se formaron puntos de división como rayos. De la misma forma, el Panda (*Ailuropoda*) tiene dos extra-dígitos, que no son dígitos verdaderos. Algunas ranas usan su pre-pélex, una estructura afín como arma de lucha. En los humanos, con una frecuencia de 1 en 5.000 se produce una mutación que genera un dígito extra, que tampoco es verdadero.

La cantidad de dedos está regulada durante el desarrollo embrionario por el grupo de genes denominados *Hox*, de los que ya hemos hablado y que se hallan ampliamente distribuidos en todo el reino animal y regulan la posición y el orden de aparición de determinadas estructuras anatómicas.

Ligada a la evolución de la estructura de los huesos se desarrolla la de los músculos cuya acción permite la locomoción en tierra. Pero, ¿Cómo evolucionó este tipo de locomoción?

2.3. Locomoción y respiración

La posición de las patas no solo afecta a la locomoción, sino que tiene incidencia en la respiración y en la actividad metabólica. Un tipo de movimiento ineficiente, implica una respiración precaria y una actividad metabólica baja.

Sin embargo, debe considerarse que el movimiento y modo respiratorio de aquellos tetrápodos no era en absoluto ineficiente. De hecho, ellos no solo respiraban por sus pulmones sino también por la piel del interior de la boca y la de casi todo el cuerpo. Para un animal de metabolismo poiquiloterma, eso resulta en una abundante provisión de oxígeno.

El tipo de locomoción depende de las cinturas y la posición de las patas, que junto con el sistema muscular forman un conjunto indivisible. Como hemos explicado antes, mientras que en los peces la cintura pectoral permanece fija a la parte posterior del cráneo, la cintura pélvica se halla desligada de otros huesos. Por el contrario, en los tetrápodos, los huesos de la cintura pectoral se desligan del cráneo mientras que la cintura pélvica,

se conecta fuertemente mediante las costillas con las vértebras de la zona sacra, permitiendo desplazar el centro de masa del cuerpo hacia una región más posterior, lo que posibilita a la vez la ampliación de la zona digestiva y, a la larga, permitiría también la aparición de formas bípedas.

Tanto en *Eusthenopteron* (Fig. 9.3) como en *Eryops* (Fig. 9.9) la orientación del húmero es similar, con una dirección lateral, a pesar que las patas son absolutamente distintas. Por ello es que, con las patas a los costados, estos tetrápodos están muy lejos de haber sido ágiles. Los movimientos de estos anfibios ancestrales eran lentos y ondulantes, muy útiles en ambientes pantanosos.

Dado que en el agua la fuerza de la gravedad está neutralizada por la flotación del animal, los peces pueden mantener una elevada actividad de movimiento con un menor gasto de energía. Por ejemplo, algunos tiburones (*Galeorhinus*) nadan en forma continua por más de dos días a una velocidad promedio de 1,5 km/h. Sin embargo, en tierra los tetrápodos deben vencer serias dificultades para moverse.

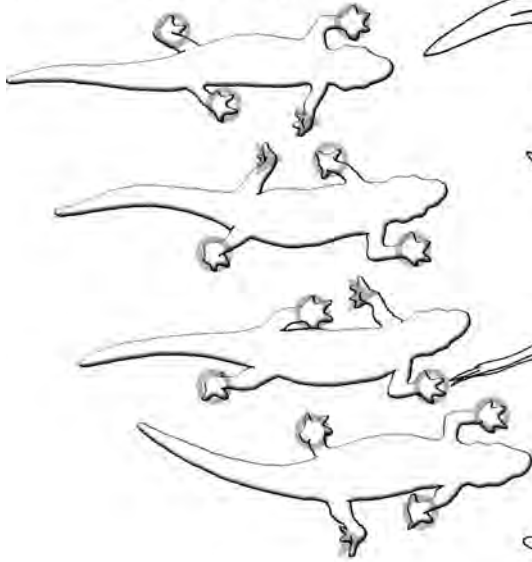
Cuando aquellos primeros tetrápodos se movían, apoyándose en tres patas a la vez, el cuerpo se balanceaba siguiendo a la pata que avanza (Fig. 9.17). El balanceo lateral hace que mientras el pulmón de un lado se encuentra comprimido el otro sufre una expansión y el ciclo se compensa en el próximo paso. Esta distorsión interfiere en el tórax con la normal ventilación de los pulmones, que debería ser uniforme y sincrónica, con ambos pulmones trabajando a la vez para poder extraer e ingresar el aire en forma cíclica.

Como no puede respirar mientras camina, el animal se encuentra obligado a detenerse para respirar, de forma que las largas carreras no están permitidas. De esta forma, en los lagartos modernos la ventilación pulmonar se restringe durante la locomoción. El volumen de aire respirado decrece en la medida que la velocidad de movimiento aumenta. Más rápido se mueven, menos pueden respirar, lo cual ofrece poco tiempo de autonomía. Este tipo de locomoción tiene un costo medido en energía que es de más de diez veces el costo de la natación de los peces. Pero en los primeros tetrápodos el costo debería ser mayor aun.

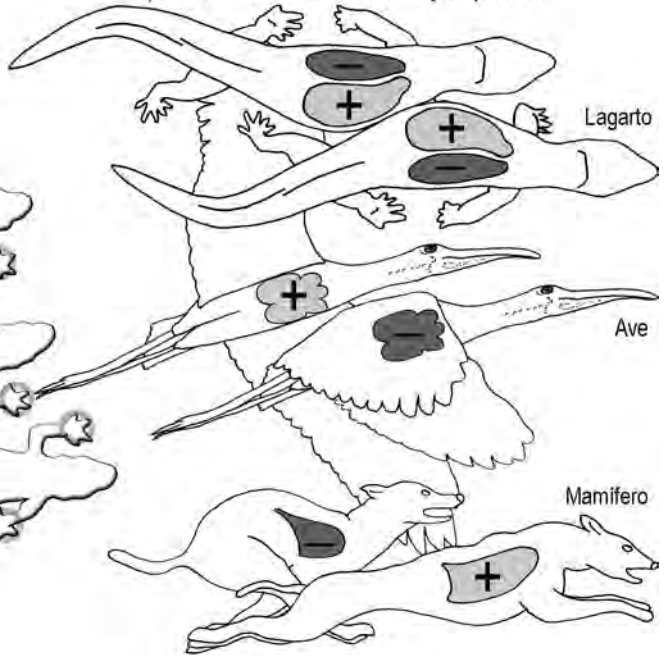
Los primeros tetrápodos habrían estado obligados a recurrir a un tipo de movimiento de corta duración basado en el metabolismo anaeróbico (sin aporte de oxígeno externo y consumiendo el acumulado en los músculos). Entonces, requerían de un período de recuperación para eliminar los desechos desde los músculos locomotores.

Por ejemplo, un 58% al 96% de la energía que las lagartijas actuales utilizan para correr, no proviene de la respiración de ese momento sino de reservas alma-

a) Movimiento apoyado en tres patas



b) Sincronismo entre movimiento y respiración



9.17. La evolución de sistema de locomoción ha pasado por varias etapas. Los primeros tetrápodos podían moverse nadando en el agua y apoyados en tres puntos en tierra. Se muestra la secuencia rítmica con tres puntos de apoyo (círculos) mientras una pata avanza (flecha) por vez. Este tipo de andar no sincroniza la respiración con el paso del animal. Un pulmón se contrae mientras el otro se expande, por lo que es muy poco efectivo para un movimiento sostenido. Los tetrápodos posteriores desarrollaron otras formas de andar más efectivas. Dentro de la locomoción cuadrúpeda, el galope permite sincronizar los miembros anteriores y posteriores de forma que el movimiento colabora con la respiración. Esto ocurre también en el aleteo de las aves debido a que ambas alas suben o bajan a la vez. La locomoción bípeda elimina este sincronismo al desacoplar el movimiento de las patas (inferiores) de las superiores (que están más ligadas al sistema respiratorio).

cenadas previamente (glucólisis anaeróbica), mientras que en los mamíferos es de sólo el 10%. Las lagartijas tienen movimientos rápidos de corta duración, mientras que los mamíferos respiran al moverse y pueden hacerlo por más tiempo.

En los tetrápodos posteriores se desarrolló un tipo de locomoción que aprovecha el movimiento del cuerpo para facilitar la respiración. En algunos linajes de amniotas desaparecieron las ondulaciones laterales del cuerpo al desplazarse y apareció una combinación con los miembros anteriores. Así lo hacen las aves al aletear y ciertos mamíferos al correr. En los últimos, una adaptación que ayuda a mejorar la respiración al andar son los músculos del diafragma.

Muy probablemente, los pterosaurios sincronizaron el aleteo y respiración como las aves. En la adquisición de la locomoción bípeda, los miembros posteriores

pasaron a soportar todo el peso y liberaron al tórax de esta función. Los dinosaurios terópodos, al moverse en forma bípeda, podían respirar manteniendo su carrera por largos trechos.

Una adaptación adicional de larga data (es observable en el tórax de *Ichthyostega*), es la presencia de procesos uncinados entre las costillas. El proceso uncinado es una saliente transversal que une a las costillas entre sí dando rigidez a la caja torácica. Una caja torácica muy uncinada fortalece el tórax dificultando la respiración en organismos que dependen de la expansión del tórax, pero no en aquellos de tórax rígido, con una respiración basada en el inflado de sacos aéreos. Otra característica es que aísla la locomoción de la respiración. Otros portadores de procesos uncinados son las aves y los esfenodontes, como el actual tuatara de Nueva Zelanda.

En el caso de las aves, las costillas son delgadas pero están uncinadas. Esto aprovecha lo mejor de ambas adaptaciones. Mientras genera una caja torácica uniforme y liviana para protección del cuerpo, permite que el aleteo transfiera el movimiento al sistema respiratorio, de forma que ayuda en el bombeo del aire en forma sincrónica.

La mayoría de los pulmones son bolsas de aire flexibles abiertas en un extremo por donde entra y sale el aire. Los pliegues internos del pulmón forman una superficie para intercambio gaseoso entre la sangre y el aire. En general, y en especial en los reptiles, los pulmones son muy variables en forma y estructura, por lo que hay no menos de cinco o seis modelos distintos. En la mayoría puede apreciarse la existencia de una parte anterior de función respiratoria y una parte posterior muscular o mecánica, a veces con expansiones.

Desconocemos mayormente las características pulmonares de los dinosaurios pero en un grupo de ellos, las aves, apareció un particular sistema pulmonar.

Originadas hace al menos 150 Ma, las aves muestran pulmones semi-rígidos por donde circula el aire en forma unidireccional ayudado por bolsas flexibles de aire colocadas al inicio y final de los pulmones. Funcionan como fuelles impulsados por músculos y el aleteo. Las aves no poseen este tipo de músculos ya que tienen sacos aéreos que están distribuidos en toda la caja torácica. Los sacos aéreos se hallan presentes también en otros reptiles, como los camaleones, como extensiones de la parte mecánica de los pulmones que se alojan entre las vísceras permitiendo que el animal se infle y aumente su tamaño cuando se enoja. En el caso de los dinosaurios, gran parte del esqueleto se hallaba invadido por sacos aéreos. En el caso de los terópodos, estos se distribuían de un modo semejante al de las aves, pero en los saurópodos invadían principalmente las vértebras, haciéndolas huecas y livianas, e incrementando vastamente las zonas de aire muerto que compensaban el exceso de oxígeno del aire del Mesozoico, como hacen hoy las aves de cuello largo.

2.4. La diversidad de la dentición

Los dientes y los huesos son químicamente similares pero muy distintos en su estructura. Los dientes son una guía invaluable para reconocer a los grupos de animales debido a que se fosilizan con mayor facilidad. La dentina forma la masa del diente, el esmalte los recubre y en el centro se encuentra la pulpa, una cavidad con vasos sanguíneos y nervios que llegan hasta el interior de la dentina. El principal componente del diente es la apatita (que contiene calcio y otros minerales). Es

el material más fuerte que se puede encontrar en los vertebrados.

El tipo de dientes laberintodontes caracteriza solo a algunos peces crossopterigios y a los primeros tetrápodos, ya que los anfibios actuales no tienen este tipo de dentición. La estructura consiste en una forma cónica con laberintos internos, lo que da origen al nombre. En el centro se encuentra el área activa de crecimiento. La dentina es forzada a plegarse en complicadas capas corrugadas cuando se la observa en un corte transversal.

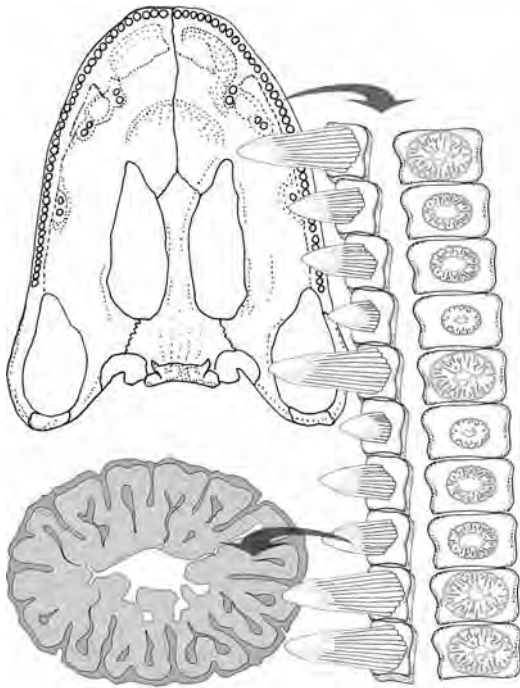
Los amniotas que surgieron desde los anfibios, heredaron y modificaron la morfología dentaria. Basados en un formato cónico se produjeron variantes dependiendo de la forma de alimentación. En los grupos que tragaban el alimento entero, el cono se inclinaba hacia el interior de la boca, ayudando a que el alimento no pueda escaparse.

Para aquellos que se alimentaban de presas grandes y debían rasgar el alimento, los conos estaban aplastados y filosos, en forma de cuchillo. En algunos casos la cara con filo disponía de denticulos y ranuras que ayudaban a aserrar el alimento. En los dinosaurios herbívoros los dientes, transformados en cilindros y colocados muy cerca uno de otro, actuaban como un rastrillo. Esto permitía morder una rama y tirar, quedándose con las hojas en el interior de la boca.

En los primeros sinápsidos, precursores de los mamíferos, por ejemplo los pelicosaurios del Pérmico, se diferenciaron distintos tipos de dientes en varias partes de la boca. Algunos dientes pasaron a ser planos en lugar de cónicos, lo que facilitaba el proceso de masticación.

A pesar de su alta resistencia, los dientes sufren desgaste y roturas, por lo que normalmente los dientes se reemplazan. En algunos grupos de animales el reemplazo se hace en forma permanente, mientras que en otros, ocurre cuando los dientes se desgastan y rompen. En algunos casos no los cambian en toda la vida.

Cuando se estudió el ciclo de reposición de los dientes en los primeros tetrápodos, se encontró que podrían ser reemplazados por ondas a lo largo de la mandíbula (Fig. 9.18). De esta forma existen zonas con dientes nuevos y en crecimiento y otras con dientes maduros. Como el crecimiento de los dientes laberintodontes se parece a un cono que emerge desde la base, cuando se observa un diente joven aparece como un cono pequeño con muy pocos laberintos. El espacio entre dientes es mayor solo porque los dientes son pequeños, ya que la separación es equidistante (cada diente está ubicado en un zócalo de hueso individual). Cuando los dientes están maduros, se los observa totalmente desarrollados y apiñados.



9.18. El cráneo de *Eryops*, en una vista del paladar. Se observa una dentadura con una línea de dientes finamente apretada. Los dientes cónicos son laberintodontes y se caracterizan por una estructura del material plegado que en corte forma laberintos. Se supone que el recambio de dientes ocurría en olas o series, de modo que disponía a la vez de dientes viejos y nuevos.

2.5. Los sentidos y la conducta

Además de los sensores existentes, en los peces se desarrollaron nuevos sistemas sensitivos, como los de proximidad y eléctricos. Sin embargo, fuera del agua muchos sensores resultaron obsoletos. No estaban capacitados para la vida aeroterrestre los que no dispusieran de otro tipo de sensores; así se inició una nueva etapa en la carrera de los sentidos entre predadores y presas.

El agua propaga bien el sonido, pero no la luz. Por lo que se requieren cambios para que los sensores continúen siendo eficientes en el aire. Con respecto a la visión, el distinto índice de refracción del agua y del aire hacen necesaria una alteración en la distancia focal del ojo, un cambio relativamente simple.

Sin embargo, en el aire el ojo debe ser cuidado del polvo y humedecido en forma regular para evitar la desecación. La selección natural favoreció entonces la

incorporación de nuevas estructuras: glándulas lagrimales y párpados.

En los primeros tetrápodos surgió el oído medio aprovechando la cavidad del espiráculo, mientras que el oído interno estaba ya presente en los peces. El tímpano se desarrolló a partir de un hueso que actuaba en los peces en el sostén de las mandíbulas: el hio-mandibular.

Algunos cambios adicionales se introdujeron en el sistema de equilibrio. Mantener el equilibrio sobre las patas en la tierra resulta ser bastante diferente a hacerlo en el agua, donde el peligro no es caer, sino desorientarse.

Los receptores químicos de los peces también necesitaron ajustes. Las moléculas químicas se propagan tanto en el agua como en el aire, y en ambos medios existen maestros del rastreo de olores, como los tiburones y los buitres.

En tierra, el olfato resultó de extrema utilidad para el seguimiento de huellas en el aire y sobre la tierra. De hecho, muchos animales nocturnos dependen completamente de este sentido.

El sentido del tacto, en los peces, responde a una línea de sensor lateral que detecta variaciones en la presión, la cual pierde utilidad fuera del agua. En los primeros anfibios se ha observado que la conservaban en el cráneo, pero se perderá con rapidez. No obstante, esos mismos nervios se asocian a la audición.

También los órganos de detección eléctrica que tienen algunos peces resultan inútiles en el aire.

Todos los ajustes en los sentidos permitieron que las conductas se adaptaran a un régimen de vida distinto. En la tierra cambiaron la forma de alimentación y las costumbres para obtener la comida. Los peces simplemente succionan la comida, pero el aire es 800 veces menos denso, así que las mandíbulas y los dientes sufrieron la presión selectiva que los llevó a adaptarse a morder las presas. La falta de agua obliga a cambios importantes en la lengua para tragar y cerrar la garganta.

También cambió la forma de buscar pareja y de apareamiento. Lentamente apareció una mayor complejidad en estos tipos de conductas, y a la vez, una simplificación en la sexualidad tan variable de los peces.

2.6. ¡Buenos Pulmones!

En los primeros tetrápodos el modo de respiración estaba basado en una proporción elevada de oxígeno en la atmósfera, habida cuenta de que disponían de un sistema respiratorio simple.

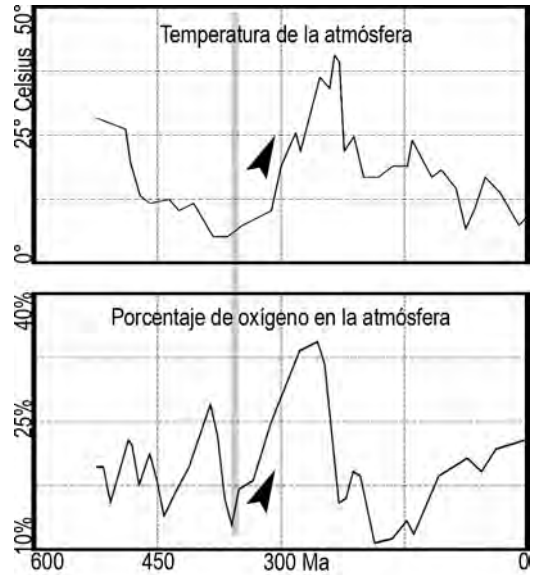
El porcentaje de oxígeno atmosférico ha sido una causa y un efecto de la evolución de la vida en la Tierra.

El oxígeno es producido por la fotosíntesis y el mayor consumo proviene de la oxidación de metales y los depósitos en los océanos. Partiendo desde un nivel de oxígeno por debajo del 15% hace 350 Ma, el nivel escaló hasta llegar a más del 35% al final del Carbonífero y durante el Pérmico volvió a caer hasta los niveles precedentes (Fig. 9.19).

Este incremento en el nivel de oxígeno es coherente con la acumulación del carbono orgánico fósil durante el período Carbonífero (capítulo 5), resultado de un clima cálido, húmedo y con las plantas vasculares en franco avance. El material orgánico generado fue transportado por los ríos hacia los océanos, lo que incrementó el flujo normal de carbono en la atmósfera.

Los vertebrados tetrápodos aparecen en los registros fósiles entre 385-359 Ma, con un bajo nivel de oxígeno libre en la atmósfera. Al final de este período desaparecieron los rastros de estos vertebrados y otros invertebrados terrestres, en lo que se considera la segunda gran extinción en masa (359 Ma). También los artrópodos se habían expandido con fuerza en el período Devónico.

Con posterioridad, durante el período 359-345 Ma, no existen registros fósiles de nuevos géneros de vertebrados y artrópodos. El período de ausencia de diversificación fue identificado por A. Romer en 1966 y se lo conoce como "gap de Romer" (Fig. 9.8). Al finalizar este periodo, el nivel de oxígeno libre comenzaba a aumentar y se produjo una diversificación muy rápida de los generos de tetrápodos (desde 345 Ma) y artrópodos (desde 340 Ma).



9.19. La variación de la temperatura y el nivel de oxígeno en la atmósfera luego del intervalo sin registro, conocido como gap de Romer (359-345 Ma), indicado como una zona gris vertical.

Sin embargo, muy probablemente sea esto una deficiencia en el registro fósil del grupo. Con posterioridad al gap de Romer, los tetrápodos y los insectos gigantes se expandieron probablemente en relación a un importante incremento del oxígeno en la atmósfera. Y, en este punto, arranca nuestro próximo capítulo en la Historia Natural.

En el capítulo anterior seguimos a los primeros vertebrados que se movieron sobre la tierra. Los anfibios aparecieron hace 370 Ma y unos 50 Ma de años más tarde uno de sus linajes daba origen a una nueva estirpe, los amniotas (320 Ma). Dos grandes ramas evolutivas aparecen en este momento. Por un lado, los sinápsidos, amniotas entre los que se encuentran los mamíferos y por el otro los reptiles. Unos 100 Ma más tarde (hace 220 Ma), una nueva y muy diferente fauna, firmemente establecida en la Historia Natural y dominada por amniotas, marcaba las relaciones y pautas a seguir por todos los ecosistemas terrestres hasta nuestros días.

10

El impulso inicial y arrollador de los amniotas

Luego de la extinción del Devónico (hace 359 Ma) y del "gap de Romer" (que parece evidenciar una lenta recuperación de la diversidad biológica), hace 340 Ma se produjo una nueva explosión de especies (o al menos los paleontólogos dimos con una feliz explosión de hallazgos). Aquellos primeros tetrápodos (anfibios ancestrales) eran muy diferentes a los actuales. Su línea estricta, la de los laberintodontes, se extinguió en el Cretácico. Sin embargo, anfibios relacionados con ellos originaron durante el Carbonífero a los amniotas, que se escindieron en diversas líneas terrestres, algunas de las cuales retornarían al agua y otras aprenderían a volar.

La estrategia amniota de reproducción involucra al "huevo amniota" (un huevo como el de las gallinas), que permite desovar en tierra firme y que consta de tres membranas de protección para el embrión en desarrollo. Las membranas protegen al embrión de la desecación, lo alimentan y mantienen saludable. Se trata del *amnios*, que otorga humedad y protección; el *alantoides*, a través del cual el embrión respira y acumula los desechos del cuerpo; y el *corion*, que es fuente de proteínas y escudo. Todo eso, dentro de una cáscara de protección (Fig. 10.4).

Ese huevo característico permitiría a los vertebrados la conquista de los ambientes terrestres. Algunos lo han llamado "llevarse la charca a cuestas". Los amniotas, desovando fuera del agua, ampliaron sus posibilidades de habitar terrenos donde el agua fuera un recurso raro.

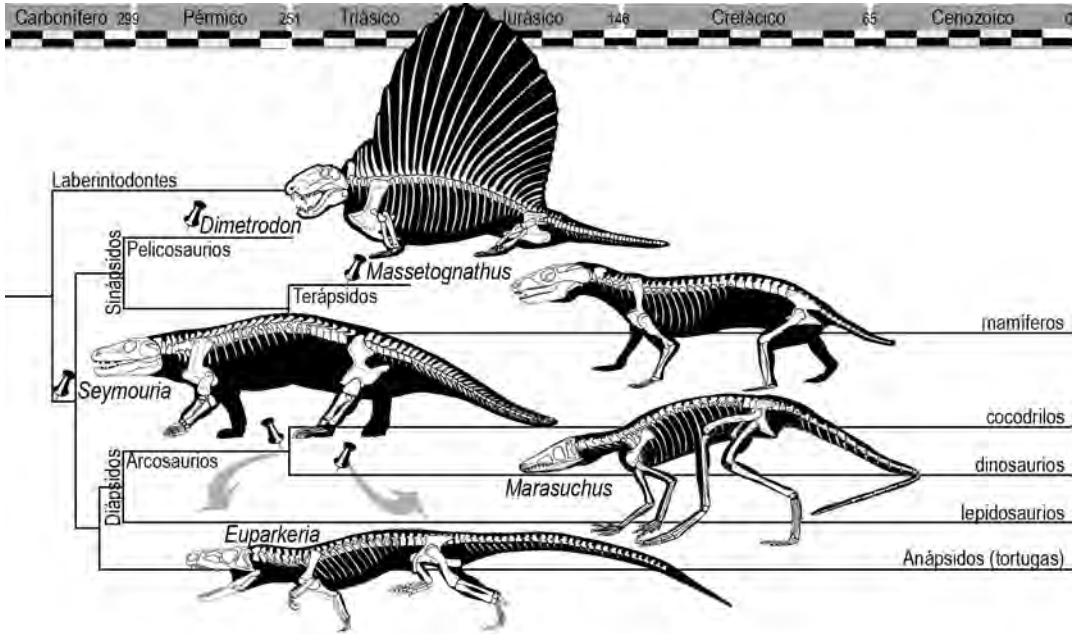
Es fácil darse cuenta que la rama reptiliana es amniota, por su huevo con cáscara, pero en nuestra rama mamífera es más difícil. Los mamíferos más antiguos y los que conservan hoy algunas de aquellas características, como los ornitorrincos y equidnas australianos, ponen huevos, y los marsupiales llegan a formar un huevo de "cáscara" blanda, pero no desovan. El pequeño nace en un estadio muy temprano (casi podríamos decir

que es un aborto) y el recién nacido se arrastra hasta alcanzar el pezón dentro de una bolsa protectora de piel. En nosotros, los mamíferos placentarios, el huevo amniota se forma en el útero de la hembra, pero no genera una cáscara y en lugar de desovar, el embrión crece retenido en el interior de la hembra y nace cuando culmina su ciclo de desarrollo. Aun así, seguimos siendo amniotas.

Dos fueron entonces los linajes principales de amniotas: la rama sinápsida que nos incluye a los mamíferos; y la rama reptil (que algunos llaman saurópsida), que incluye a las tortugas, lagartos, cocodrilos, dinosaurios y consecuentemente a las aves.

Hace 250 Ma, el mundo estaba poblado por grandes amniotas de los dos grupos. En ambas líneas, nuevas formas se iban sucediendo y exhibían caracteres novedosos; algunos les conferían ventajas y otros no, de acuerdo al ambiente en que vivían. En la línea sinápsida, las novedades involucraron un mejor procesamiento del alimento en la primera parte del recorrido (la boca); altos ritmos metabólicos y en algunos de sus linajes, el cambio de posición de los huesos de la mandíbula llevaría a una inesperada agudeza en la audición y el aumento del volumen cerebral. En los reptiles, entretanto, el alimento siguió siendo procesado principalmente después de su paso por la boca (sin desgaste de piezas dentales) y las novedades del grupo incluyeron cambios en la excreción, (con un importante ahorro del agua), y en la locomoción, (alejándolos del suelo), lo que tuvo sus mejores exponentes en los arcosaurios, grupo de reptiles que incluye a los cocodrilos, reptiles acorazados, marinos, voladores y dinosauromorfos.

En este capítulo nos encargaremos de observar la evolución de los elementos principales de esta variopinta diversificación (Fig. 10.1), haciendo hincapié en los lugares que ocuparon los ancestros de los mamíferos y los primeros dinosaurios en el Triásico.



10.1. La evolución temprana de los amniotas. A partir de anfibios laberintodontes, durante el Carbonífero evolucionó una línea que generó a los amniotas. *Seymouria* es una especie de forma intermedia entre anfibios y amniotas. Los amniotas se dividieron en dos grandes líneas hace 320 Ma. Una de ellas (los sinápsidos) dio lugar a los pelicosaurios y luego, durante el Triásico, a los terápsidos, entre los que se hallan los mamíferos actuales. El otro grupo (los reptiles) se diversificó durante el Triásico originando a las tortugas, lepidosaurios (esfenodontes, lagartos y serpientes) y a los arcosaurios (cocodrilos, pterosaurios y dinosaurios, incluyendo a las aves).

Para comprender el surgimiento de los amniotas debemos retornar a los grandes anfibios laberintodontes a los que llamamos estegocéfalos en el capítulo anterior a raíz de sus grandes cabezas como placas.

Podíamos agrupar a los estegocéfalos en dos grandes grupos informales, los “batracomorfos”, cercanos a los anfibios modernos y los “reptiliomorfos”. El grupo de los estegocéfalos más próximo a los amniotas es el de los “reptiliomorfos”. Aunque no son un grupo natural, ya que no incluye a sus descendientes los amniotas, se distinguen de los otros anfibios estegocéfalos porque sus cráneos no son anchos y planos (platibásicos) sino estrechos y altos (tropibásicos). Además, su sacro, el punto de contacto de las caderas con la columna vertebral, está formado por al menos dos vértebras fusionadas, proveyendo así un punto bien sólido.

Tradicionalmente, se los ha dividido en tres grupos: los antracosaurios, los diadectomorfos y los seymouriomorfos. Sin embargo, es muy difícil reconocer cuál de los dos últimos está más relacionado con nosotros, los amniotas.

1. Antracosaurios, los hijos del carbón

Hallados por vez primera durante las grandes extracciones mineras de Europa y los EEUU, estos grandes estegocéfalos acuáticos del Pérmico muestran un cráneo bastante cerrado, compacto y alargado, que sugiere una alimentación carnívora y un modo de vida semejante al de los cocodrilos, lo que es corroborado por las grandes placas que protegen el lomo de los croniosuquios del Pérmico superior de Rusia. A la vez, una fenestra (abertura en el cráneo), anteorbitaria perfora el cráneo de un modo muy semejante al de los arcosaurios.

El hiomandibular, hueso que sostenía la mandíbula en los peces, es aquí cilíndrico y grueso, y se ha expaptado formando parte del oído.

Como hemos visto entre los estegocéfalos, los cuerpos vertebrales están formados por varios elementos (los pleurocentros e intercentros, Fig. 9.14), lo que les valió el nombre de temnospóndilos (“vértebras en varias partes”), a diferencia de los anfibios actuales y sus parientes directos fósiles donde los centros vertebrales se hallan formados por un elemento único.

Entre los estegocéfalos antracosaurios, las vértebras también se hallan formadas por varios elementos, pero en una proporción especial, donde el pleurocentro y el intercentro son casi del mismo tamaño (con el primero apenas mayor), y que se conocen como embolómeras. Su cuello era móvil y la caja torácica bien diferenciada. Estos animales respiraban mediante bombeo costal como los amniotas. Aunque muchos fueran predadores activos, dado su gran tamaño y que algunos poseían la capacidad de cierto procesamiento bucal de la comida, el linaje tenía potencial para el desarrollo de la alimentación herbívora.

Otras variantes alimentarias estaban también presentes. Mientras que *Pholiderpeton* muestra una dentición punzante, *Archeria* era claramente un filtrador.

2. Diadectomorfos, porque la comida es lo importante

Hallados en rocas datadas del Carbonífero superior y Pérmico inferior de Euramérica, estos estegocéfalos comparten muchas características del cráneo y el cuello con los amniotas. El grupo es diverso e incluye formas

grandes (hasta unos tres metros), con especies tanto anfibias como terrestres y herbívoras como carnívoras, todos de miembros muy robustos. Entre estos últimos, *Limnoscelis*, del Pérmico inferior de Norteamérica muestra grandes colmillos en el extremo del hocico (hueso premaxilar) y el oído encerrado en un alero ótico que lo protege. Otra forma, *Diadectes*, del mismo período y región, es uno de los primeros herbívoros, como lo muestran sus grandes dientes incisivos y sus molariformes diferentes. Un paladar secundario le permitía, como a nosotros, respirar mientras se alimentaba.

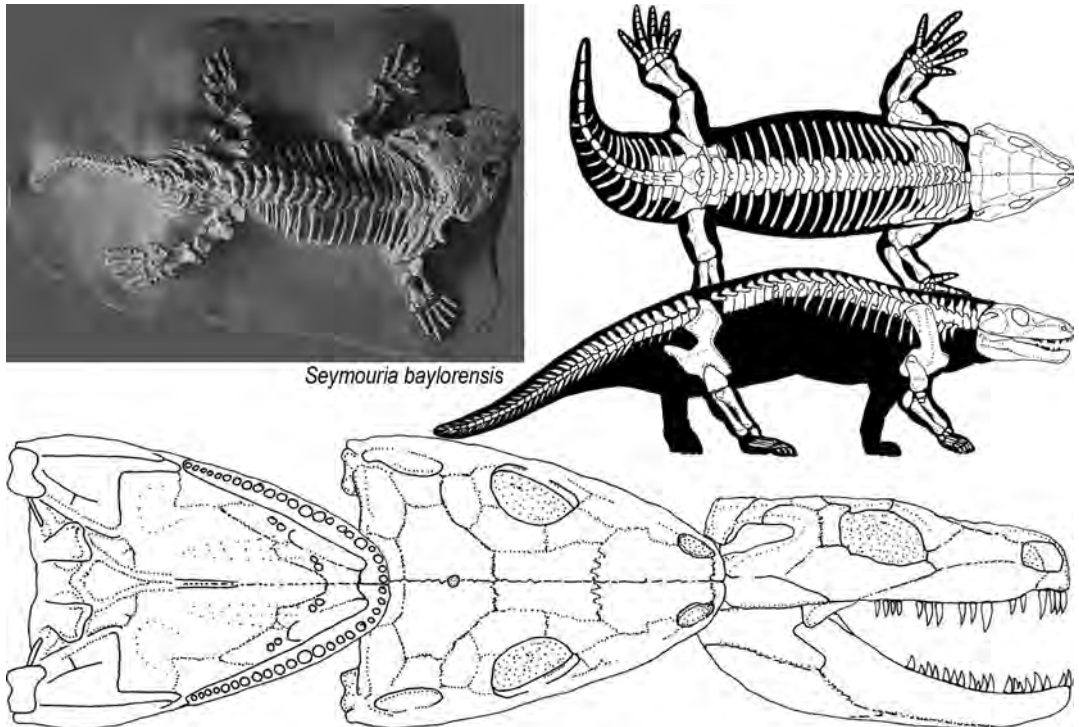
3. Seymouriamorfos, los hermanitos no reconocidos

Estos estegocéfalos, únicamente conocidos del Pérmico del hemisferio norte, muestran en sus diez géneros aún mas variabilidad que los antracosaurios. Su representante mas famoso es sin duda *Seymouria*.

Seymouria baylorensis

Esta parte de la Historia Natural se cuenta a partir de *Seymouria* (Fig. 10.2), un anfibio estegocéfalo con

10.2. *Seymouria* puede ser posicionado como cercano al origen de los amniotas. De los anfibios retiene el tipo de reproducción y los dientes. De los amniotas, en especial los reptiles, muestra la postura y el movimiento.



algunas de las características propias de los reptiles. Tomando la información que proviene del reloj molecular se sabe que el momento de diferenciación entre anfibios y reptiles (o sea, el origen del clado de los reptiles) ocurrió hace 320 Ma. Por ello, *Seymouria*, que data de 280 Ma, puede considerarse un miembro "tardío" del linaje anfibio.

Seymouria es un género que incluye tres especies y proviene de una localidad en Texas denominada así por el vaquero Seymour Munday. Con unos 60 cm de longitud, en su tronco corto de 24 a 28 vértebras dorsales, *Seymouria* era un temible cazador y la fuerza de su mordida puede evaluarse en lo bien desarrollado de los lados (alas) de los huesos pterigoideos en su paladar, como ocurre en antracosaurios y algunos amniotas. La dentición era semejante a la propia de los laberintodontes y hay evidencias de que llegaba al tamaño adulto luego de una metamorfosis, ambas características típicas de anfibios.

Las características reproductivas de *Seymouria* pueden ser deducidas de otro seymouriamorfo, *Discosauriscus*, del Carbonífero al Pérmico, encontrado en Boskovice, en la actual República Checa, donde los restos de un antiguo lago proveen de numerosos fósiles extraordinariamente preservados. Allí, los cientos de larvas y juveniles hallados de este estegocéfalo permiten comprender el desarrollo embriológico de los miembros del grupo. Sus cráneos chatos muestran un sistema subcutáneo de electroreceptores y órbitas voluminosas. Cortes delgados de sus huesos vistos al microscopio muestran que estos anfibios alcanzaban la madurez sexual a los diez años de edad y vivían unos veinte, como algunas salamandras actuales.

Los huevos de *Seymouria* entonces eran puestos en el agua y las larvas de agallas externas, como en los restantes anfibios. Las formas juveniles presentan arcos branquiales evidentes y una línea sensorial a los lados que permitían a su portador sentir variaciones de presión del agua. Todo esto sugiere que en la juventud se mantenían ligados al agua.

Si las larvas de *Seymouria* actuaban como las actuales, entonces el agua que les entraba era filtrada minuciosamente por las branquias cubiertas de mucus para salir por el espiráculo.

En el período Pérmico, debido a la vasta continentalidad de Pangea, el clima predominante era seco. Esto proporcionó a los primeros reptiles amplias ventajas por sobre los restringidos ambientes donde los anfibios podían prosperar.

El cráneo de *Seymouria* era robusto, triangular, alto y se hallaba ornamentado con hexágonos, a diferencia del cráneo chato de los anfibios. De cualquier modo, la dife-

rencia obvia es que permitía una buena visión hacia los lados, en lugar de hacia arriba. También, se observa en la cabeza que los huesos del oído (hiomandibular) eran diferentes a los de la mayoría de los laberintodontes.

Las cinturas robustas y los miembros sólidos y ubicados hacia abajo (parasagiales) muestran, junto a la ausencia completa de líneas sensoriales en su rostro, que era un animal completamente terrestre, excepto tal vez para la reproducción.

La forma de las patas, largas y musculosas, sugiere que podía moverse bien, pero no muy rápido. De acuerdo a las inserciones, se infiere que la musculatura era robusta, capaz de soportar caminatas extensas.

A pesar de ser técnicamente un anfibio, es posible que la piel de *Seymouria* fuera "seca", con recursos que le permitían conservar el agua, como en los posteriores reptiles. Como ocurre en muchos reptiles modernos (aves incluidas), quizás tuviera una glándula en la nariz para excretar el exceso de sal, en relación a la alimentación en zonas áridas. Esto le habría permitido alejarse de las zonas de agua y recorrer terrenos menos húmedos aunque con abundante alimento.

En *Seymouria* hemos observado a un anfibio con características que heredarían los reptiles.

4. Amniotas

Las características que identifican al grupo son numerosas y hablaremos en detalle en el apartado 3 (La evolución en acción). Sin embargo, antes de comenzar a describir algunos amniotas, sería bueno mencionar que, aunque no se han hallado aun cáscaras de sus huevos en el Paleozoico, los amniotas se hallan presentes desde al menos en carbonífero superior (310 Ma). Presentan cráneos que se conectan al cuello mediante una pequeña bocha, el cóndilo occipital (que en sinápsidos se divide), pero no dos pequeñas bochitas como en los estegocéfalos.

La parte lateral del cráneo carece de la entrada que servía de apoyo para la membrana del tímpano (muesca ótica, Fig. 9.13) y el techo o bóveda del cráneo se hace voluminoso. El hueso hiomandibular, que de los peces a los anfibios había pasado de conectar el cráneo con la mandíbula a ser la columnilla auditiva que transmite las vibraciones, es, en algunos amniotas, grande y masivo.

Mientras que los cráneos de los anfibios estegocéfalos eran largos, con muchos huesos en la parte posterior, en los amniotas quedan reducidos y escondidos en la parte posterior del cráneo. Bajo el cráneo, mientras los anfibios muestran grandes ventanas o un

extensivo vaciamiento como en los sapos, el paladar de los amniotas presenta vacuidades pequeñas. Los dientes de los amniotas se diferencian en general en varios tipos (heterodoncia).

El cuello es alargado y flexible y las vértebras de los primeros amniotas están, como en los antracosaurios, divididas en componentes casi iguales en tamaño (embolómeras). Las costillas son ligeras, –movibles por la musculatura intercostal, que participa en la respiración– y se reúnen al frente en el esternón. Los pulmones poseen una estructura interna muy plegada y la piel es queratinizada.

Los amniotas se dividen en dos grandes grupos: Los sinápsidos, por un lado, son heterodontes; poseen una sola fosa a cada lado de la región temporal (por detrás de los ojos, las sienes) bordeada por huesos específicos (llamados escamoso, postorbital y yugal), y la parte posterior del cráneo o “plano occipital” es grande y orientada hacia abajo.

Los reptiles (o saurópsidos) mantienen muchas características de los estegocéfalos “reptiliomorfos” a las que se suman las adquisiciones amniotas y la aparición de una ventana suborbital, es decir, en la parte posterior del paladar, justo bajo los ojos.

Los primeros amniotas poseían cráneos sólo perforados por las narinas y las órbitas, pero el resto del cráneo, en especial la región temporal, constituía una pared compacta. Así, la musculatura masticatoria debía aferrarse a los costados de la cabeza sin poder expandirse demasiado.

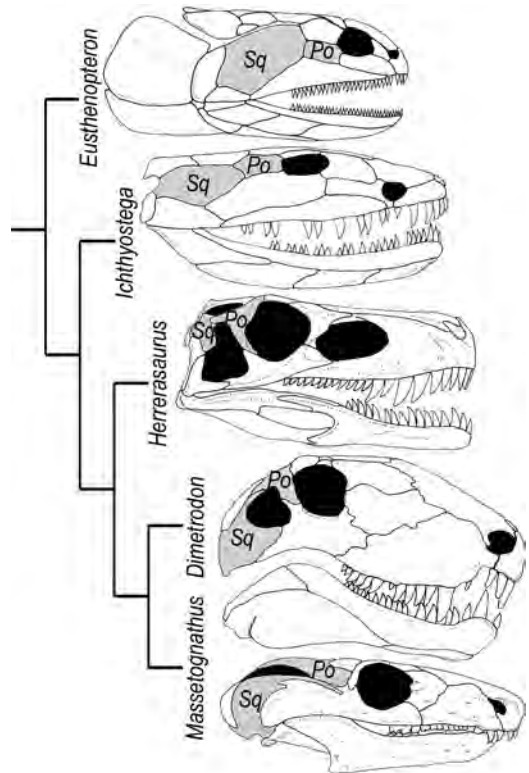
Este tipo de cráneo fue llamado “anápsido” en la clasificación de Romer, se mantuvo presente en los primeros reptiles, y hablaremos de ellos mas adelante.

El cráneo: la clave para clasificar

El eminente paleontólogo norteamericano Alfred Romer, clasificó a los amniotas en varios grupos de acuerdo con las diferentes aberturas que tienen detrás de los ojos, en la llamada región temporal.

Los tipos principales son tres (Fig. 10.3):

- El cráneo anápsido no posee aberturas detrás de los ojos. Es el caso de los pariasaurios, procolofónidos, mesosaurios y el romérico *Captorhinus*, todos fósiles. En las tortugas, es posible que el cráneo anápsido corresponda a una condición secundaria.
- El cráneo sinápsido se caracteriza por poseer solo una abertura o ventana, parcialmente equivalente a la ventana inferior de los diápsidos. En este modelo se encuentran los sinápsidos como *Cotylorhynchus*, *Dimetrodon*, *Massetognathus*, los pelicosaurios y los terápsidos, incluyendo a los mamíferos. El lector puede experimentar el borde de la ventana si se



10.3. Evolución del tipo de cráneos con respecto a sus ventanas temporales de acuerdo a la propuesta de Romer. Se indican los huesos Po (postorbital) y Sq (escamoso). Orificios en negro.

palpa el pequeño escalón entre el borde de los ojos e inicio de las sienes.

- El cráneo diápsido, en cambio, posee dos ventanas en la zona temporal, por detrás de los ojos, una superior, que en general ocupa parte del techo del cráneo y una inferior, en la parte posterior de las mejillas. Tal es el caso de arcosaurios como los dinosaurios (*Herrerasaurus*) y cocodrilos y de los lepidosaurios y sus parientes (como el areoscelideo *Petrolacosaurus*). En muchos casos, como en los lagartos, las serpientes y los esfenodontes, la ventana inferior (o, en realidad, la barra inferior) se modifica. Dentro del modelo diápsido hay variaciones importantes como el euriápsido que sólo posee una pequeña abertura, presente por ejemplo en reptiles acuáticos extintos (como los plesiosaurios) y el modelo parápsido (otra variante, presente en ictiosaurios).

Todas estas variantes se originaron entre el Carbonífero y Pérmico y las tres primeras se hallan en las especies vivientes.

5. El origen de los amniotas

Este capítulo se ocupa de un período de tiempo que abarca unos 100 Ma (320-220 Ma). Es el período de mayor diversificación de los amniotas. Este grupo se caracteriza por ser portador de numerosos cambios anatómicos como la reducción en el número de los huesos del techo del cráneo, a la vez que su sistema reproductivo incluye un particular tipo de huevo.

5.1. El huevo amniota

Los tetrápodos amniotas muestran una particularidad en la forma de reproducción respecto a los peces y anfibios ya que pueden poner sus huevos en ambientes libres de agua. El por qué, se encuentra en el interior de los huevos, equipados con membranas y una cáscara externa que lo aísla del medio.

El huevo de los amniotas (Fig. 10.4) posee membranas que lo hacen relativamente independiente del exterior, protegiendo al embrión de la desecación mientras lo mantienen con salud.

Las partes constitutivas son:

- El *amnios*, saco membranoso que otorga humedad y protección y dentro del cual el embrión se mantiene aislado en un ambiente líquido. Esto ocurre tanto dentro del huevo o en la placenta de los mamíferos placentarios.
- El *alantoides*, saco a través del cual el embrión respira y acumula los desechos lejos del cuerpo. En los placentarios, el alantoides forma parte del cordón umbilical por donde el embrión se alimenta y excreta hacia el útero.
- El *corion*, que es fuente de proteínas y escudo.

- Todo el conjunto está rodeado por la cáscara del huevo.

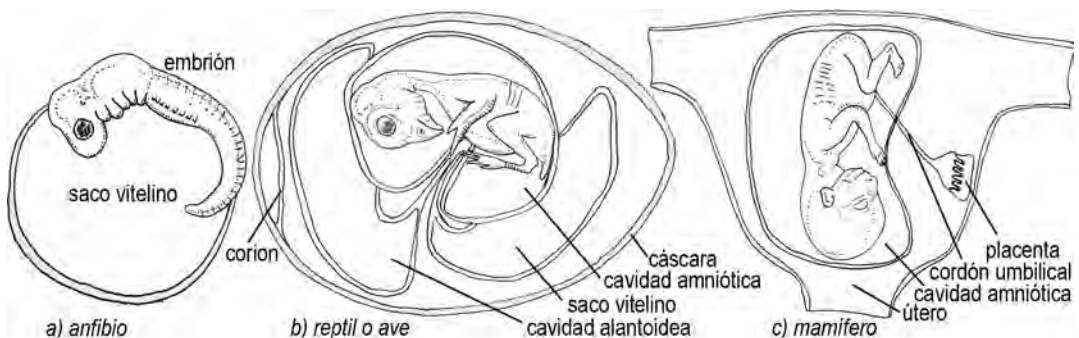
La cáscara es lo suficientemente fuerte para proteger el contenido del huevo y evitar la desecación por pérdida de agua, pero al mismo tiempo tiene poros que permiten el intercambio de gases con el ambiente. Sin duda es éste un equilibrio delicado. Para que el embrión respire, debe permitirse el paso de oxígeno y el dióxido de carbono en diferentes sentidos a través de la cáscara. Pero a la vez, debe conservarse el ambiente húmedo interno e impedir la pérdida de agua por evaporación.

El tamaño de los poros en la cáscara será una función del ambiente donde se ponen los huevos, es decir, depende de la humedad exterior. Un ambiente húmedo podría permitir poros más grandes. Visto a la inversa, una especie puede poner huevos que prosperan en un ambiente, pero los mismo no lo harían en otro. Cambiar de ambiente significa hacer ajustes en la cáscara del huevo.

Las evidencias muestran que los amniotas se habrían originado hace unos 320 Ma, pero el registro fósil del huevo ocurre mucho después. Probablemente porque la cáscara no estaba al principio lo suficientemente mineralizada como para fosilizarse.

Los cambios que acompañaron al huevo

Seguramente los primeros huevos amniotas habían adquirido características básicas que permitían tolerar la desecación. Sin embargo, muchos huevos son puestos en ambientes extremadamente secos. Así que el huevo amniota fue acompañado por modificaciones que volvieron a sus portadores muy independientes del agua, permitiéndoles habitar terrenos sin agua.



10.4. Tres formas de reproducción. El anfibio no tiene el tipo de huevo amniota con 3 membranas (amnios conteniendo al embrión en el líquido amniótico, corion, fusionado a la cáscara y alantoides) que preserva al embrión en los reptiles y mamíferos. El huevo de los reptiles, presente también en las aves, provisto de cáscara, permite su maduración fuera del agua. En los mamíferos, como en el resto de los amniotas, el embrión se halla en el líquido amniótico. Las membranas se fusionan mediante la placenta al interior del útero de la madre y el huevo, en vez de ser depositado externamente, madura en el interior de la madre.



10.5. Evolución del sistema excretor de los desechos nitrogenados.

Entre estas características se encuentran las ligadas a la humedad, temperatura y movimiento. Por ejemplo, en los amniotas se modifican los siguientes aspectos:

- El tipo de cubierta del cuerpo (piel, escamas, placas, pelo, plumas, etc.) mantienen la temperatura y evitan la pérdida de agua interior.
- La regulación de la temperatura interior u optimización del aprovechamiento de la energía solar por aumento y control del metabolismo, de acuerdo a la forma del cuerpo o por cambios en la conducta.
- La conservación del agua interior mediante sistemas de ahorro y reciclaje en el sistema renal e intestinal.
- Las glándulas lacrimales que mantienen los ojos húmedos y limpios.
- Se introducen cambios en el sistema locomotriz que facilitan la movilidad entre territorios con mejores oportunidades o la caza más activa de presas.
- El sistema respiratorio soportado por costillas y diafragma facilita los movimientos prolongados.
- Surgen costumbres reproductivas complejas asociadas al huevo y el ambiente.

La gran mayoría de estas características no están escritas en los fósiles y deben ser interpretadas por medios indirectos. Tal es el caso de las muchas conductas que cambiaron y se volvieron variadas y complejas. A cada paso evolutivo, el acompañamiento por las "herramientas" fisiológicas y la conducta se tornaron mucho más complejas.

Un cambio de importancia relacionado al huevo amniota es la forma de reproducción. Mientras el huevo que se deposita en el agua puede ser fecundado en

forma indirecta, por rociado de esperma o, en los casos más complejos, mediante un envase externo (como el espermátforo), en los amniotas la fertilización es interna. De este modo, el óvulo debe estar fertilizado antes de formarse el huevo. Esto ha sido el origen de toda una cadena de comportamientos relacionados con la búsqueda de pareja, la selección sexual y el celo por la paternidad. Dejamos el estudio de este aspecto evolutivo para los anexos al capítulo 12 y 13.

La pieza fundamental del ahorro de agua: La evolución del sistema excretor

La evolución del huevo amniota no es sino uno de los múltiples aspectos que los vertebrados debieron poseer previamente como equipamiento que les permitiera, mucho después, alcanzar las regiones y los recursos del interior de Pangea. Uno de los principales responsables de la autonomía hídrica de los tetrápodos es el sistema excretor renal. Básicamente, una reducción en la cantidad de líquido que se elimine lo ahorrará para el cuerpo. Lo que sigue es la solución biológica a un problema estrictamente químico.

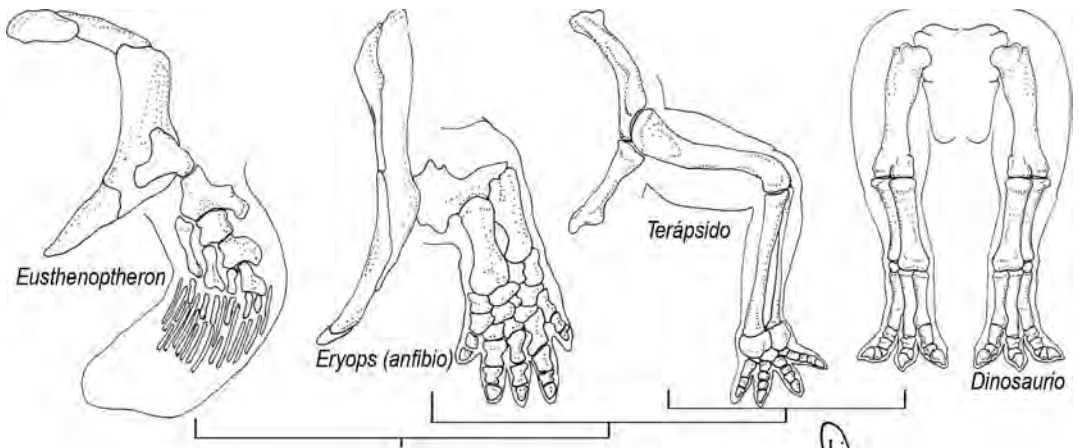
El metabolismo de carbohidratos y lípidos produce desechos en forma de dióxido de carbono y agua, relativamente fáciles de eliminar. El metabolismo de proteínas y ácidos nucleicos en cambio, genera desechos nitrogenados (por ejemplo, amoníaco). Estos desechos deben ser expulsados o reutilizados.

La excreción de los desechos nitrogenados en los invertebrados acuáticos y los peces es muy simple, ya que el amoníaco se difunde y es soluble en el agua. Por ello, los peces liberan los desechos (dióxido de carbono y amoníaco) por las mismas branquias que usan para respirar.

En los animales terrestres la acumulación de amoníaco es muy riesgosa y resulta letal por encima de los 5 miligramos por cada 100 mililitros de sangre. El amoníaco puede, entonces ser transformado de 3 modos para ser acumulado y luego desechado. El amoníaco tiene un átomo de nitrógeno (Fig. 10.5). La molécula de urea involucra a dos moléculas de amoníaco. El ácido úrico reúne, a su vez, dos moléculas de urea (es decir, 4 de amoníaco).

No obstante, excretar urea requiere una abundante provisión de agua, mientras que el ácido úrico, que es más concentrado, requiere menos agua. Esta es una de las claves de la evolución del sistema excretor. El ácido úrico es poco soluble en agua y se elimina en estado semisólido. Es el material blanco de la excreción en las aves y la base del guano que las aves marinas acumulan en las costas marinas.

La excreción de ácido úrico se originó junto con los huevos con cáscara. No solo requiere la mitad de agua

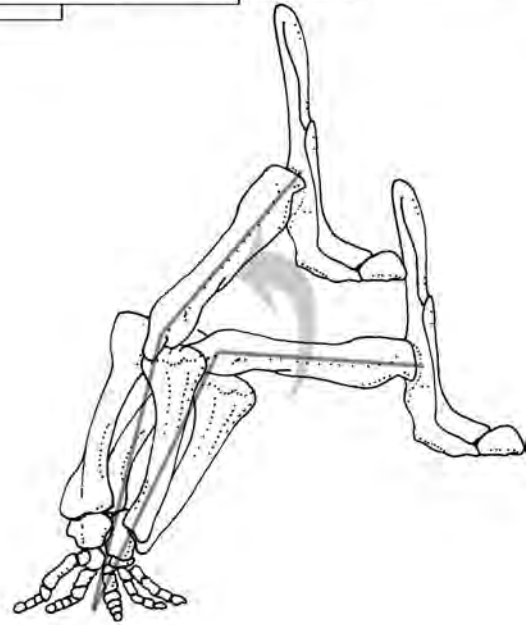


10.6. A lo largo de la evolución de la postura hubo linajes como los arcosaurios y algunos sinápsidos en los que se colocaron las patas verticales respecto del cuerpo. Esto, probablemente ligado a la expansión de zonas áridas en la Pangea del Pérmico, permitiría un distanciamiento del piso caliente y favorecería una locomoción ágil de carrera o una caminata de largo aliento. La postura de los huesos de las patas es frecuente materia de discusión y reestudio. En la figura derecha se muestra una posible postura más esbelta para el caso de *Dimetrodon*.

en la orina del adulto, sino que además precipita como un sólido fuera de la solución cuando su concentración aumenta. De esta forma libera más agua que puede ser reabsorbida. Mientras que los mamíferos (que excretan urea) requieren mayor aporte externo de agua, los reptiles (que excretan ácido úrico) sobreviven con un aporte muy reducido de agua.

La forma de excreción se puede transformar en una ventaja competitiva ya que tiene exigencias diferentes en cuanto hace a la alimentación. Por ejemplo, un animal que excreta ácido úrico retiene mejor el agua en el cuerpo y requiere una menor provisión de agua. Es esta una ventaja para quienes viven en zonas áridas. Es muy posible que esta simple característica les haya valido a los reptiles el dominio de los ecosistemas terrestres tras la extinción del Pérmico-Triásico, frente al sistema de excreción basado en urea presente en los mamíferos y probablemente en todo su linaje sinápsido.

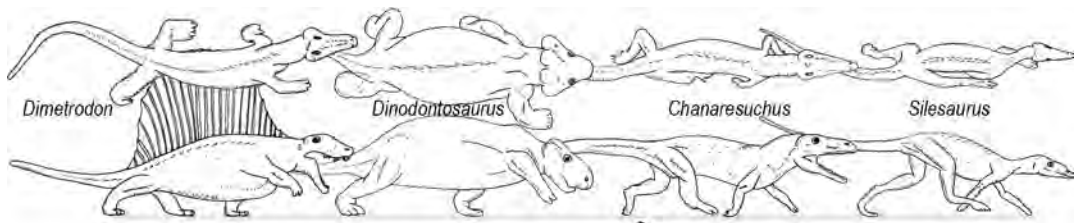
En los animales que se reproducen mediante huevos, los desechos y el embrión están básicamente en el mismo envase y si se acumula mucha urea podría llegar a niveles tóxicos para el feto. Gracias a la propiedad de cristalización del ácido úrico el embrión no queda intoxicado dentro del huevo. Los cristales se depositan en la



cáscara del huevo sin afectar al embrión y allí quedan tras el nacimiento.

La evolución en la forma de excretar los desechos nitrogenados ha llevado a los tetrápodos por un número limitado de caminos. En agnatos y peces con aletas radiadas la excreción es de amoníaco puro. En el linaje de los sarcopterigios o peces con aletas lobuladas, al que pertenecemos los tetrápodos se originó un cambio fundamental, la excreción de urea, que se mantiene hoy en anfibios (huevos sin cáscara), muchas tortugas y en nosotros, los mamíferos (embrión en el útero).

El linaje de los reptiles, los conquistadores de desiertos, ha sido viable en relación al surgimiento de la excreción de ácido úrico. Este tipo de excreción semi-sólida se conserva hoy en los lepidosaurios (lagartos, serpientes y esfenodontes), algunas tortugas, cocodrilos



10.7. La locomoción se ve favorecida cuando la posición de las patas se encuentran verticales respecto del cuerpo. Arriba se muestran diferentes estrategias de movimiento. A la derecha, en 1 se muestra como las patas a los costados obligan a que todo el cuerpo deba seguir el movimiento. Pero en 2, con las patas debajo del cuerpo, son éstas las que absorben el movimiento y el cuerpo se desplaza en forma rectilínea.

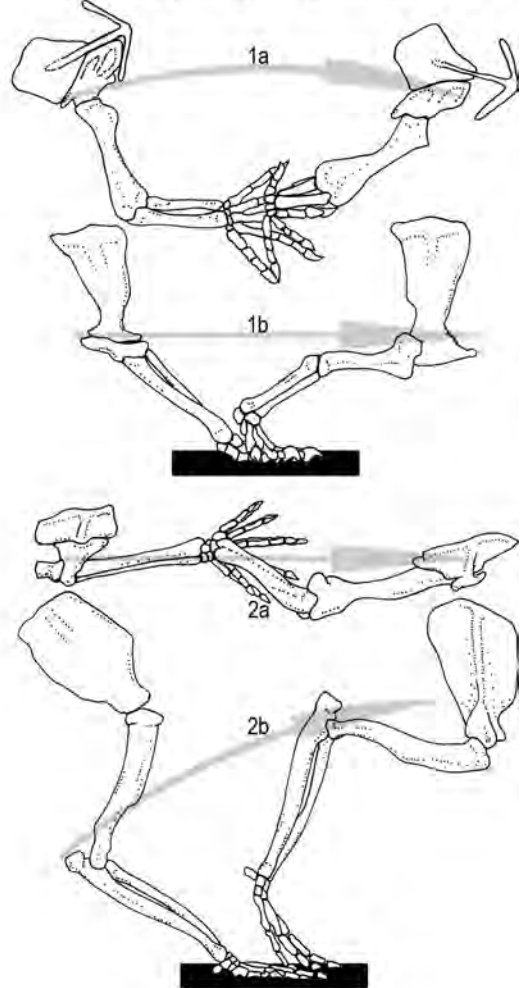
y aves (huevos con cáscara). Siguiendo esta línea interpretativa es muy probable que gran parte de los arco-saurios, incluyendo los grupos de dinosaurios extintos excretaran ácido úrico.

No obstante, en el linaje de los sinápsidos, que incluye a los mamíferos, se habría conservado la excreción de urea. También es posible que los sinápsidos excretaran ácido úrico y que esto revirtiera al pasar de la postura de huevos a la reproducción mediante placenta en el interior de la hembra (hace unos 100 Ma); sin embargo, es poco probable. En los reptiles marinos (ictiosaurios, plesiosaurios o mosasaurios), la mayor parte de los cuales parían a sus crías vivas, habrían cambiado la excreción de ácido úrico a urea o retenían la excreción anterior. De todas formas, los reptiles marinos vivían en un medio de abundante provisión de agua, pero salada. Así que el conflicto se encontraría en el control salino.

Un dato interesante surge cuando se analiza cómo se modifica en el embrión del pollo la excreción. Mientras se desarrolla en el huevo, elimina amoníaco hasta el cuarto día, del mismo modo en que lo hacen los peces. Mientras tanto aumenta la excreción de urea como lo hacen los anfibios, con un máximo en el séptimo día. Hacia el décimo día, el 95% de los desechos son de ácido úrico, tal cual el ave adulta. Esto es una muestra de la recapitulación bioquímica (se dice que un embrión "recapitula" el desarrollo embrionario de sus ancestros en la evolución).

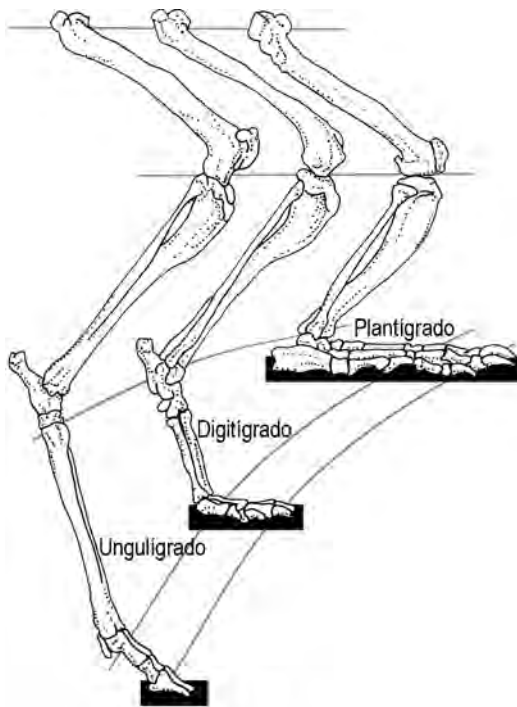
5.2. La postura y la locomoción

Un conjunto de características destacables en los reptiles tuvieron efectos fundamentales en su capacidad de movimiento (Fig. 10.6 y 10.7). Dado que ésta es resultado de propiedades del esqueleto, los músculos, la postura y el andar, el estudio de su biomecánica



es muy complejo, por lo que su abordaje mediante el estudio único de los huesos es demasiado simplista, pero necesario.

Puede pensarse que la estrategia de movimiento de los primeros tetrápodos anfibios era modesta, con las patas a los costados que les proporcionaban un movimiento ondulatorio lento y pesado. Sin embargo, era ese el tipo de movimiento óptimo para el ambiente en el que se desplazaban. Con una combinación de movimientos de los miembros y ondulaciones corporales, perfectas



10.8. La forma de apoyo de la pata indica mucho sobre el tipo de movimiento. A través de una posición plantígrada, pasando por una digitígrada y hasta la posición de los ungulados, se observa cómo se estiran los huesos y la velocidad del animal se ve favorecida.

para desplazarse en ambientes anegados, donde largas patas ubicadas verticalmente sólo hubieran llevado al empuñamiento.

Sus capacidades pulmonares nos sugieren que podrían haber tenido movimientos violentos de carrera pero de corta duración, debido a que el movimiento y la respiración no se hallaban sincronizados, una cualidad que sería necesaria en animales que se desplazaban por grandes distancias.

Durante el Pérmico y el Triásico, la proliferación de desiertos y la reducción de ambientes litorales como consecuencia de la intensiva continentalización, llevaron a que en muchos linajes la selección natural favoreciera independientemente un despegue del piso. En un clima con estaciones marcadas las estrategias de movimiento fueron clave para la supervivencia.

Por más alta que fuera, la posición algo lateral de los terápsidos tenía un límite en la altura de las cinturas donde se insertaban los miembros, tanto la cintura pectoral como la pélvica. Difiriendo, algunos arcosaurios tenían una posición más vertical en relación a la inclinación de la cadera o una comba en el fémur. Así, con una

posición de las patas debajo del cuerpo, el movimiento tiene grandes posibilidades de agilizarse. Estos animales podían alcanzar una mayor velocidad en la carrera y elevación en altura para la caza. Adicionalmente, este rasgo permite ahorrar energía en animales que realizan migraciones y requieren un paso largo y lento.

Es posible que estas diferencias hayan favorecido sustancialmente a los arcosaurios con respecto a la dominancia de los terápsidos.

En distintos momentos, integrantes de todos estos linajes adquirirían distintos modos de bipedalismo, tanto lo cocodrilos como los dinosaurios y los mamíferos. En el caso del bipedalismo de los mamíferos, se alcanzaría mucho después y basado en un modelo plantígrado.

En los cocodrilos y sus parientes, como *Sillosuchus*, de poco más de 1 metro de longitud, probablemente provisto de un pico cortante y con un esqueleto muy grácil y liviano, la agilidad y velocidad pudieron ser comparables a la de los dinosaurios.

Los cocodrilos se transformaron en los principales predadores de su época ya que eran en su gran mayoría carnívoros. Sin embargo, el talón o tarso crural o de tipo cocodriliano, fue una característica funcional de utilidad, pero que limitó sus posibilidades locomotoras, permaneciendo en los grandes raiisúquidos, los gráciles poposáuridos y los acorazados aetosaurios.

El bipedalismo fue también una adquisición de otro linaje de arcosaurios: los dinosauriomorfos, entre los que destaca *Lagosuchus*. En los dinosauriomorfos, con una postura erecta, una articulación del talón en línea recta y no crural, implicó una diferencia adicional entre ambas alternativas es la posición del pie.

En las formas que apoyan el pie completo (plantígrados), el movimiento resultante será más lento y cansador. Por otro lado, en las formas digitígradas, se verán optimizadas las capacidades para la carrera. Entre los mamíferos, el digitigradismo (Fig. 10.8) ha sido llevado al extremo en los caballos y los toaterios fósiles, donde la posición es ungulada (parados sobre la punta de un dedo).

Entre los dinosaurios, una reducción a menos de tres dedos que apoyan se ha visto en los avestruces modernos y en el terópodo del Jurásico de Santa Cruz llamado *Sarmientichnus scagliai*.

De esta forma se incorporaron las grandes variantes de movimiento que serían usadas por los tetrápodos velocistas. Si bien las evidencias son esqueléticas y musculares, las grandes consecuencias redundarían en las conductas de acecho, caza, defensa, migraciones, etc. La nueva variedad de movimientos estuvo en estrecha combinación con un cambio sustancial en el control motor (cerebral y sensorial).

5.3. Evolución del corazón y los pulmones

La regulación de la temperatura apareció independientemente entre los amniotas. En esta evolución participaron el sistema circulatorio (el corazón y los pulmones), la tasa de metabolismo, la cubierta del cuerpo y la conducta.

En cada uno de los pasos evolutivos, el sistema circulatorio y respiratorio se volvió más complejo y capaz de permitir altos ritmos metabólicos de larga duración. No se disponen de fósiles de los sistemas internos (salvo excepciones), pero la forma de postura y locomoción deja entrever algunos aspectos del metabolismo de los animales extintos. Otras pistas son provistas por la morfología comparada de los actuales animales.

Una de las partes cruciales de un alto metabolismo es el sistema circulatorio. En todos los tetrápodos (excepto en aquellos que evolutivamente perdieron sus pulmones como es el caso de las salamandras pletodóntidas de Bolivia) el sistema posee dos circuitos o dos "lados". Uno lleva la sangre desoxigenada a los pulmones (circuito pulmonar), donde tiene lugar la hematosis mediante el intercambio gaseoso con el aire (entrega dióxido de carbono y recibe oxígeno). El otro (circuito sistémico) lleva la sangre oxigenada al resto del cuerpo (entrega oxígeno y recibe dióxido de carbono).

La sangre que sale del corazón (rica en oxígeno) viaja por las arterias que se van ramificando y estrechando hasta tornarse en finos capilares (donde se produce el intercambio gaseoso) y de allí se reúnen en las venas que la devuelven al corazón.

Los anfibios y reptiles lepidosaurios tienen un sistema circulatorio de tres cámaras donde la sangre de ambos circuitos se mezcla en alguna medida. Sin embargo, en los lagartos una pequeña lengüeta del corazón hace que la mezcla sea mínima.

El aislamiento entre los circuitos sanguíneos tiene ventajas importantes en los homeotermos y ocurre con seguridad en mamíferos y dinosaurios avianos pero es posible que haya estado presente en varios otros grupos fósiles. Por ejemplo, como se impide la mezcla de sangre el cuerpo recibe una mayor concentración de oxígeno; además maximiza el intercambio gaseoso en los pulmones, debido a que la sangre tiene una mayor concentración de dióxido de carbono y permite operar a diferentes presiones sanguíneas en ambos circuitos.

El corazón está en el centro de este sistema. En los peces, los corazones pueden ser tubos rectilíneos, que se componen de tres o cuatro cámaras en línea. En los tetrápodos, las cámaras se pliegan y la aurícula queda sobre el ventrículo favoreciendo el pasaje de sangre por gravedad y disminuyendo la velocidad.

Los corazones de cuatro cámaras evolucionaron tanto en los arcosaurios como en los mamíferos y lo hicieron en forma independiente, permitiendo un metabolismo homeotermo. Poseen cuatro cavidades con circuitos de sangre separados totalmente. En los cocodrilos, el corazón es de cuatro cámaras, pero existe una conexión (el foramen de Panizza) que permite que durante el buceo se mezcle la sangre. Así, en lugar de ir la sangre oxigenada a todo el cuerpo, un poco de sangre desoxigenada va al cuerpo, reservando la oxigenada solo para la cabeza. Esto permite bucear por largo tiempo con la "cabeza clara".

El sistema respiratorio es el complemento del circulatorio. La respiración consiste en un intercambio gaseoso de oxígeno y dióxido de carbono a nivel celular, mediante estructuras especializadas (branquias, pulmones, piel, intestino, papilas faríngeas y árboles cloacales en quelonios).

Mientras que las larvas respiran mediante el saco vitelino vascularizado y en los amniotas la membrana alantoides, en los tetrápodos adultos se desarrollan otros órganos respiratorios. Los principales son la piel y los pulmones, aunque también existen otros modos como la respiración mediante la boca y faringe y por la cloaca (algunas tortugas).

Entre los arcosaurios, podemos hablar de los pulmones de los cocodrilos y las aves. En los primeros, son de gran complejidad, macizos y esponjosos, como los de los mamíferos y las tortugas marinas. Sin embargo, mientras que en casi todos los tetrápodos los pulmones están formados por bolsas cerradas donde el aire ingresa y egresa por el mismo extremo, en los otros arcosaurios, las aves, los pulmones tienen entrada y salida independientes.

Así, mientras que una bolsa cerrada es un circuito bidireccional donde no se puede ingresar aire nuevo hasta expulsar el aire usado, en las aves es unidireccional. En éstas, existe un pulmón en forma de tubo con una circulación unidireccional del aire y capaz de hacer un intercambio muy efectivo de gases. De hecho, se considera que las aves han desarrollado el sistema más efectivo entre los vertebrados para extraer oxígeno del aire. En algunos casos es tan eficiente que algunas aves, como las gruiformes, presentan una larga tráquea con rulos en el esternón, un gran "espacio muerto" (500 cm³ frente a los 50 cm³ que hay en circulación) que contribuye a diluir con dióxido de carbono el aire oxigenado.

A esta diferencia se le atribuye el éxito que tienen las aves de volar a grandes alturas sin necesidad de aclimatación.

A pesar de que los pulmones de las aves apenas pueden expandirse, cuentan con un sistema de bronquios y sacos aéreos. Éstos, distribuidos por todo el

cuerpo y en muchos casos ingresando en los huesos, no participan directamente en la respiración sino que fuerzan al aire a ingresar al pulmón y son útiles también en la refrigeración del cuerpo. Si bien la presencia de numerosos huesos huecos, incluyendo la fúrcula en dinosaurios carnívoros (como *Buitreraptor*), recientes descubrimientos paleontológicos en Mendoza, Argentina, han demostrado que algunos dinosaurios carnívoros no necesariamente relacionados con las aves (como *Aerosteon*) poseían un sistema de sacos aéreos complejísimo.

Sin embargo, desconocemos cómo era el corazón de estos dinosaurios. En las aves el corazón late más rápido y es muy grande y potente, comparado con el de los mamíferos. Por ejemplo, el corazón de un picaflor, que es el ave de mayor tasa metabólica, representa 30% del peso total del cuerpo.

La superficie del cuerpo también tiene injerencia en alguno de estos aspectos. Cuando es húmeda interviene en la respiración (anfibios) y si es seca en la acumulación de calor (en reptiles y mamíferos). Los reptiles tienen una superficie corporal bastante eficiente a la hora de conservar el calor. En el caso de los lepidosaurios, la piel es casi seca comparada con la de los anfibios y se encuentra casi desprovista de glándulas. En general, se halla cubierta por distintas estructuras epidérmicas, como escamas, placas córneas, escudos y plumas. Estas adaptaciones, si bien originalmente fueron cruciales en el aislamiento ambiental, ya sea en relación al control hídrico o térmico, luego desarrollaron importancia en la protección física y en el cortejo.

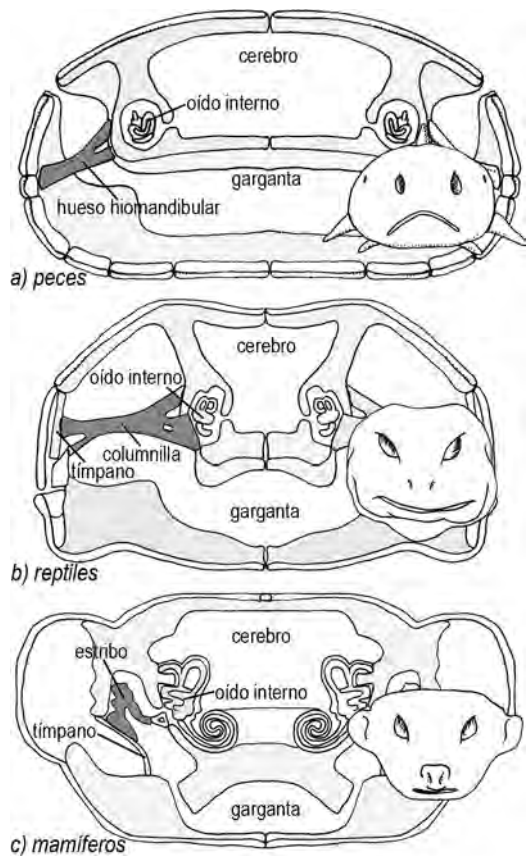
5.4. El oído

La percepción de estímulos en los tetrápodos ha representado un aspecto crucial en la conquista del medio terrestre. En los peces, el sistema auditivo está representado por una o varios receptores gelatinosos llamados neuromastos que forman la línea lateral. Además, el sistema de otolitos, piedrecillas calcáreas que chocan sobre receptores ciliados, permiten transmitir variaciones de presión y compensar el equilibrio.

Entre los primeros tetrápodos, seguía funcionando el sistema de línea lateral mientras que en otros, una membrana timpánica se estiraba sobre una muesca en el borde posterior del cráneo: la muesca timpánica.

Probablemente en algunos tetrápodos de vida verdaderamente anfibia, una cavidad derivada del espiráculo de los peces, la cavidad del oído medio, quedó limitada por una membrana timpánica, que funcionaba como zona de recepción de vibraciones

La parte externa de la cavidad forma la caja timpánica (donde se alojan los huesecillos que describiremos a continuación) y una parte interna que comunica con el



10.9. La evolución del oído como lo conocemos se produjo en varios pasos que podemos rastrear desde los peces del Devónico. Nótese los cambios en el hueso hiomandibular, columbilla o estribo.

esófago, las trompas de Eustaquio, posibles evidencias de la antigua función respiratoria del espiráculo y útiles compensadores entre la presión atmosférica real (que podemos experimentar en el aire que nos circunda) y la del aire encerrado en la cavidad del oído medio (que puede ser distinta y causarnos dolor cuando cambia rápidamente la presión del medio). La cavidad se comunica al exterior por medio de la membrana timpánica o tímpano, y al oído interno por medio de dos pequeños orificios en el cráneo, la ventana oval y la ventana redonda.

En el interior del oído medio, un huesecillo, la columbilla o estribo (básicamente un hueso originalmente relacionado a las mandíbulas), se redujo en relación a la disminución de toda la región posterior del cráneo hasta convertirse en apenas una alargada astilla de hueso con extremos aplanados y así, exaptada a otra función, transmite las vibraciones al oído interno y al cerebro (Fig. 10.9).

Por ello, en muchos de los primeros tetrápodos, donde el hiomandibular o columna era grueso y masivo, es difícil decir si tenían la posibilidad de oír. Lo cierto es que no es necesaria toda la estructura para oír aunque sea un poco. En el actual reptil *Sphenodon*, aunque su oído está atrofiado, la presencia de las ramas del nervio VIII, el nervio craneano relacionado a la audición, que inervan la piel de lo que debía ser su membrana timpánica, le permite oír con ciertas limitaciones.

Las evidencias modernas suponen que la estructura del oído medio surgió varias veces. No obstante, es difícil realizar una comparación ya que de los tres grupos de anfibios vivientes, solo los anuros mantienen un sistema no atrofiado, y que tal vez sea exclusivo de ellos.

Aunque la audición en los reptiles no es sustancialmente diferente de la presente en anuros, el registro fósil muestra que surgió de modo independiente. Por ejemplo, sabemos que los primeros diápsidos carecían de tímpano, pues su hueso cuadrado no tenía la curvatura que permite alojarlo y sus columnillas eran demasiado gruesas. En otras palabras, no podían oír sonidos transmitidos por vía aérea.

La mandíbula de los amniotas está formada por un vasto conjunto de huesos, que a lo largo del desarrollo del embrión, se van formando como placas que se adosan sobre el cartílago mandibular original: el cartílago de Meckel.

De ellos, solo el más anterior de los huesos, llamado dentario, lleva dientes. Los demás, ubicados más atrás, reciben las inserciones musculares y articulan con el cráneo.

En los terápsidos, los huesos que en los primeros amniotas (y así se conservan en los reptiles) formaban parte de la mandíbula, migraron hacia atrás y arriba ingresando en la cavidad del espiráculo, ahora conocida como la cavidad del oído medio.

Allí, se adicionaron al hueso que ya estaba presente (la columna o estribo) y formaron un sistema de tres pequeños huesos dispuestos en cadena (martillo, yunque y estribo) que, en la cavidad del oído medio y ligados mediante músculos, permiten la propagación del sonido desde el tímpano (en el lado exterior del oído medio, pero en el fondo del pabellón auricular) hasta los canales llenos de líquido del oído interno.

La integración progresiva de estos huesos en los mamíferos se puede rastrear en los fósiles y mediante la observación del desarrollo embrionario de actuales, a partir de los terápsidos del Triásico.

El problema es que el pasaje de un sonido del medio aéreo al medio líquido (oído interno) no es útil si no está acompañado de algunos ajustes (acoplamiento de impedancias), que nuestro oído posee al ser transmitido

el sonido a lo largo de una cadena de huesitos, así como por el cambio de tamaño entre las distintas membranas implicadas (tímpano y ventana oval, con la compensación por la pequeña ventana redonda).

En el oído interno, dos líquidos aceitosos diferentes, la perilinfa y la endolinfa, se mueven en el interior de la cóclea o caracol divididos por las membranas basilar y de Reissner. En los anuros, existe en la pared del sáculo la *papilla amphibiorum*, característica de anfibios, que responde a los sonidos graves (10 a 1000 Herz), en general traídos a través de los miembros, y la *papilla basilaris*, que responde a sonidos de mayor frecuencia (1000 a 5000 Herz), recibidos por el sistema timpánico.

La perilinfa se mueve en la escala timpánica y la escala vestibular, que recibe las vibraciones del estribo y son transmitidas, mediante la membrana de Reissner a la endolinfa que circula en la escala media. Allí, el órgano de Corti, contenedor de las vellosidades formadas por células especializadas en la cóclea, permite la transducción de la señal sonora en impulsos nerviosos, es decir, la audición en el oído interno de los mamíferos.

6. Aire de familia: ancestros de mamíferos

Nosotros somos mamíferos, que es un grupo de cinodontes, que es a la vez un grupo de terápsidos, que se agrupan entre los amniotas sinápsidos. Los primeros sinápsidos mostraban desde muy temprano una dentición heterodonte y su única fenestra perfora la pared craneana en la zona baja de la región temporal. Aunque el más antiguo que se conoce es *Protoclepsydraps*, un esqueleto de 315 Ma, hallado en Joggins, Nueva Escocia, Canadá, está mal conservado y su identificación es dudosa. Por otro lado, *Archaeothyris*, 5 Ma más joven, hallado en Florence, también en Nueva Escocia, es un material muy bien preservado, que permite reconocer a los ofiacodontes, el primer grupo de sinápsidos. *Archaeothyris* alcanzaba el medio metro de largo, con un cráneo alto que muestra la fenestra característica y una dentición de tamaño variable que incluye dos colmillos adelante.

La secuencia que desarrollamos en este primer ítem (y continua en el capítulo 14) incluye a sinápsidos más cercanos a nosotros, los ancestros de los mamíferos. Los protagonistas son:

- *Dimetrodon* es un pelicosaurio del Pérmico que muestra algunas de las características que heredarían los mamíferos (dentición diferenciada y cierta regulación de la temperatura corporal).
- *Dinodontosaurus brevirostris* es un gran terápsido herbívoro.

- *Massetognathus* es un terápsido cinodonte del Triásico perteneciente a una radiación herbívora. Estos ejemplos, pertenecientes a la fauna de Los Chañares (ver Apartado anexo), se hallan entre los sinápsidos cercanos a los mamíferos.
- Entre los descendientes de aquel linaje se encuentran los mamíferos modernos.

Dimetrodon grandis

Los primeros sinápsidos incluyen al ofiacodonte carnívoro *Archaeothyris*, que vivió hace 310 Ma en Nueva Escocia, Canadá. Sus colmillos y su dentición heterodonte son marcas presentes en su linaje.

Los Pelicosaurios son el grupo de amniotas sinápsidos dominantes a inicios del Pérmico. Se los ha encontrado en Europa y América. Entre ellos, *Dimetrodon* (Fig. 10.10) es el pelicosaurio más famoso, tal vez como consecuencia de su vistosa vela dorsal. También era el carnívoro más grande de su época (hace 280 Ma) y estaba en la cima de la cadena alimenticia. Llegó a tener tres metros en longitud.

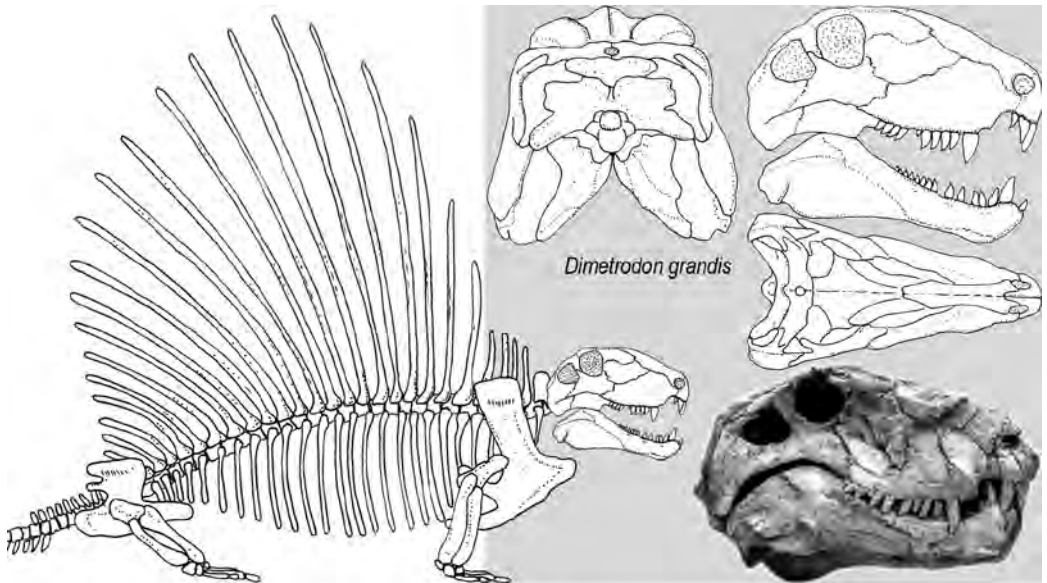
Los pelicosaurios no eran reptiles, mucho menos dinosaurios, eran sinápsidos, el mismo grupo de amniotas al que pertenecemos nosotros, los mamíferos. En el grupo de los pelicosaurios puede observarse una

tendencia al aumento del tamaño del cráneo en relación al cuerpo y a un fortalecimiento de la parte superior de la columna vertebral, debida a la inserción de músculos fuertes que utilizaban para la locomoción. De acuerdo con la posición de las patas a los costados del animal, *Dimetrodon* caminaba apoyándose en tres patas con un balanceo lateral, en forma similar a los lagartos actuales. Tenía miembros relativamente largos, por lo que se piensa que eran algo más ágiles que los herbívoros más voluminosos.

¿Cuáles eran las características de *Dimetrodon* que permiten reconocer en su linaje a nuestros orígenes? Particularmente ya estaba presente en los pelicosaurios de cierto control de la temperatura corporal y una dentición diferenciada que permite la masticación en etapas del alimento.

Una característica distintiva de *Dimetrodon* es la extensión de las espinas en el tope de sus vértebras que llegan a formar una vela de un metro de altura. Se especula que fue usada en la termorregulación y que adicionalmente podría ser útil como mecanismo de comunicación en rituales o la reproducción. También se ha supuesto, sin el soporte de pruebas, que poseía colores.

La estructura en la espalda permitiría calentar o



10.10. *Dimetrodon* es el más popular de los pelicosaurios. Es un sinápsido carnívoro de gran tamaño que habitó en el Pérmico. Las espinas dorsales de las vértebras están muy desarrolladas y forman una vela que se ha interpretado como un mecanismo que permitía regular la temperatura interior. Probablemente disponía de vasos sanguíneos suficientes en la piel de la espalda, por lo que podía calentarse más rápido a la mañana y aprovechar esas horas del día para cazar.

disipar calor, si es que estaba lo suficientemente irrigada por vasos sanguíneos. Para hacer uso de esta particularidad debería colocarse de costado al sol por la mañana mientras se calentaba y de frente al sol para ocultar la estructura al mediodía. Esta adaptación sugiere que podía ser un cazador activo. Se ha calculado que un *Dimetrodon* de 200 kg de peso podría haber elevado su temperatura desde 26° C a 32° C en 205 minutos sin una vela en el lomo y en sólo 80 minutos con una vela. De esta forma, podría empezar el día mas temprano y sorprender a los herbívoros antes de que éstos fueran capaces de ejercer una defensa activa.

Dimetrodon significa "dos medidas de dientes". Tenía dientes caniniformes grandes y afilados y otros pequeños y cortantes en la mejillas. Este tipo de dentición diferenciada se llama heterodoncia y la hemos heredado los mamíferos. Los pelicosaurios se hallan entre los primeros tetrápodos que desarrollaron este tipo de dentición. El cráneo posee características que lo deben haber hecho un buen cazador, ya que era alto y estrecho, con mandíbulas macizas. Mientras los reptiles simplemente tragan el alimento entero, dejando el trabajo de la molienda a las piedras que llevan en la molleja (una parte del esófago), los pelicosaurios desarrollaron una dentición que les permitía cortar el alimento en pequeños trozos y luego ingerirlos en forma más fácil.

No obstante, no todos los pelicosaurios eran carnívoros. Otros, como *Edaphosaurus* y *Suminia*, eran herbívoros. En particular, el gran y pesado *Edaphosaurus* se alimentaba de hojas (folívoro) que hacía fermentar en su intestino. *Suminia* vivió en Rusia durante el Pérmico superior. Pertenece a un grupo de pelicosaurios herbívoros, los anomodontes, y muestra en su mandíbula muy sólida la característica heterodoncia del grupo, en grandes incisivos superiores e inferiores y molariformes cuyo borde es festoneado o crenulado.

La masticación que efectuaba era mediante un movimiento mandibular hacia adelante y atrás (propalinal).

Otro grupo de sinápsidos que compartieron el espacio y tiempo con los pelicosaurios son los terápsidos. Los primeros terápsidos y sus parientes mas pequeños, los cinodontes, nuestros ancestros directos, fueron dominantes en la primera parte del Triásico y son coprotagonistas de una lucha por las zonas adaptativas o espacios ecológicos con los primeros dinosaurios.

Desde el Pérmico, los terápsidos mostraban un cráneo y una dentadura capaces de una buena masticación. La combinación entre la inserción de grandes músculos en espacios entre el cráneo y la mandíbula y la dentición diferenciada permitieron a los terápsidos, tanto carnívoros como herbívoros, realizar una trituración efectiva de

la comida en la boca. Adicionalmente, en los terápsidos se había desarrollado un paladar secundario, un túnel conectando las narinas con la garganta, llevando el aire directamente a destino sin importar si la boca contiene alimento o no. Esto les permitía respirar mientras comen, aumentando así la eficiencia metabólica.

Dos especies (Fig. 10.11), con diferentes adaptaciones, nos permitirán tomar contacto con los terápsidos del Triásico. *Dinodontosaurus* representa una forma herbívora con dos dientes caninos superiores que lo distinguen y *Massetognathus* que poseía una dentición completa y era omnívoro.

Dinodontosaurus brevis

Su talla era mediana a grande y de acuerdo con las cinturas donde se apoyaban los miembros, se puede concluir que eran fuertes, con una postura pesada y probablemente con movimientos lentos pero poderosos. Como se mencionó, sólo poseían dos caninos superiores. El resto de la dentición estaba ausente y reemplazada por un revestimiento córneo (similar al de las tortugas) que permitían cortar los vegetales.

En el cráneo, los arcos detrás de los ojos (zigomáticos) eran amplios y acomodaban los robustos músculos que cerraban con fuerza las mandíbulas. En algunas especies emparentadas se encontró que los colmillos faltaban en la mitad de los individuos. Esto llevó a la hipótesis que podría tratarse de caracteres sexuales secundarios; por ejemplo que estaban presentes solo en los machos.

En Santa María (Brasil) el número de restos de *Dinodontosaurus* es tan alto que hace suponer la formación de grandes rebaños de herbívoros. Dado que también en Los Chañares (La Rioja, Argentina) son muy abundantes, se supone que tenían una distribución muy extensa en Gondwana.

Otro, como *Dicynodon*, de alrededor de un metro de largo, cosmopolita durante el Pérmico superior, tenía un largo cráneo pero con la zona del hocico (anteorbital) corta y rematada en un pico córneo bordeado por dos grandes caninos.

Massetognathus pascuali

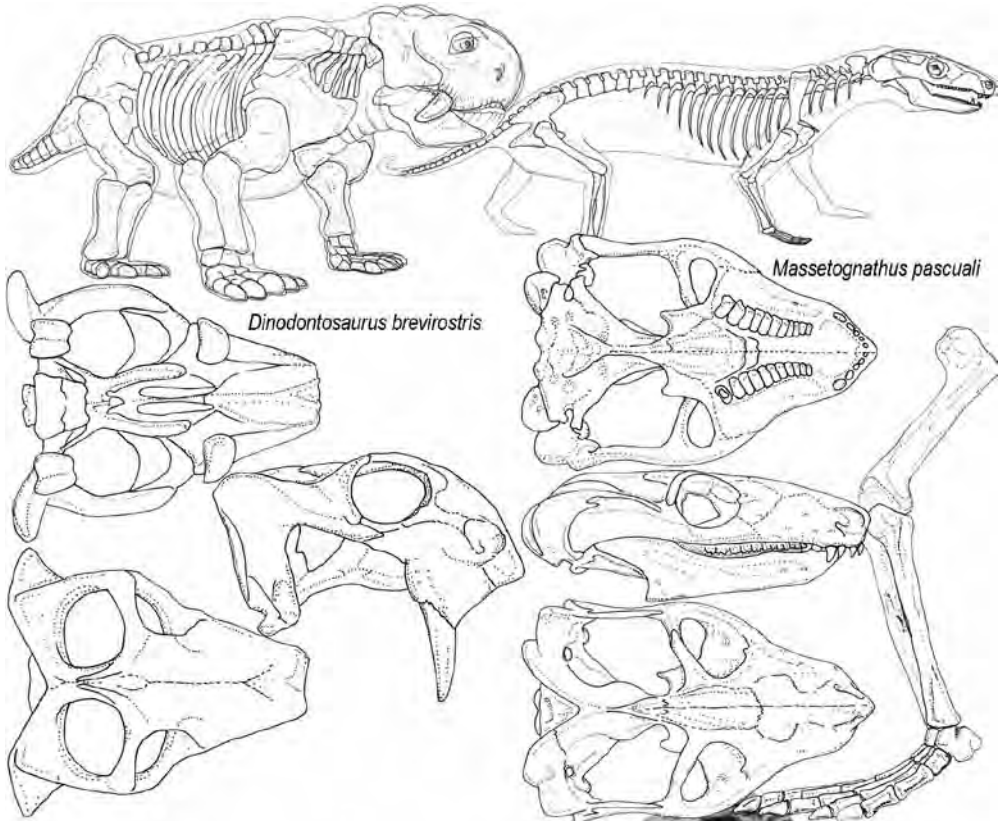
Este terápsido tenía una talla pequeña, era parecido a un perro con una longitud total de sesenta centímetros y una altura de veinte centímetros. Con un cráneo de unos diez centímetros de largo, sus dientes se hallaban claramente diferenciados; los incisivos delante, los caninos prominentes y los molares en la parte posterior. Mostraban una sucesión dentaria, donde los primeros dientes en salir eran los anteriores y a medida que se desgastaban surgían los posteriores.

Massetognathus ilustra a un grupo de terápsidos conocidos como cinodontes. De ellos, *Massetognathus* (Fig. 10.11) representa a la rama herbívora mientras que *Cynognathus* (Fig. 10.12) y, a la distancia, nosotros mismos, representamos a la rama carnívora.

Estos cinodontes pertenecen a un grupo herbívoro conocido como de los traversodontes, muy distribuidos

en todo Pangea, lo que muestra su éxito evolutivo al menos por los 15 Ma iniciales del Triásico.

Se piensa que tenían una alimentación herbívora a omnívora. Los dientes de las mejillas no eran puntiagudos sino planos, con recubrimientos bajos, ideales para moler plantas (tallos y raíces). Por la forma del cráneo, se sabe que la boca estaba parcialmente cerrada por



10.11. Los terápsidos de la fauna de Los Chañares. El poderoso dicinodonte *Dinodontosaurus* era una forma herbívora con dos dientes caniniformes en el maxilar. El traversodonte *Massetognathus*, con una dentición completa, era presumiblemente omnívoro.



Massetognathus pascuali (MLP)

tejidos blandos (las mejillas) lo que impedía que se escapara el alimento durante la masticación.

Si bien no existe evidencia, podría suponerse que estaban cubiertos de pelo. Por la posición de los ojos se supone que la visión tridimensional era bastante limitada. Como eran plantígrados y los miembros estaban colocados en forma algo divergente hacia los costados, la postura resultante no estaba bien preparada para competir con los arcosaurios de la misma época. Su mejor arma era sin dudas, la masticación, tal cual veremos más adelante.

El origen de los mamíferos

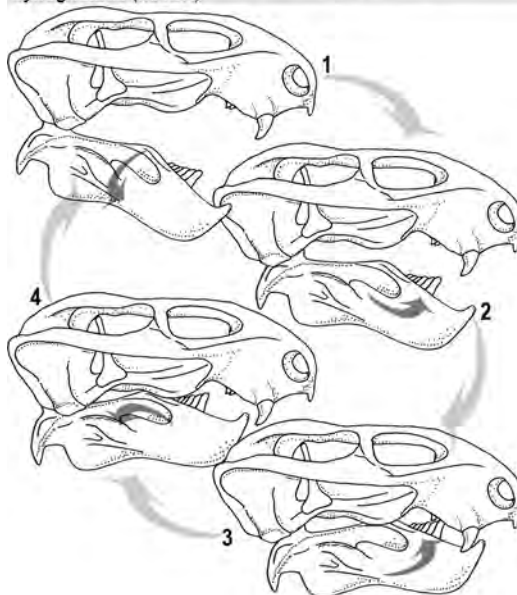
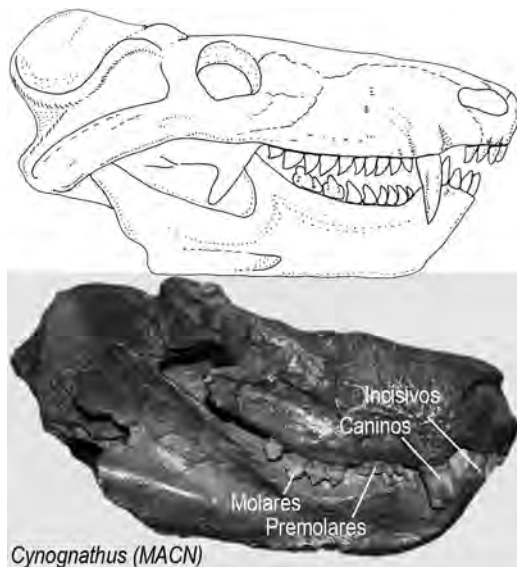
Hace unos 250 Ma, la gran extinción de fines del Pérmico golpeó de modo muy importante a los sinápsidos, abriendo las puertas a la dominancia de los reptiles. Como un golpe de gracia, la extinción de fines del Cretácico solo dejaría a los mamíferos. Éstos se habrían originado hace unos 230 Ma, en tiempos en los que se depositaran las rocas de la Formación Ischigualasto.

Los mamíferos somos los sobrevivientes de la rama carnívora de los terápsidos cinodontes. Se supone que habríamos partido de un grupo de cinodontes cuya evolución sufrió demoras en la maduración de ciertos caracteres durante el desarrollo.

El paleontólogo José Bonaparte (1928-), al estudiar ejemplares juveniles de *Probainognathus*, propuso que los mamíferos se habrían originado de ese modo. Primero observó que existe una similitud entre la etapa juvenil de *Probainognathus* con los mamíferos modernos. Sin embargo, esta similitud se iba perdiendo en la medida que crecía el animal. ¿Sería posible que el surgimiento de los mamíferos no sea el producto de una acumulación gradual de cambios, sino que sea el resultado de un proceso paulatino de retardo en la maduración de estos caracteres? Se trataría de un proceso gradual donde los caracteres propios de los jóvenes se fueron retrasando en desaparecer durante la maduración, hasta que permanecieron en la forma adulta. Estas diferencias en los tiempos de evolución, que se conocen como heterocronías, se dieron también en la evolución humana. De hecho, nosotros somos mucho más parecidos a un bebé de chimpancé, con poco vello y cráneo y ojos grandes, que a un chimpancé adulto, describiéndonos a las claras qué tipo de proceso evolutivo generó a nuestro linaje hace unos 6 Ma.

Aquellos primeros mamíferos del Triásico eran pequeños y se alimentaban de insectos y otros invertebrados. Aunque sus ojos no habrían sido grandes, su sistema auditivo y olfativo estaba bien desarrollado. De esta forma, sus características les permitían una vida nocturna y cavadora. Se supone que, la capacidad de

regular la temperatura interior ya debía estar presente en aquel momento. Sin embargo, aunque la temperatura fuera relativamente constante, sería más baja que en los mamíferos actuales.



10.12. En terápsidos carnívoros (como *Cynognathus*) se observa una dentadura diferenciada con grandes colmillos: los caninos, que permitían apuñalar a la presa. Mientras, en los terápsidos herbívoros, como los dicinodontes y los traversodontes, la misma heterodoncia permitía un circuito de masticación novedoso para consumir vegetales, pues la mandíbula podía desplazarse hacia adelante y atrás.

Es también muy posible que estuvieran cubiertos de pelo, lo que habría contribuido al aislamiento térmico y a mantener la temperatura en épocas de frío; lo cual no era fácil debido al reducido tamaño (mucho superficie corporal comparada con el volumen del cuerpo).

Otro problema al que se enfrentaban era la necesidad de agua para mantener la transpiración cuando la temperatura exterior era elevada, aunque este requerimiento es menos dramático para mamíferos nocturnos. De hecho, a diferencia de los reptiles que excretan sus desechos como una pasta de ácido úrico (como lo siguen haciendo las aves), lo que ahorra agua, los mamíferos eliminan heces sólidas y orina líquida, perdiendo mucha agua.

Durante el período 220-100 Ma, los mamíferos evolucionaron lentamente en cuanto a su forma externa. Muy probablemente, adquirirían una gran cantidad de modificaciones en su genoma excepto la capacidad de crecer en tamaño. Cualquier orden de los genes que implicara un aumento de tamaño o los llevara a deambular de día, sería brutalmente cercenada por la selección natural en la forma de los reptiles arcosaurios, dominantes en toda la Era Mesozoica.

Cuando a fines del Cretácico la extinción dejara libres una gran cantidad de zonas adaptativas, los mamíferos estarían prontos a ocuparlas, con la enorme variabilidad acumulada en sus genes, que los llevaría a ser dominantes en el Cenozoico (la historia del capítulo 14).

7. Cabezas compactas: Los primeros reptiles

No se conocen restos de los primeros reptiles que puedan ser excluidos de los dos linajes principales, es decir, de los parareptiles y de los eureptiles. Sabemos, sin embargo, que los primeros reptiles no presentaban ninguna fenestra en la zona temporal del cráneo. Éste estaba perforado únicamente por las narinas y las órbitas, tal como ocurría en los primeros amniotas.

El primero de los dos grupos principales, el de los **parareptiles**, ha sido llamado también Anapsida, ya que ésta es la condición que, heredada de los primeros reptiles, muestra su cráneo. Según la clasificación de Romer, son anápsidos aquellos cuyos cráneos carecen de puentes óseos y de fenestras en la región temporal. Otras de sus características incluyen la ausencia de dientes caniniformes, huesos especiales en la cola llamados arcos hemales o chevrones, dispuestos en la parte anterior del centro vertebral, y en la pierna un fémur largo y delgado. Como vemos, hay más ausencias que presencias las que caracterizan al grupo, por lo que

su clasificación requiere el máximo cuidado para no cometer grandes errores.

Entre estos anápsidos o parareptiles se encuentran formas terrestres como los **millerétidos** y marinas como los **mesosaurios**. Los primeros, del Pérmico superior de Sudáfrica, pueden mostrar una fenestra en el cráneo, pero distinta a la fenestra única de los sinápsidos con un origen independiente, y no está cerrada por una barra ósea sino abierta. Además, parecen haber tenido quinesis (movilidad) entre algunos huesos del cráneo, como el escamoso, cuadrado y cuadrado-yugal.

Los **mesosaurios** habitaron un gran mar interior en el corazón de Gondwana durante el Pérmico inferior (320-280 Ma) y responden a un retorno al mar en el marco de sorprendentes cambios y adaptaciones. Al habitar los distintos continentes de lo que otrora fuera Gondwana, fueron, junto con el cinodonte *Cynognathus*, el dicinodonte *Lystronotus* y la flora de la coristosperma *Glossopteris*, piezas clave en la aceptación de las propuestas de Alfred Wegener sobre la Deriva Continental. En general eran pequeños pero algunos ejemplares excepcionales alcanzan los dos metros de longitud, con una cola muy larga que le permitía nadar en forma ondulatoria. A pesar de su aspecto superficial de cocodrilo, con un hocico largo y patas palmeadas, los mesosaurios poseían largos dientes que salían hacia los costados de la boca y le permitían capturar su alimento filtrándolo.

Los restantes anápsidos o "parareptiles", incluyen a los **bolosaurios**, **procolofonios** y a los **pariasaurios**, grandes anápsidos-tanque que vivieron en el Pérmico.

Los **bolosaurios** son un grupo sumamente interesante de anápsidos herbívoros del Pérmico inferior (290 Ma) de Norteamérica y Alemania *Eudibamus*, una forma bípeda de unos 25 cm, del Pérmico superior, poseía piernas del doble de tamaño que sus brazos, y una cola muy larga que describen claramente su condición de primer bípedo conocido y tal vez una locomoción a los saltos.

Los **procolofonios** son un abundante grupo de anápsidos que vivieron entre el Pérmico inferior y Triásico inferior de Sudáfrica y la Antártida, como el género *Procolophon*, un robusto reptil de 35 cm de largo, de hábitos tal vez subterráneos, con proyecciones de las órbitas y cuernos tras la mejilla (sobre el hueso cuadrado-yugal), estrategias defensivas presentes hoy en algunos anuros. Con pocos dientes sólidos y cilíndricos, se alimentaban de plantas fibrosas o artrópodos. Tanto los procolofonios como los bolosaurios utilizaban movimientos mandibulares de adelante hacia atrás (propalinales) para procesar la comida. Estos movimientos son usados hoy por tortugas.

Los **pariasaurios** son un pesado grupo de anápsidos que alcanzó el mayor tamaño, promediando los dos o

Los dados vuelven a rodar (250-220 Ma)

Este drama comienza hace 251 Ma y dura unos 30 Ma aproximadamente. Es el drama de la vida que viene después de la muerte. Se inicia con la mayor extinción en masa de la Historia Natural y se extiende hasta la radiación de la stirpe de los dinosaurios. De las extinciones más pavorosas que hayan sido registradas en la historia de nuestro planeta, conocidas como “las cinco grandes”, la extinción que se produjo al final del período Pérmico fue la más profunda, y marca el límite entre la era Paleozoica y Mesozoica. Las extinciones en masa son acontecimientos de tal magnitud que la Selección Natural pierde importancia y el azar y la contingencia juegan sus cartas. No importa cuán adaptada pueda estar una especie a un ambiente dado. Durante la extinción median la suerte y el hecho de estar en el lugar adecuado en el momento exacto.

Se ha dicho que los dinosaurios no deberían haber existido. Esta aseveración se basa en que la evolución de los reptiles terápsidos tenía una fuerza arrolladora durante el Pérmico y que fue truncada por una extinción en masa. Cuando se recuperaron, casi en igualdad de condiciones con los reptiles arcosaurios, éstos sacaron partido de varias innovaciones que, en el nuevo ambiente, los volvieron dominantes. ¿Qué es lo que ocurrió?

Los dados en el aire (una revolución en el paleoclima). La extinción en masa conocida como Pérmico-Triásica es una de las menos conocidas, pero supone la convergencia y sucesión de varios factores. Hemos analizado la importancia de las extinciones en masa en el capítulo 1 y la evolución del paleoclima en el capítulo 4. Aquí veremos un hermoso ejemplo de las consecuencias que tiene sobre la vida a largo plazo.

Inmediatamente antes de la extinción en masa, un período glacial acumuló hielo en los polos y disminuyó la cantidad de agua en los océanos. Esto aumentó la salinidad y redujo el nivel de oxígeno en los mares. Así, el ciclo del carbono sufrió un profundo cambio. A esto se sumaba la configuración continental que entonces se formaba, con los continentes fusionándose en Pangea, lo que probablemente causó profundos cambios en los patrones de circulación de las corrientes oceánicas.

Al bajar el nivel del mar, las plataformas continentales (que son el refugio de la mayor variedad

de especies marinas y que actualmente incluyen a todos los arrecifes de coral) quedaron expuestas al aire y el mar restringido a las zonas más profundas. Con un solo continente, el ambiente costero se encontraba reducido y muy modificado. La erosión aumentó y también la oxidación, lo que redujo el oxígeno disponible y aumentó el dióxido de carbono en la atmósfera.

Como consecuencia, el ciclo tendió nuevamente a equilibrarse, la temperatura global ascendió varios grados centígrados derritiendo el hielo polar. Cuando el mar volvió a subir debido a la reducción de los glaciares, inundó las comunidades costeras recién formadas.

Simultáneamente, la convergencia de placas continentales produjo una actividad volcánica inusitada, registrándose emisiones descomunales de lava (más de 200.000 km³ de lava) en Siberia, Emeishan (China) y también en el oeste argentino, donde se conoce como Evento Choiyoi. El polvo y los sulfatos eyectados a la estratosfera por estos eventos volcánicos contribuyeron al enfriamiento global a corto plazo. Pero luego, la lluvia ácida y los incendios atentaron contra la capa de ozono produciendo el incremento de los rayos UV, en parte letal y en parte generador de mutaciones en el ADN. A largo plazo, el incremento de dióxido de carbono pudo contribuir al calentamiento global.

Y como sobre llovido, mojado, hay evidencias de que también podría haber caído un asteroide, pero no se ha registrado con certeza.

El dedo acusador, un exceso del raro *cromio* en las capas de hace 250 Ma, apunta al cráter de Bedout, en el Océano Índico, con un diámetro aproximado de 200 Km.

Todo este drama duró menos de 1 Ma, pero las consecuencias se propagaron por mucho más tiempo. Debido a la extinción en masa producida por las diversas etapas sucesivas, la biodiversidad de los mares quedó seriamente empobrecida al inicio del Triásico (sólo sobrevivió entre un 5 y 10% de las especies) y la recuperación fue lenta. Muchos grupos de invertebrados sufrieron fuertes pérdidas (como los corales), algunos desaparecieron para siempre (como los trilobites) y otros se encontraban ocultos en ambientes restringidos (como los bivalvos y braquiópodos).

En números, las pérdidas pueden resumirse como un 96% de las especies marinas (83% de los géneros y 57% de las familias). La campanada final sonó para los graptolitos que quedaban, los cnidarios tabulados y tetracorales, los últimos trilobites, los euriptéridos o escorpiones marinos, y entre los vertebrados marinos, desaparecieron los acantodios, los placodermos y los mesosaurios del Mar Interior Gondwánico.

Otros grupos rozados por las alas de la muerte fueron los foraminíferos y los radiolarios, que formaban parte del plancton, los equinodermos, briozoos y braquiópodos entre las formas del fondo.

En la tierra, la aridez contribuyó a un recambio en la flora y la fauna. Se produjo una expansión de las plantas con semillas (como las coníferas y coristospermas) sobre las plantas con esporas (como los helechos y otras pteridofitas). Los insectos también fueron afectados debido a su relación con las plantas, pero las principales líneas evolutivas no sucumbieron a la extinción del Pérmico.

Las extensas zonas áridas de Pangea se relacionaron a un clima predominante seco y caliente, con amplias áreas desérticas, un alto contenido de dióxido de carbono en la atmósfera y bajo de oxígeno. Esto probablemente causado por el vulcanismo del borde occidental de Pangea, conocido como evento Choiyoi, ocasionado por la llegada y choque de microcontinentes que se adicionaban al sur de Pangea (Fig. 2.8).

En el oeste argentino, las evidencias están escritas en las rocas de la extensa Formación Patquía, cuyas areniscas oxidadas tiñen de rojo sangre la cuesta de Miranda (La Rioja). A lo largo de sus no menos de 500 metros de espesor, esta formación muestra episodios volcánicos, lagos, ríos y la formación de dos grandes desiertos o mares de dunas. La arena y el lodo que aquellos ríos arrastraban provenían de las Sierras Pampeanas, la Precordillera y la Sierra de Maz.

Como vimos en el capítulo anterior, entre los que sobrevivieron a aquellos cataclismos se hallan sólo unos pocos grupos de laberintodontes a inicios del Triásico y miembros de linajes miniaturizados que sobrevivirían hasta nuestros días.

Por otra parte, varios linajes enteros de estegocéfalos desaparecieron, así como los lepospóndilos (a menos que alguno de los grupos de lisanfibios sea, efectivamente, parte del grupo). De entre los sinápsidos, el duro golpe sobre la vegetación afectó

a los herbívoros y también a los grandes cazadores pelicosaurios.

Antes de la extinción del Pérmico, en las regiones emergidas de Europa abundaban los bosques de coníferas. Estos bosques desaparecieron durante la extinción en masa y la acumulación posterior de biomasa vegetal fue lenta y pobre. La presencia de un “pico fúngico”, es decir, la evidencia de que inmediatamente tras la extinción proliferaron los hongos en abundancia, tanto en el mar como en la tierra, describe probablemente el paisaje desolador de la materia muerta en cantidad. No existía una distribución suficiente de árboles, lo que favorecía una fuerte erosión. Este fenómeno pudo haber sido mundial ya que no existen depósitos de carbón de aquel período geológico como bien lo comprobó el geólogo argentino Alfredo Cuerda al recorrer a pie los cientos de kilómetros de las areniscas pérmicas de Patquía durante la Segunda Guerra Mundial. La recuperación de los bosques de coníferas fue muy lenta.

Los pocos tetrápodos que sobrevivieron debieron adaptarse a climas adversos. Al inicio del Triásico, los desiertos secos y calientes de Pangea, ofrecen el testimonio de la lucha por la supervivencia y tal vez algo de competencia entre las especies de terápsidos y arcosaurios que emergieron de la catástrofe. En un clima árido, los reptiles arcosaurios mostraron que estaban mejor adaptados, con ventajas metabólicas y de movimiento que los volvieron dominantes a largo plazo.

La primera mitad del Triásico fue un período donde el clima estaba dominado por ciclos estacionales anuales. En la historia de la Tierra esto fue inusual y es probable que haya ejercido una presión sobre la forma de locomoción. Si las estaciones estaban muy marcadas, el animal debía moverse entre zonas diferentes (migrando), lo que requería caminar sobre sustratos de diverso tipo. De otra manera, la habilidad de entrar en letargo implicaría aumentar la capacidad de almacenaje de grasas.

Todo esto nos sugiere que el estilo de locomoción estuvo bajo una fuerte presión selectiva en este período, empujando a la evolución en diversas direcciones. Quedarse quieto no era una buena opción.

Caen los dados al sur de Gondwana. La historia de los 30 Ma posteriores a la extinción del Pérmico está escrita en las rocas del sur de Gondwana (Fig. 10.13). En Sudáfrica se han



10.13. El sur de Gondwana a inicios del Triásico nos cuenta una de las historias más interesantes del drama de la vida.

conservado restos de los primeros arcosaurios (*Euparkeria* de 245 Ma). Por otro lado, en Santa María-Brasil e Ischigualasto-Argentina, se han registrado las etapas siguientes.

La zona de Ischigualasto es única ya que contiene una secuencia muy completa del período 240-220 Ma. Para aquel entonces, Ischigualasto era parte del único continente y la costa se encontraba unos 200 km al oeste (en la actual frontera entre Chile y Argentina). Eran valles cercados por ríos que, tras descender desde una cordillera de baja altura, formaban lagos efímeros. El clima tenía una estación seca marcada y otra de lluvias fuertes, lo que se conoce como clima monzónico.

En estos yacimientos geológicos es posible estudiar la secuencia de reemplazo de los terápsidos por los arcosaurios, el origen de los dinosaurios y quizás, el origen de los mamíferos.

La región presenta siete formaciones consecutivas de las cuales tres tienen fósiles de extrema importancia. Estas formaciones se llaman Los Chañares (240-238 Ma), Ischigualasto (231-225 Ma) y Los Colorados (225-219 Ma).

Hace unos 240 Ma, los sedimentos preservados en las rocas de la Formación Los Chañares muestran un ambiente de lagos, pantanos y cursos de agua entrelazados. Entre sus componentes faunísticos se encuentran abundantes terápsidos y algunos arcosaurios. La proporción de restos mues-

tra que el 80% de la fauna eran terápsidos (tanto carnívoros como herbívoros) mientras que solo el 20% eran arcosaurios (en su mayoría carnívoros).

Los Chañares tiene un correlato en la Formación Santa María, del Estado de Río Grande do Sul, Brasil. Sin embargo, mientras que Santa María evidencia una gran planicie que permitió la existencia de manadas de herbívoros, en Los Chañares se observan restos de una zona más húmeda, sustentadora de un hábitat complejo y diverso.

Vivieron en un ambiente rodeado de lagos, pantanos, y cursos de agua que depositaban sedimentos mezclados con restos de vegetales, los que contribuyeron a formar mantos de carbón.

Las condiciones ambientales al inicio del Triásico mejoraron lentamente respecto del final del Pérmico y, si bien no hay prácticamente fósiles de las formaciones Talampaya y Tarjados, sí hay evidencias en abundancia en las unidades rocosas que se depositaron a continuación: las formaciones Chañares, Ischichuca y Los Rastros.

Entre los vertebrados de Los Chañares abundan los terápsidos (cerca de 15 especies) en lo que fue una de las últimas etapas de dominancia para aquel grupo de terápsidos no mamíferos.

Los terápsidos se expandieron con éxito en esta primera etapa. Entre aquellos terápsidos se encuentran tanto herbívoros (como *Dinodontosaurus*), omnívoros (como *Massetognathus*) y carnívoros. Aún no existían los dinosaurios.

Modificaciones en el cráneo ligadas a la alimentación y la audición, así como un pasaje a una postura con los miembros más erectos tuvieron lugar en esta época en algunos de sus linajes y serían heredadas por sus parientes miniaturizados: los mamíferos. Sin embargo, la forma y postura del cuerpo no fue en aquellos tiempos lo suficientemente dinámica como para competir en ese aspecto con los nuevos arcosaurios.

Los abundantes restos vegetales y mantos de carbón de Los Rastros evidencian un ambiente rico y diverso donde los reptiles, en particular los arcosaurios, se tornarían más abundantes. Entre las formaciones Ischichuca y Los Rastros los balances de fauna fueron cambiando y a lo largo del Triásico medio los dinosauromorfos se harían dominantes en Pangea.

Las extremidades de los terápsidos eran cortas, sus patas con cinco dedos y de posición cuadrúpeda y plantígrada. Estas características contrastan con

las de los arcosaurios, en algunos de cuyos linajes se evidenciaba la adquisición de extremidades posteriores largas, la reducción del número de dedos, una posición bípeda y digitígrada. Uno de los arcosaurios más interesantes de Los Chañares es el dinosauromorfo *Marasuchus* (Fig. 10.16).

Hace unos 230 Ma, unos 10 Ma más adelante en el tiempo, comenzaban a depositarse los sedimentos de la Formación Ischigualasto bajo el control de una llanura de inundación surcada por ríos entrelazados, en particular con un río dominante que corría de oeste a este, cuyos canales excavados de arenas compactadas se conservan en un lugar conocido como El Salto. Los sedimentos indican que la llanura era buena para el pastoreo de los herbívoros, abundantemente vegetada por helechos, equisetos, coníferas y especialmente coristospermales como *Dicroidium*, parientes arbustivos y hasta arbóreos de los helechos pero con un sistema reproductivo que incluía semillas.

La amplia llanura sufría frecuentes y violentas inundaciones asociadas a tormentas estacionales. Esto dejaba atrapados a animales en el barro, muchos de los cuales se preservarían como fósiles.

Los abundantes niveles de cenizas volcánicas y derrames de lavas evidencian la actividad volcánica cercana, ocurrida en el borde occidental de Pangea y sin dudas relacionada al evento Choiyoi. Poco antes había contribuido a la gran extinción del límite Pérmico-Triásico y se continuaría a lo largo del Jurásico pero desplazada hacia la Patagonia, donde sus eventos efusivos se conocen como Marifil y Chon Aike. A la vez, los eventos parecen haber estado relacionados a la incorporación de distintos pequeños continentes al borde occidental de Pangea, como la Precordillera.

Entre los fósiles de Ischigualasto, donde el 50% de la fauna está compuesta por terápsidos y el 50% por arcosaurios, se encuentran las evidencias que muestran el comienzo del reemplazo de los terápsidos de gran tamaño por los primeros dinosaurios.

Los terápsidos de Ischigualasto incluyen tanto cinodontes como dicinodontes. Entre los primeros existían tanto formas carnívoras como herbívoras.

Entre los cinodontes carnívoros o insectívoros, todos de caniniformes recurvados y molariformes de muchas cúspides, hay formas de gran tamaño (como los cinognatos) y formas pequeñas (como *Chiniquodon*, *Probainognathus*, *Ecteninion*, los

últimos dos de Ischigualasto), y, por supuesto, nosotros los mamíferos como herederos.

Entre los cinodontes herbívoros se hallan los traversodóntidos (como *Massetognathus*, *Ischignathus*, *Rusconiodon*, *Pascualgnathus*, *Andescynodon* y *Exaeretodon*). Pero la gran radiación de herbívoros la protagonizaron en realidad los dicinodontes.

Estos sinápsidos, muchos mayores que un rinoceronte, vivieron en todo el mundo y se cree que formaban grandes rebaños. Con un pico filoso cortaban la vegetación y sus caniniformes coronaban una punta de hueso que se dirigía hacia abajo y, aunque representa una formidable arma defensiva, sin duda tenía participación en las actividades de exhibición entre individuos de la misma especie. Mientras que en los cinodontes el foramen parietal (o "tercer ojo") se cierra, permanece presente en los dicinodontes, funcionando en la percepción involuntaria del largo de los días. Entre los dicinodontes de Ischigualasto se encuentra *Ischigualastia*.

Entre los reptiles, tienen especial importancia los rincosaurios, arcosauromorfos herbívoros del tamaño de un cerdo provistos de un pico y magníficas baterías dentarias que los convertían en máquinas de procesar vegetación. Otros arcosauromorfos con un modo de vida semejante al de los actuales cocodrilos son *Proterochampsia* y *Chanaresuchus*.

Sin embargo, la nota la daban los verdaderos arcosaurios, tanto los cocodrilos como los dinosauromorfos. Aunque la radiación de los dinosauromorfos era vasta e incluía mayormente formas insectívoras, también las había herbívoras y carnívoras, al igual que entre los otros arcosaurios bípedos que se disputaban, sin saberlo, la supremacía sobre los ambientes continentales por los siguientes 170 Ma. En particular, buenos candidatos eran otros dinosauromorfos de los que conocemos muy poco, pero también un grupo de rauisuquios, es decir, arcosaurios con aspecto de cocodrilos bípedos, ejemplificados por *Sillesuchus*. Sin embargo, aunque desconocemos las razones por las cuales los dinosaurios finalmente triunfaron por sobre aquellos parientes de los cocodrilos, sí podríamos atrevernos a decir que las capacidades locomotoras que heredarían los dinosaurios eran sorprendentes.

Entre los primeros dinosaurios se encuentran formas carnívoras (como *Eoraptor* y *Herrerasaurus*), omnívoras (como *Panphagia*) y herbívoras (como *Pisanosaurus*). Entre los numerosos arcosaurios

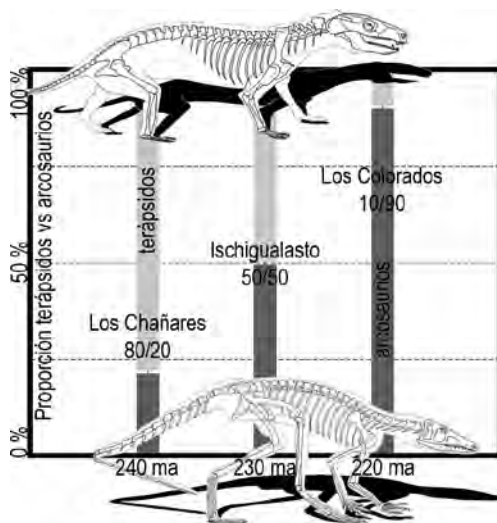
que los acompañaban, mayormente parientes de los cocodrilos, se incluyen formas carnívoras como los raiisuquios y herbívoras a omnívoras como los acorazados aetosaurios y raiisuquios herbívoros bípedos.

La Formación Ischigualasto es uno de los sitios de mayor importancia en el mundo para la comprensión de las sucesiones faunísticas y florísticas durante el Triásico. Es una verdadera ventana en el tiempo donde la información incluye vertebrados, invertebrados, troncos de árboles, plantas aplastadas y carbonizadas, polen, esporas y semillas.

Hace unos 220 Ma, otros 10 Ma más tarde, tras un importante cambio ambiental, comenzaban a depositarse los sedimentos de la arenosa Formación Los Colorados. Las imponentes barrancas de areniscas de esta unidad rocosa evidencian un fuerte cambio ambiental.

Contra la prolífica vegetación y húmedo clima de la Formación Ischigualasto, que ha sido comparado con actual delta del río Okavango, en África, el cambio climático del oeste argentino representó un viraje hacia un nuevo episodio de aridez durante el que ríos efímeros depositaban importantes cantidades de arenas que, al oxidarse, se tornaban rojizas.

El balance de flora y fauna tuvo nuevamente un importante cambio y se evidencia un incremento en el número de arcosaurios contra los terápsidos. Entre los arcosaurios se incluyen tanto aetosaurios como raiisúquidos y dinosaurios. Aquí, la fauna de dinosaurios es similar a la que se presenta en el resto del planeta. Aunque no hay terápsidos



10.14. ¿Y... Cómo cayeron los dados? En Los Chañares (240 Ma) el 80% de la fauna son terápsidos y el 20% arcosaurios. En Ischigualasto (230 Ma) el 50% son terápsidos y el 50% arcosaurios. En la formación Los Colorados (220 Ma), el 90% de la fauna son de arcosaurios. La suerte ya estaba echada.

de gran tamaño, si encontramos a los terápsidos miniaturizados del tamaño de un ratón (nocturnos e insectívoros) que pueden considerarse ancestros inmediatos de los primeros mamíferos.

Y así fue como los dados rodaron (Fig. 10.14) y cayeron al sur de Gondwana.

tres metros de largo. Sus múltiples formas se hallan sólo distribuidas en el Pérmico superior, incluyendo al enorme y jorobado *Scutosaurus* (de Rusia) con patas masivas y una cabeza ancha y pesada con ornamentación, chichones y crestas. Se alimentaban de vegetación blanda. Increíblemente, son las formas enanas de este linaje las que han sido propuestas en las últimas décadas como grupo hermano de las tortugas. Sin embargo, esta hipótesis ha sido debatida recientemente.

8. El suceso de los diápsidos

En tanto los sinápsidos (pelicosaurios y terápsidos) y anápsidos integraron las faunas dominantes de tetrápodos del Pérmico, la extinción que marcó el límite

entre el Pérmico y Triásico cambió por completo los balances. Como veremos mas adelante, la línea de los reptiles, contrariamente a nuestra línea sinápsida, se especializó en el dominio de las zonas áridas. Así, con los dados que quedaron en la mesa tras la extinción (ver el Apartado anexo), las nuevas faunas se adaptaron al nuevo ambiente que ofrecía el planeta devastado.

Dado que en el nuevo mundo dominaban los amplios espacios y desiertos que la continentalidad de Pangea había propiciado, comenzaron a dominar el panorama los especialistas en desiertos. Así, los reptiles, en especial los diápsidos y sus parientes, se expandieron con mucha fuerza desde el Triásico.

Entre los animales que muestran un cráneo diápsido, es decir, de dos fenestras temporales de cada lado, se hallan arcosaurios como los dinosaurios y los cocodrilos,

así como los lepidosaurios (lagartos, serpientes y tuataras). También entre los diápsidos, aunque modificados, se hallan reptiles acuáticos extintos como los plesiosaurios e ictiosaurios.

El origen de los diápsidos, como la mayor parte de los orígenes, está en debate. Hay, además, varios grupos que, sin ser considerados estrictamente como verdaderos diápsidos, están cercanamente relacionados a ellos, y agrupados juntos en el gran grupo de los roméridos. Las primeras formas de este grupo, mas cercano a los diápsidos que a los anápsidos, incluyen a *Paleothyris*, los captorrínidos y los protorotíridos (como *Hylonomus*), antiguamente considerados como los primeros amniotas.

Los **captorrínidos** son pequeños reptiles con aspecto de lagarto, de unos cuarenta centímetros de largo, y una gran cabeza ornamentada y en forma de corazón, con una dentición compuesta por cinco o seis hileras de dientes en la mandíbula. Vivieron en Norteamérica a principios del Pérmico y a finales en África, Brasil y Eurasia.

Los **protorotíridos** son un grupo de pequeños reptiles cercanos a los diápsidos. Entre ellos, el mas característico es *Hylonomus*, representado por un esqueleto pequeño, de unos veinte centímetros, hallado en el interior del tronco de un árbol. El cráneo muestra una órbita de gran tamaño y dientes puntiagudos y semejantes entre si. Sus 315 Ma de antigüedad y su buena preservación le han dado una posición importante en el árbol de familia de los amniotas, lo que ha sido confirmado por el gobierno canadiense, que lo declaró por inusitado decreto "fósil clave". Lo interesante de *Hylonomus* es que ha sido considerado, por su antigüedad, como el primer reptil. Hoy sabemos que no es tan primitivo, sino que se halla mucho mas cerca de los primeros diápsidos. Lo que aprendemos de esto es que casi nunca el más antiguo es el más primitivo, porque el registro fósil es imperfecto y cuando la suerte nos permite echar una ojeada a las formas de vida de esa época, es porque ellos y también sus descendientes ya existían hace tiempo.

Los diápsidos se encuentran entre los tetrápodos de mayor diversidad morfológica, y sus linajes ocuparon rápidamente los mares, tanto los sauropterigios (plesiosaurios, placodontes y notosaurios), como ictiopterigios (ictiosaurios y parientes), claudiosaurios y lepidosaurios (mosasaurios), aunque también el aire (aves, pterosaurios, kuehneosáuridos y celurosaurávidos) (ver capítulo 11), la tierra (younginiformes o eosuquios y la mayoría de los lepidosaurios) y presumiblemente también los árboles (celurosaurávidos y varios lepidosaurios).

Los primeros diápsidos carecían de tímpano, pues su hueso cuadrado no tenía la curvatura que permite alojarlo y sus columnillas eran demasiado gruesas. En

otras palabras, no podían oír sonidos transmitidos por vía aérea.

Un grupo de reptiles se considera posicionado entre los diápsidos originales: los **areoscelidios**. Se trata de pequeños reptiles carnívoros de miembros finos y gráciles que vivieron entre el Carbonífero superior y Pérmico inferior de Norteamérica, Alemania y Francia. No eran nada primitivos, sino muy especializados. Entre ellos se encuentran formas acuáticas (*Spinoaequalis*), ágiles bípedos tal vez arborícolas (*Aphelosaurus*) y terrestres (*Petrolacosaurus*) del Carbonífero y Pérmico. Este último es un reptil de medio metro de largo pero de cabeza pequeña y dientes agudos, lo que indica una dieta insectívora, provisto de dos fenestras temporales y grandes órbitas.

A fines del Pérmico, otros grupos de diápsidos se hicieron mas frecuentes.

Sus formas incluyen desde increíbles planeadores y arborícolas como los avicéfalos, hasta los eosuquios (o younginiformes) y los mucho mejor conocidos saurios.

El primer grupo, el de los **avicéfalos**, incluye por ejemplo a *Coelurosauravus*, de 60 cm de longitud, que vivió en Europa y Madagascar durante el Pérmico superior, con flancos de largas proyecciones dérmicas que portaban membranas alares y raras crestas craneanas, que le brindaban la capacidad de planear con un modo de vida comparable al del actual *Draco volans*. Sin embargo, no se trata de costillas pues son independientes del tórax, y tal vez hayan tenido originalmente una función termorreguladora. Todo esto lo hace radicalmente diferente de la actual culebra voladora (*Chrysopelea*) o el gecko volador (*Ptychozoon kuhli*).

Aunque el cráneo de *Coelurosauravus* es diápsido, la barra temporal inferior es incompleta como en muchos lepidosaurios. Sus alas eran presumiblemente plegables como las de los weigeltisáuridos (Europa y Madagascar).

Otros avicéfalos son el conocido *Longisquama*, del Triásico superior de Kirghizstan, cuyas prolongaciones han sido comparadas a grandes plumas y los simiosaurios *Megaloncosaurus*, *Drepanosaurus* e *Hypuronector*, extrañas formas presumiblemente arborícolas y comparables en muchos aspectos a los camaleones en sus miembros y cola prénsiles pero con cabezas de ave.

Megaloncosaurus, del Triásico superior del norte de Italia, de unos veinticinco centímetros de largo de largo, posee miembros de dedos oponibles, un cuello largo ligado a un lomo que comienza con vértebras fusionadas, proveyendo un buen punto de anclaje para los músculos cervicales y una larga cola prensil culminada en un agujón. Completamente arborícola y sin dientes en su cráneo de ave, es muy posible que fuera un cazador de cuello veloz que chasqueara su pico sobre los insectos.

Por otro lado, *Drepanosaurus*, era muy semejante, pero medio metro mayor y con un brazo que estaba anclado a una cintura pectoral poderosa, con un codo muy marcado y la mano, en lugar de dedos oponibles, poseía una fuerte garra en forma de gancho. Finalmente, *Hypuronector*, de apenas doce centímetros de largo, hallado en rocas del Triásico superior de Norteamérica, presenta un esqueleto muy grácil y una cola muy desarrollada, en especial en su parte ventral, con el aspecto de una hoja y sus nervaduras, que ha sido propuesto como parte de una estrategia mimética.

Otro linaje de importancia evolucionó en el Pérmico y sobrevivió la gran extinción sin gran mella, el de los **eosuquios** (o younginiformes). Aunque muchos de ellos tenían el aspecto general de lagartija, como *Youngina*, hallado en Sudáfrica, o de lagartos mayores, como *Thadeosaurus*, otros eran más dispares. Los kenyasaurinos, de dedos largos y esternón bien desarrollado, eran de vida terrestre, pero los tangasaurinos, como *Tangasaurus* y *Hovasaurus*, del Pérmico superior al Triásico inferior de Madagascar, con patas palmeadas y cola plana, eran acuáticos.

Dado que su hueso cuadrado carecía de emarginación, se supone que los eosuquios eran sordos, pero probablemente fueran capaces de recibir vibraciones a través de los brazos, la mandíbula y de ahí a la piel innervada por el nervio auditivo (octavo nervio craneano).

Los **saurios**, el único de aquellos grupos de diápsidos que llegó a la actualidad, está compuesto por los arcosauromorfos y los lepidosauromorfos. En este grupo, la columella, una insignificante varilla que no es otra cosa que la versión reducida del hiomandibular que en los peces sostenía a la mandíbula, suspendido entre dos membranas, cobra una función auditiva que se mantendrá en muchos de sus integrantes, incluidos lagartos, cocodrilos y aves. No obstante, en otros el sistema quedará inservible, como en las serpientes, anfisbenas y esfenodontinos, entre otros. En los últimos, por ejemplo, el cuadrado quedó miniaturizado por procesos heterocrónicos (diferencias en los ritmos de crecimiento), mientras que en las serpientes, el mismo hueso creció demasiado en longitud como para sostener una membrana viable.

Entre los diápsidos se destacó particularmente el grupo de los arcosauromorfos entre cuyos integrantes se encuentran hoy los cocodrilos, presuntamente las tortugas, los dinosaurios (capítulo 12) y sus sobrevivientes, las aves (capítulo 13). El grupo incluye muchas formas, tanto fósiles como vivientes, como a los prolacertiformes (como el cuellilargo *Tanystropheus* y el volador *Mecistotrachelos*); los proterosúquidos de morro curvo y los coristoderos, ambos con aspecto de cocodrilos; los eritrosúquidos, peligrosos y ágiles predadores terrestres

con cabezas de más de un metro de largo; los euparkéridos, del tamaño de un gato; los proterocámpsidos, predadores acuáticos semejantes a cocodrilos de cabeza chata, los rincosaurios, herbívoros del tamaño de un cerdo de los que hablaremos en el apartado, los trilofosaurios, pequeños herbívoros de sólidas mandíbulas, probablemente los quelonios o tortugas, y los arcosaurios, de los que hablaremos en adelante.

Los protagonistas arcosauromorfos que vamos a conocer en los próximos párrafos son:

- *Euparkeria*, a quien podemos considerar como el diápsido más cercano a los primeros arcosaurios.
- *Lagosuchus*, el más cercano a los primeros dinosaurios.
- *Herrerasaurus*, uno de los primeros dinosaurios.

La continuidad de la historia de los dinosaurios la estudiaremos en el capítulo 12.

Euparkeria capensis (Fig. 10.15) es nuestro primer ejemplo en la compleja ramificación de formas que constituyó la evolución de los exitosos arcosauromorfos y vivió apenas iniciado el Triásico, hace unos 245 Ma. Fue encontrado en Sudáfrica, entonces sur de Gondwana (África y Sudamérica estaban unidas en aquel entonces) y su estudio nos permite dar un vistazo a los pasos iniciales de la evolución de los diferentes grupos de arcosauromorfos.

Euparkeria no está incluido entre los arcosaurios típicos, pero al ser su pariente más cercano, da una idea de sus principales características. Tenía cerca de sesenta y cinco centímetros de longitud promedio, lo que indica que era pequeño y ágil, con una postura capaz de erguirse en un andar bípedo.

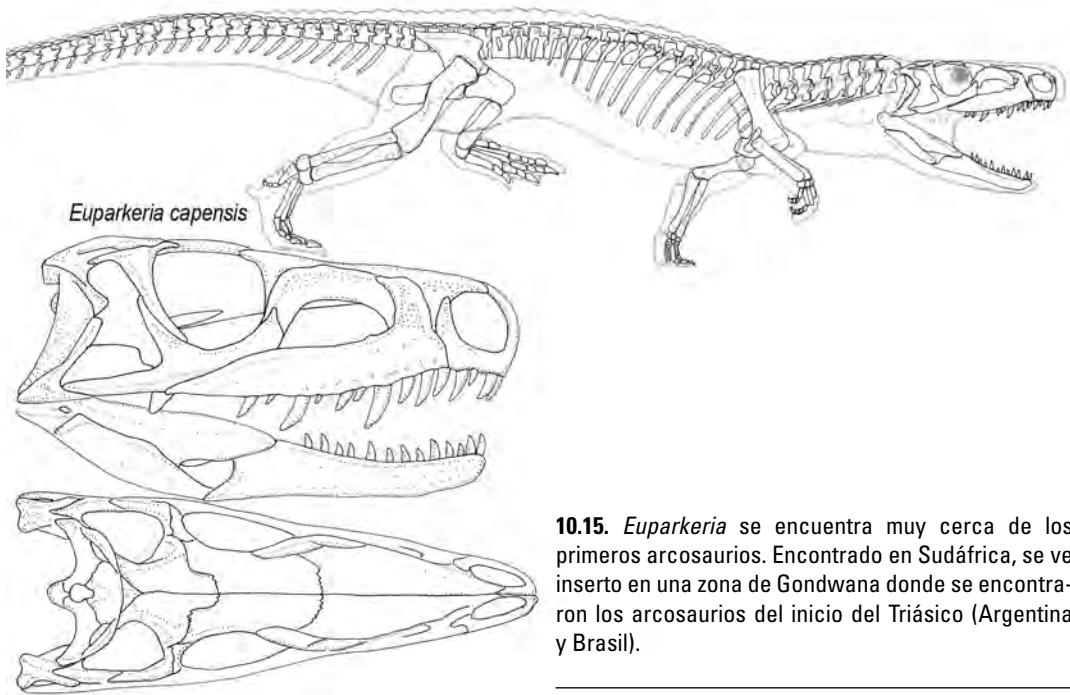
En *Euparkeria* pueden reconocerse importantes características que conservarían luego todos los arcosaurios, entre ellas una abertura a cada lado del cráneo entre el ojo y la nariz conocida como fenestra anteorbitaria, cuya función no es bien conocida ya que en las aves y en los cocodrilos actuales se halla reducida, pero que podría haber estado relacionada a una cámara de aire.

Los dientes colocados en zócalos (como los nuestros) dieron lugar a la denominación de tecodontes (que en latín significa zócalo-diente), nombre que hoy está en desuso como grupo taxonómico pero que se conserva para describir la implantación dentaria.

Euparkeria no parece haber desarrollado un buen oído, que sí se habría desarrollado independientemente en sus parientes, los cocodrilos y dinosaurios.

Reptiles dominantes: los arcosaurios

Este grupo de reptiles es el único de todos los arcosauromorfos que llegó hasta nuestros días con la posible excepción de las tortugas.



10.15. *Euparkeria* se encuentra muy cerca de los primeros arcosaurios. Encontrado en Sudáfrica, se ve inserto en una zona de Gondwana donde se encontraron los arcosaurios del inicio del Triásico (Argentina y Brasil).

Los arcosaurios incluyen a los crurotarsi (fitosaurios, ornitósquidos, raiusuquios, aetosaurios y crocodilomorfos) y a los ornitodiros o avemetatarsales (pterosaurios y dinosauromorfos).

Una moda triásica: La explosión de los bípedos

A principios del Triásico, con la extensión de los desiertos de Pangea, muchos arcosaurios adquirieron la condición bípeda, tal vez en relación al alejamiento del cuerpo del caliente y refractante suelo de las zonas áridas. Algunos, relacionados a los cocodrilos como los raiusuquios, se hicieron bípedos mediante la inclinación de sus caderas, mientras que en los dinosauromorfos y otros parientes de los cocodrilos lo hicieron a partir del desarrollo de una cabeza del fémur ubicada en ángulo recto con respecto al resto del hueso. En ambos casos, las piernas ubicadas directamente bajo el cuerpo fueron el requisito inicial que permitió generar un linaje de bípedos.

Entre aquellos parientes de cocodrilos, las formas bípedas más llamativas son *Effigia*, de Estados Unidos, y *Sillosuchus*, de Argentina. Ambas formas carecían de dientes y se alimentaban de vegetales cortándolos con un afilado pico.

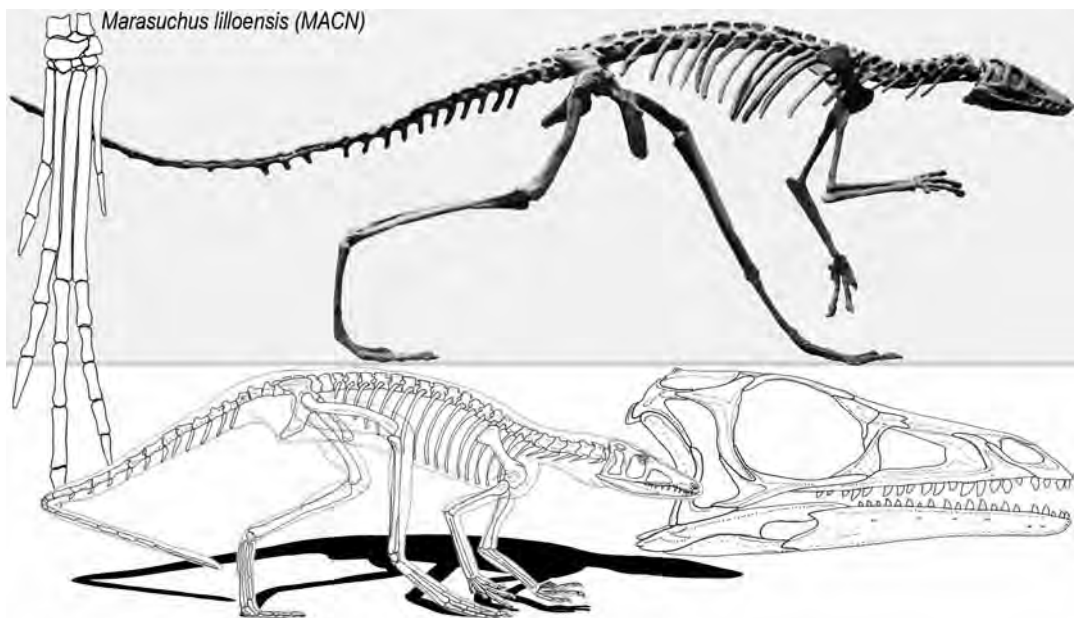
Entre los dinosauromorfos, las formas más frecuentes parecen haber sido insectívoras. Entre ellos destacan *Marasuchus* (y *Lagosuchus*, tal vez sinónimos), *Lagerpeton*, *Pseudolagosuchus*, *Dromomeron*,

Silesaurus, *Eucoelophysis*, *Technosaurus* y *Sacisaurus*. Mientras que los primeros cuatro nombres son de géneros de Argentina, los siguientes son norteamericanos y el último de Brasil. Esto muestra la distribución global del grupo, pero una abundancia en el sur de Pangea.

Aunque el bipedalismo surgió en muchos grupos, incluidos algunos lepidosaurios, los predadores bípedos son menos frecuentes. El modelo, sin embargo, fue explorado hasta el hartazgo por los arcosaurios, tanto cocodrilos como dinosaurios, pero nunca por los mamíferos, a excepción del hombre, para quien los hábitos de cazador se desarrollaron probablemente en forma tardía (ver anexo al capítulo 14).

No obstante, debe marcarse aquí una diferencia fundamental entre ambos tipos de bipedalismo, mientras que el humano involucra una columna vertebral vertical (con todas las complicaciones que eso implica en el organismo, en especial en las articulaciones y pies), en el bipedalismo de los dinosaurios la columna vertebral se mantiene horizontal, con una región dorsal completamente inmóvil. La gran flexibilidad de los dinosaurios se basaba especialmente en el movimiento del largo cuello en "S" heredado de los dinosauromorfos.

Marasuchus lilloensis (Fig. 10.16) es un arcosaurio dinosauromorfo que vivió hace casi 240 Ma, algo posterior a *Euparkeria*. El período de dominancia de los terápodos se cierra durante el Triásico y arcosaurios como *Marasuchus* aprovechan ese espacio. El mejor



10.16. *Marasuchus* es un dinosauroomorfo, por lo que se encuentra en la base del origen y evolución de los dinosaurios. Se caracteriza por una forma grácil y una postura bípeda.

ejemplo para entender que ocurrió en este período es estudiar la fauna de Ischigualasto, donde el drama de la evolución por Selección Natural se presenta en su máximo nivel. Tratamos esto en el apartado “Los dados vuelven a rodar”.

Muchos dinosauromorfos vivían en aquellos tiempos. *Lagosuchus*, *Pseudolagosuchus* y *Marasuchus* podrían ser parte del mismo tazón en sus distintos estadios de crecimiento (ortogenéticos). Sin embargo, es *Marasuchus* el más completo y sobre el que pudieron estudiarse las características del grupo.

Marasuchus tenía un tamaño de menos de 40 cm de largo. Era un reptil grácil que deja imaginar a los dinosaurios bípedos. El hocico era largo con numerosos y pequeños dientes. El largo cuello tenía forma de S y las vértebras mostraban una clara diferenciación por zonas (cervical, dorsal y caudal).

Es posible suponer que eran cazadores veloces que cazaban mediante rápidos saltos y la veloz acción de sus mandíbulas. La eficiencia de este tipo de “movimiento brincado” es elevada y depende de la conservación de la energía cinética que se produce en el salto para escapar en el próximo salto. Esto es posible si se recurre al estiramiento de los tendones de la pierna deformando los huesos para actuar como un propulsor.

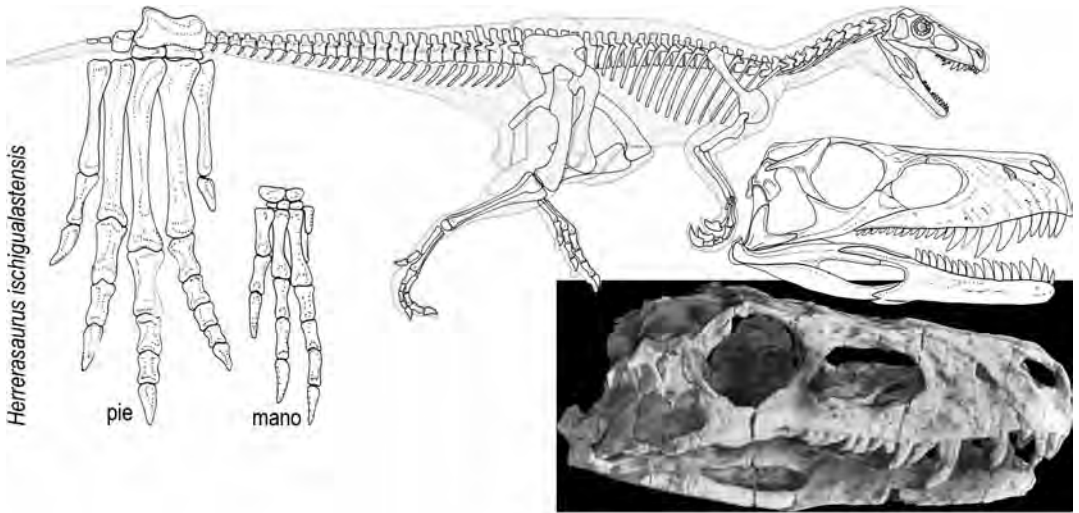
En la fauna de Los Chañares ya se observa que *Marasuchus* posee importantes ventajas sobre los terápsidos con respecto a la forma de movimiento. Estas

ventajas fundamentales, presentes en otros dinosauromorfos, fueron transferidas a los primeros dinosaurios, registrados en rocas de la formación Ischigualasto (unos 10 Ma después).

Grandes hitos identifican a Ischigualasto; los primeros dinosaurios (como *Herrerasaurus*), la última etapa de dominio de los cinodontes, grupo que originaría a poco después a los mamíferos (tal como se mencionó más arriba), algunos de los últimos anfibios laberintodontes y en una flora dominada por la coristosperma *Dicroidium*.

Herrerasaurus ischigualastensis (Fig. 10.17) se encuentra entre los primeros dinosaurios. Era un carnívoro de 4 m de largo y 2 m de altura. Podía moverse en forma bípeda andando en dos patas con postura erguida. Además, el cráneo era angosto y profundo, con dientes grandes y con estrías útiles para cortar carne. Los ojos eran grandes y gracias a la forma del cráneo, le permitía un campo de visión amplio. El cráneo acomodaba fuertes músculos mandibulares.

La postura y el movimiento hacían la diferencia. Los miembros traseros estaban debajo del cuerpo, con los muslos y las patas en el mismo plano, una condición heredada de los primeros dinosauromorfos. Esta configuración provee un sistema de palanca para el movimiento vertical. Es más ágil y veloz que el sistema con los miembros horizontales al costado del cuerpo (la configuración mayoritaria para la época en los terápsidos).



10.17. *Herrerasaurus* es considerado de los primeros dinosaurios junto con otros géneros de Argentina y Brasil. Hoy día se lo ubica al inicio de la evolución de los terópodos (capítulo 12). El cuello de *Herrerasaurus* no estaba alargado. La mano tenía 3 dedos y el pie (5 dedos) era tridáctilo a los efectos del apoyo. Puede considerarse que era un dinosaurio activo, corredor y predador. Por la acumulación de huesos de presas junto con este predador, es probable que hayan cazado en forma cooperativa.

Además, los animales bípedos tienen los brazos libres y la cabeza levantada. El movimiento del cuello les permite girar la cabeza y ver en todas direcciones. Esto introduce nuevas costumbres en el acecho y caza de las presas, las cuales deben ser acompañadas por el desarrollo cerebral. Es posible suponer que, acompañando a la postura, mejoraron la capacidad de cálculo de distancia para hacer saltos e interceptar la trayectoria de la presa en el movimiento.

En tanto, se ha observado que los terápsidos contemporáneos de estos primeros dinosaurios no habían desarrollado una locomoción de eficiencia comparable. No obstante, las formas pequeñas y con caracteres de jóvenes (pedomórficas) desarrollaron una gran cantidad de variaciones en su dentición, paladar y forma del cráneo, muchas de las cuales heredarían los mamíferos. Los cinodontes grandes, en tanto, serían reemplazados por las faunas de arcosaurios del final del Triásico.

Anexo: La evolución en acción

Origen y Diversidad de los reptiles modernos: tortugas, lagartos, cocodrilos y aves

Todos los grupos de reptiles modernos tuvieron su origen en el Triásico. Aunque muchos grupos se extinguieron, la mayoría dejó parientes que llegan hasta el presente. Los reptiles actuales son las tortugas (o Testudines); los lepidosaurios (que incluyen a los escamados –lagartos y serpientes– y a los esfenodontes –tuataras–); los cocodrilos (o Crocodylia) y las aves, los dos últimos integrantes del grupo de los arcosaurios. A continuación hacemos una breve descripción del origen y diversidad de estos cuatro grupos.

1. Tortugas

Las primeras tortugas, como *Proganochelys*, del Triásico de Alemania, tenían aproximadamente la forma y características generales de las actuales. Esto hace que sea muy difícil dilucidar quienes fueron sus ancestros y parientes más cercanos. El evidente éxito de este grupo parece haberse basado en un plan corporal muy conservador, donde la protección constituyó la clave de su desarrollo. A pesar de que las tortugas han dominado ambientes lacustres, fluviales, marinos y terrestres, su estructura corporal general ha logrado sobrevivir a las cambiantes condiciones tanto en tierra como en el agua.

El tórax de las tortugas tiene una coraza dérmica o cobertura protectora compuesta por dos partes; el caparazón o espaldar arriba y el plastrón o peto debajo.

El caparazón está constituido por placas óseas de aspecto regular, mayormente formado por costillas aplanadas unidas a las vértebras y cubierto por una capa epidérmica muy queratinizada (de un material comparable a las uñas) con un dibujo de placas que no coincide con el de las placas óseas.

En las tortugas terrestres la unión entre los elementos es ósea, en las tortugas acuáticas esa unión es ligamentosa.

Las aberturas entre el caparazón y el plastrón han variado en la evolución según la forma de mover las patas y plegar el cuello. Una de las características más llamativas es que, a diferencia del resto de los tetrápodos, donde la cintura pectoral se halla por fuera (encima) de las costillas (lo que podemos comprobar tocando nuestro omóplato), en las tortugas han pasado a desarrollarse del lado interno de las costillas, que forman el caparazón.

En relación al ocultamiento de la cabeza y cuello, la mayor parte de las tortugas (excepto las marinas) poseen un cuello muy especializado, lo que se aprecia en la novena vértebra del cuello, que se alargó convirtiendo en cuello tres vértebras de la espalda.

En las tortugas modernas el cuello se retrae de dos formas y ambas fueron desarrolladas con posterioridad a este período. Las tortugas terrestres y marinas se conocen como criptodiras (de *kryptos*, oculto). Las primeras tienen la capacidad de retraer el cuello y cabeza al interior del caparazón mediante una articulación vertebral en el plano vertical. Las tortugas de laguna, en cambio, pliegan el cuello en forma lateral, acompañando la curvatura del caparazón. Se piensa que los dos grupos actuales de tortugas evolucionaron a fines del Jurásico.

El cráneo de las tortugas es pequeño pero compacto, no tiene movilidad en el hueso cuadrado (a diferencia de los lagartos) y no tiene aberturas en la región temporal (detrás de los ojos), aunque pueden tener amplias excavaciones entre los huesos escamoso y parietal. Esto, sumado a evidencias fósiles ha cuestionado recientemente el origen de las tortugas.

El origen del grupo sigue siendo un misterio en nuestros días. Tradicionalmente, partiendo de la clasificación basada en la falta de ventanas en la zona temporal del cráneo, se lo ha considerado dentro de los anápsidos, junto con otros grupos fósiles (como los millerosaurios, procolofónidos y pariasaurios, ver "El suceso de los diápsidos").

De hecho, una propuesta lo liga a formas miniaturizadas y con escudos del último grupo. Sin embargo, la evidencia molecular lo une a los diápsidos.

En años recientes, se ha postulado que las tortugas podrían ser diápsidos que perdieron sus ventanas temporales, un proceso que puede verse también en otros fósiles como el esfenodonte herbívoro *Kaikaifilusaurus* con quien comparte la presencia de un pico y el hueso cuadrado fijo.

Esta idea, sostenida por los paleontólogos Rieppel y De Braga, plantea que las tortugas son parte de los arcosauromorfos, un grupo de diápsidos al que pertenecen también los arcosaurios. Sus parientes fósiles son aun desconocidos, como lo son en realidad una gran cantidad de miembros de este grupo increíblemente diverso.

Una de las tortugas más antiguas es *Palaeochersis*

talampayensis (Fig. 10.18), del Triásico Superior de la Formación Los Colorados (210 Ma) en La Rioja, Argentina. Se encontraron más de 15 esqueletos articulados, arrastrados por un antiguo flujo de barro. En los alrededores se observan rocas que corresponden a dunas depositadas por vientos en un ambiente árido y entre las que podían formarse espejos de agua de corta duración. Esto sugiere un clima árido marcado por estacionalidades, coherente con el clima global de aridez y desertificación que podía observarse al final del Triásico.

La forma de las patas (tenían cuatro dedos) sugiere que *Palaeochersis* era de costumbres terrestres. La estructura de sus vértebras cervicales impedía a *Palaeochersis* retraer el cuello dentro del caparazón. Mientras que en las tortugas más antiguas el cuello estaba protegido mediante púas óseas, en *Palaeochersis* el caparazón se extiende hacia delante protegiendo el cuello.

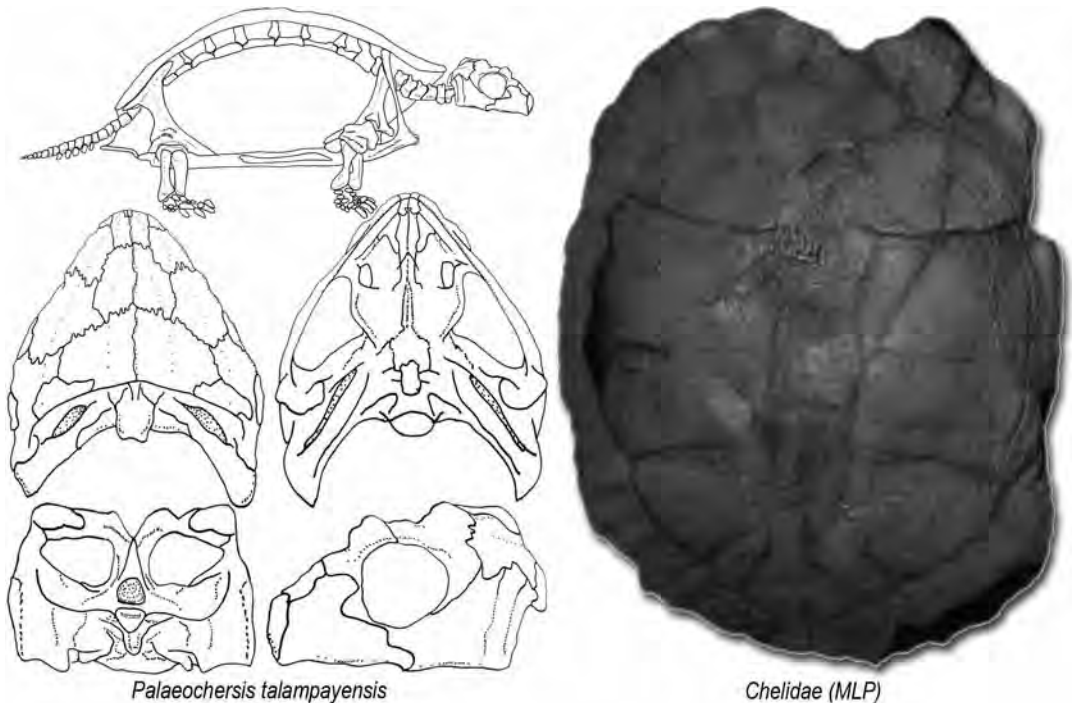
Algunas otras características de las tortugas incluyen la ausencia de dientes (aún en la mayor parte de las fósiles, con excepción de *Odontochelys*, una tortuga marina del Triásico de China), cuyas características cor-

tantes fueron reemplazadas por un pico. Su tasa metabólica baja les asegura una baja necesidad de oxígeno. Sin embargo, dado que orinan en forma líquida, no tienen tanta autonomía para las regiones áridas como los lagartos. Otra diferencia con los mismos es que ponen huevos cuyo mineral formador es la aragonita, no la calcita.

2. Lepidosaurios

Los lepidosaurios forman uno de los grupos más diversos de reptiles vivos (unas 7.500 especies). Incluyen formas de microvertebrados con un cráneo de un centímetro hasta megavertebrados con cráneos de un metro de largo. Algunos lepidosaurios planean, trepan, nadan, se arrastran, corren a cuatro patas o a dos. Pueden vivir en climas cálidos, templados, fríos, desiertos, sobre los árboles o bajo tierra. Pueden exhibir colores miméticos o brillantes para atraer a su pareja; reproducirse por partenogénesis, y poner huevos o parir a sus crías vivas. Algunos se alimentan de plantas, insectos u otros vertebrados, para lo que algunos gene-

10.18. Las tortugas muestran una evolución muy lenta y estable desde el Mesozoico. El esqueleto y cráneo es una reconstrucción de *Palaeochersis talampayensis*.



ran venenos o disparan la lengua. Pueden deglutir presas voluminosas y almacenar reservas.

Aunque el grupo que les dio origen, el de los diápsidos lepidosauromorfos tuvo un importante capítulo Pérmico donde abundaban formas caminadoras (como *Paliguana* y *Saurosternon*) y planeadoras (como *Kuehneosaurus* e *Icarosaurus*), los lepidosaurios se han rastreado en el registro fósil desde el Triásico. Los lepidosaurios fueron poblando el supercontinente de Pangea, en forma simultánea a la diversificación de los dinosaurios.

Incluyen actualmente grupos muy diferentes entre sí (por ejemplo, tuataras, serpientes y lagartos). Al ser diápsidos, sus cráneos poseen dos barras óseas y dos ventanas a cada lado, por donde pasa la musculatura masticatoria. A pesar de que entre sus integrantes se hallarían grandes dragones marinos como los mosasaurios (habitaron los mares entre 90 y 65 Ma como veremos en el capítulo 11) y grandes lagartos terrestres como el actual dragón de Komodo y su pariente extinto *Megalanía*, la mayoría de sus formas no llegaban al metro de largo.

Los lepidosaurios, originados al mismo tiempo que los mamíferos, los dinosaurios y las tortugas, se dividen en dos linajes principales: los esfenodontes, muy numerosos entre el Triásico y mediados de la era Mesozoica, y los escamados (lagartos y serpientes), con un registro fósil que se inicia a fines del Triásico con el pequeño *Tikiguania*, de la India.

Los esfenodontes fueron muy numerosos entre el Triásico y Jurásico, tras lo cual declinaron en el hemisferio norte. Hoy apenas sobrevive un género con dos especies, *Sphenodon*, conocido como “tuatara”, restringido a Nueva Zelanda. Aunque siempre ha sido considerado como un “fósil viviente”, un término con connotaciones erróneas sobre el que ya hemos hablado, hoy sabemos que en realidad el tuatara es un tipo de esfenodonte muy particular, distinto de sus parientes fósiles. “Tuatara” (que significa “lomo pinchado”, en lengua maorí, y cuyo nombre científico es *Sphenodon punctatus*) es un reptil predador vespertino a nocturno que habita algunas islas del archipiélago de Nueva Zelanda y no es un esfenodonte típico. Es una forma particular periantártica de gran tamaño, en la que se desarrollaron barras de hueso a los costados del cráneo que permitieron ajustar la mordida con la precisión y fuerza necesarias para alimentarse no solo de insectos sino también de pequeños vertebrados.

En general, los esfenodontes fueron muy abundantes y diversos durante el Mesozoico, incluyendo formas insectívoras, carnívoras, piscívoras, herbívoras y frugívoras, con escudos óseos; cuerpos alargados de nadado-

res y hocicos angostos de pescadores. Los esfenodontes fueron abundantes en toda la Era Mesozoica. Hubo tanto formas acuáticas (pleurosáuridos, paleopleurosáuridos y safeosaurios) como terrestres (clevosaurios, de gran distribución mundial; homeosaurios, de miembros largos, presuntamente caminadores; esfenodontinos, de alimentación carnívora a insectívora, algunos presuntamente ponzoñosos y los eilenodontinos herbívoros). El éxito evolutivo expresado en el número de especies y la disparidad morfológica que el registro de los esfenodontes refleja importantes especializaciones anatómicas y dietarias.

Los esfenodontes, en especial las formas avanzadas, comparten movimientos mandibulares hacia delante y atrás (propalinalidad), en la que la mandíbula se desliza adelante y atrás encarrilada entre los huesos maxilar y palatino y que provee a estos reptiles de una poderosa herramienta de corte capaz de seccionar huesos de vertebrados.

Para el Cretácico temprano (entre 145-100 Ma), los hallazgos se reducen a pocos restos en Gondwana (África) y Laurasia (América del Norte, Europa), extinguiéndose en este último continente a principios del Cretácico superior, tal vez en relación a la explosiva expansión de los escamados, (lagartos y serpientes). Sin embargo, el descubrimiento de la localidad fosilífera La Buitrera, en el noroeste de la Patagonia, proveyó abundantes esqueletos completos de un grupo de grandes esfenodontes herbívoros (Fig. 10.19) que convivieron con el dinosaurio carnívoro *Giganotosaurus* de catorce metros de largo, saurópodos titanosaurios, pequeños dinosaurios carnívoros de hocico largo, cocodrilos terrestres omnívoros araripesuquios, serpientes con restos de patas y abundantes mamíferos insectívoros de pequeño tamaño que vivieron en todo el mundo durante el Mesozoico: los driolestoideos.

Más esfenodontes cretácicos se hallaron en rocas del final del Cretácico en el norte patagónico (67 Ma). Es muy posible que los esfenodontes hayan sido diezmados por la extinción de fines del Cretácico, la que eliminó a los dinosaurios no avianos. La misma debió reducir notablemente a los esfenodontes, sobreviviendo solo aquellos con una inusual tolerancia a las zonas frías, como *Sphenodon*, capaz de vivir cómodamente a doce grados centígrados, temperatura imposible para cualquier otro lepidosaurio.

Los escamados. El otro grupo de lepidosaurios son los escamados (lagartos y serpientes). Los escamados poseen cráneos muy móviles, donde tanto la articulación entre los huesos frontales y parietales, y el hueso cuadrado en el que articula la mandíbula les permite variar la forma de la cabeza al engullir una presa, característica



Kaikaifilusaurus avelasi

10.19. *Kaikaifilusaurus avelasi* es el mayor y mejor conocido de los esfenodontes cretácicos, representado por docenas de esqueletos provenientes de La Buitrera, Río Negro. A la izquierda, una reconstrucción por S. Reuil. A la derecha, cráneo de kaikaifilosaurio en vista lateral mostrando el impresionante pico y la región temporal (detrás del ojo) tapada por una lámina continua de hueso.

que se hace extrema en las serpientes. Los escamados presentan diversos tipos dentarios: los pleurodontes (sus dientes se apoyan en un surco en la cara interna de las mandíbulas) y los acrodontes (los dientes se hallan adheridos al hueso dentario de la mandíbula).

Los escamados se originaron en el mismo momento que los esfenodontes, en algún momento entre el Triásico inferior y medio. No obstante, no fueron ampliamente registrados sino hacia el Jurásico y Cretácico. Desde el Jurásico, distintos grupos de iguanas vivieron en Sudamérica y Asia. A inicios del Cretácico superior, grupos de lagartos se fueron haciendo comunes entre Asia y Norteamérica, originando linajes herbívoros y carnívoros. Entre los ligados a los varanos, que aún viven en Asia y África, hubo formas marinas carnívoras (egualosáuridos y mosasaurios) que alcanzaban hasta quince metros de longitud.

Una diferencia notable entre los lagartos y los esfenodontes es que en los primeros existen muchos puntos del cráneo capaces de cierta movilidad, lo que se conoce como cinetismo y permite al lagarto cambiar levemente la forma de la cabeza al capturar una presa o tragarla, una característica heredada y ampliada en las serpientes.

Aunque en el Hemisferio Norte los escamados reemplazaron a los esfenodontes a inicios del Cretácico superior, esto no fue así en el sur. Los abundantes esfenodontes, en general de gran tamaño, compartían su hábitat con serpientes cazadoras y pequeñas iguanas insectívoras. Luego de la extinción del Cretácico, la mayor parte de los esfenodontes fueron devastados y ya en el Cenozoico los escamados radiaron en múltiples formas. Las serpientes, incluyendo formas gigantes como las madtsoias de más de 15 metros de longitud,

se hallarían entre los predadores tope de las cadenas alimentarias sudamericanas durante el Cenozoico.

Volviendo a los orígenes de los escamados, es evidente que para fines del Triásico las primeras formas ya se habían diversificado en ambos hemisferios. De hecho, antes de fines del Jurásico y la ruptura de Pangea, al menos tres de sus grupos principales (iguanios, escincomorfos y anguimorfos) ya se habían diferenciado y distribuido por el mundo. Dado que con excepción de los iguanios, todos los escamados han mostrado una tendencia al alargamiento del cuerpo y la pérdida de los miembros, resulta difícil saber cuál de ellos habría originado a las serpientes.

Los iguanios incluyen a las agamas del viejo mundo, los camaleones más gondwánicos y los iguánidos sudamericanos, que habrían alcanzado tardíamente Centroamérica y Norteamérica y los de Madagascar (oplurinos) que habrían permanecido en su área original. Aunque se ha debatido mucho acerca del origen de los iguanios, el reciente descubrimiento en el Triásico de *Tikiguania* y en el Jurásico de *Barathagama*, ambos en la India, así como la distribución actual del grupo en el Hemisferio Sur respaldan un origen gondwánico (o al menos de la región sur de Pangea).

Aunque tradicionalmente han formado un grupo distintivo e independiente de todo el resto de los escamados, el discutido análisis de Vidal y Hedges los agrupa con los anguimorfos y las serpientes.

Los escincomorfos incluyen lagartos acorazados registrados desde el Jurásico Medio al Cretácico inferior del Hemisferio Norte. De todos los grandes grupos de escincomorfos solo los paramacelódidos se han extinto, mientras que los restantes (cordiloideos, escincoideos, lacertoideos y teioideos) siguen hoy con nosotros. La

presencia de paramacelódidos en África sugiere que evolucionaron antes de la separación de Laurasia y Gondwana. Entre los escincomorfos se hallan los teioideos, lagartos grandes y activos, de tamaño y hábitat variado, característicos de toda América, que incluyen a los téidos.

Tradicionalmente, los téidos se han relacionado a los lacértidos o lagartos europeos y éstos a los escincoideos. No obstante, la filogenia de Vidal y Hedges los posiciona como grupos cercanos pero no hermanos y la de Conrad incluye a las serpientes entre los escincoideos, y todos ellos junto a los lacertoideos y cordiloideos.

Mientras que los lagartos téidos del Cretácico inferior de Norteamérica incluían dientes complejos de cúspides múltiples, la radiación asiática incluye formas que podrían haber originado a las anfisbenas ("viboritas de dos cabezas"). Es posible que durante el Cretácico superior hayan vivido también en Sudamérica, donde hoy permanecen abundantes y mostrando formas raras como las especies partenogenéticas del género *Cnemidophorus* o los extraños gimnoftálmidos o microtéidos, que incluyen formas ápodas y subterráneas, que viven tanto en desiertos, como en las yungas o pampas de altura de los Andes.

El otro gran grupo de lagartos es el de los **anguimorfos**, que incluyen a los ánguidos o "viboritas de cristal" y los varanos o monitores, así como los grandes mosasaurios marinos del Cretácico. Se conocen en abundancia desde el Jurásico Medio del Hemisferio Norte e incluyen muchísimas formas, de las que se han extinto los necrosáuridos y los mosasaurioideos, lagartos marinos extintos de gran tamaño, con paletas natatorias y dientes acanalados de los que hablaremos en el próximo capítulo.

Aunque las serpientes han sido incluidas en este grupo por diversos autores, existen fuertes evidencias que ponen esto en duda.

Los geocos, lagartos generalmente pequeños de distribución global y habitantes de desiertos y selvas, son poco conocidos como fósiles. Entre sus rarezas figuran ojos grandes de pupilas verticales y láminas en los extremos de los dedos que les permiten caminar por superficies verticales y lisas.

Para Vidal y Hedges se hallan entre las primeras formas de lagartos, un concepto muy discutido.

Las anfisbenas o "víboras de dos cabezas", con cráneos sólidos y dientes poderosos, carecen de miembros (a excepción de *Bipes* que conserva los brazos) y viven en túneles construidos por ellas mismas. También tienen reducido su pulmón derecho y los ojos. Viven en África y Sudamérica, con unas pocas en Europa y Norteamérica. Se conocen pocos fósiles del Cenozoico Temprano de

Europa y Norteamérica, con registros discutidos del Cretácico Inferior de Uzbekistán y Mongolia. El otro gran grupo ápodo (los dibámidos), incluye formas excavadoras con oídos atrofiados y ojos cubiertos de México e Indonesia.

Dado que su anatomía se ha transformado profundamente a lo largo de la evolución, han sido clásicamente muy difíciles de ubicar. Para Vidal y Hedges se hallan formando un grupo con los lacertoideos y para Conrad con los escincoideos y muy próximos a las serpientes.

Uno de los grupos más numerosos y a la vez más conflictivos de lepidosaurios es, justamente, el de las serpientes. Aunque es difícil saber quienes fueron sus parientes más cercanos, las serpientes se originaron entre fines del Jurásico e inicios del Cretácico, haciéndose recién frecuentes a mediados de este período. Las primeras serpientes conservaban, por supuesto, restos de sus miembros posteriores, que recién desaparecieron en las víboras y culebras, pero que aún conservan hoy las boas, escolecofidias (serpientes gusano) y anilioideas (serpientes de franjas). Parecen haberse originado en Gondwana entre fines del Jurásico y principios del Cretácico y hoy sus 2.700 especies se dividen en dos agrupaciones: las escolecofidias y las aletinofidias. Las primeras son pequeñas, ciegas y subterráneas, de cráneos sólidos y rudimentos de cintura pélvica pero las aletinofidias incluyen a todas las demás serpientes (boas, culebras, crótalos, etc.).

A pesar de que han sido estudiadas hasta en sus ínfimos detalles, hay un profundo desacuerdo sobre qué son las serpientes, es decir, qué grupo de lagartos las originó. Mientras que tradicionalmente se las consideraba emparentadas a los varanos y mosasaurios, en los últimos años nueva evidencia apunta hacia los escincoideos o hacia los ánguidos, ambos grupos con numerosos integrantes ápodas.

Najash rionegrina, una pequeña serpiente fósil de principios del Cretácico superior, provista de miembros posteriores bien desarrollados y anclados a la columna vertebral por la región sacra, ha demostrado ser una de las más primitivas conocidas. Esta forma vivió en tierra a la sombra de los mayores dinosaurios de América del Sur.

Ligada a las primeras aletinofidias se encuentra *Dinilysia patagónica*, hallada en rocas del Cretácico superior del norte de la Patagonia. Aunque muy completos, sus materiales articulados no han mostrado la presencia de miembros posteriores.

Las primeras aletinofidias eran formas como las actuales anilioideas (por ejemplo *Anilius*, *Cylindrophis*, *Uropeltis* y *Anomochilus*) de Sudamérica y el sudeste asiático, que sólo pueden expandir sus bocas modera-

damente. Las boas o las culebras, son parte del grupo de las macrostomadas (“boca grande”). Estas serpientes han desarrollado numerosas características que elevan su cinetismo o movilidad craneana.

Las macrostomadas se originaron bastante tempranamente en la historia de las serpientes y presentan adaptaciones acuáticas (*Pachyrhachis*, *Haasiophis* y *Podophis*, Fig. 10.20). Como los fósiles marinos se preservan mejor que los continentales, se han conocido varias especies de estas primeras macrostomadas marinas antes de hallar serpientes terrestres muy antiguas. De hecho, aunque no fueron las primeras que existieron, las paquiófidas están entre las más antiguas halladas, ya que provienen del límite entre el Cretácico inferior y superior de Medio Oriente, norte de África y Europa Oriental.

Todo indica que las serpientes se habrían originado en algún momento del Jurásico superior y la mayoría de los grupos principales habrían divergido ya para el Cretácico inferior.

Las serpientes comparten con los varanos una lengua bífida que toma sustancias químicas volátiles del aire y las acerca a dos aberturas del órgano de Jacobson en el techo de la boca. No obstante, comparten también esta característica con los téidos, lo que es consistente con un parentesco con ellos y los lacértidos. Las boas tienen a los lados del rostro receptores térmicos, las “fosetas loreales”, con las que perciben el calor de las presas. Aunque sordas, las serpientes captan las vibraciones del suelo a través de la mandíbula.

Al inicio del Cenozoico, las serpientes se distribuyeron por los Trópicos dando lugar a las boas grandes, macrostomadas que pueden sobrepasar los diez metros de longitud y conservan rudimentos de los miembros posteriores. En ese momento aparecieron en otro grupo de macrostomadas especializaciones de inoculación de un veneno producido por glándulas salivales modificadas. A la vez, los dientes acompañaron ese desarrollo generando distintos modos de inoculación. Hacia el Cenozoico superior surgieron las víboras, un grupo de serpientes venenosas entre las que se cuentan los crótalos, expertas cazadoras de mamíferos. Junto con ellas surgieron las culebras, que constituyen hoy las dos terceras partes de las serpientes actuales y toleran amplios rangos de temperatura.

Las serpientes han tenido mucha importancia en la historia de la Humanidad. Desde que nuestros ancestros huían por las ramas de la poderosa *Gigantophis*, muchos humanos han asimilado un odio ancestral hacia ellas, que redundó en la destrucción de muchas serpientes inofensivas, principalmente culebras, y hasta lagartos ápodos. Las serpientes representan el peligro, el mis-



10.20. *Podophis*, una serpiente con patas proveniente de sedimentos marinos del Cretácico.

terio y el saber médico desde la antigua Najash de la Biblia, y a través de la serpiente que robó la inmortalidad a Gilgamesh, conectándose con Quetzalcoatl en Centroamérica y Cai-Cai y Tren-Tren, en la Patagonia argentina.

3. Cocodrilos

Hoy día los cocodrilos son un pequeño grupo de veintitrés especies, todos integrantes de un único grupo, los eusuquios, que viven en aguas dulces a saladas en los trópicos. Sin embargo, los cocodrilos son arcosaurios (y por ello diápsidos), que se originaron en la misma época que los dinosaurios (durante el Triásico) a partir de ancestros comunes.

El modo de vida de los cocodrilos actuales (predadores acuáticos que cazan por emboscada) no es nuevo. Fue mucho antes explorado por anfibios, amniotas anápsidos y hasta por arcosaurios no cocodrilos como *Chanaresuchus bonapartei* (Fig. 10.21) proveniente de Ischigualasto y los fitosaurios del Hemisferio Norte. De hecho, la mayoría de los cocodrilos que existieron en la historia de la vida fueron predadores terrestres, mayormente oportunistas, pero sin duda cazadores movedizos, capaces de recorrer mucho terreno por día gracias a miembros largos y escudos reducidos.

Muchas de las características que apreciamos como

típicas de los cocodrilos, como un paladar secundario desarrollado (que le permite, como a nosotros, respirar mientras come), el cráneo chato y una peculiar articulación de las vértebras, son en realidad propias de un pequeño grupo de cocodrilos originados a fines del Cretácico (los mencionados eusuquios).

Sin embargo, otras características siguieron presentes desde sus primeras etapas, en particular la articulación del tobillo (de tipo crurotarsal), que pasa entre los dos huesos que la forman (astrágalo y calcáneo), y que dan al grupo su típico modo de caminar.

Los primeros cocodrilos tenían miembros muy largos y delgados, con huesos huecos, se presume que eran corredores, entre ellos se encuentran los llamados esfesuquios y protosuquios.

Algunos, como *Gracilisuchus*, debieron ser verdaderos guepardos reptilianos.

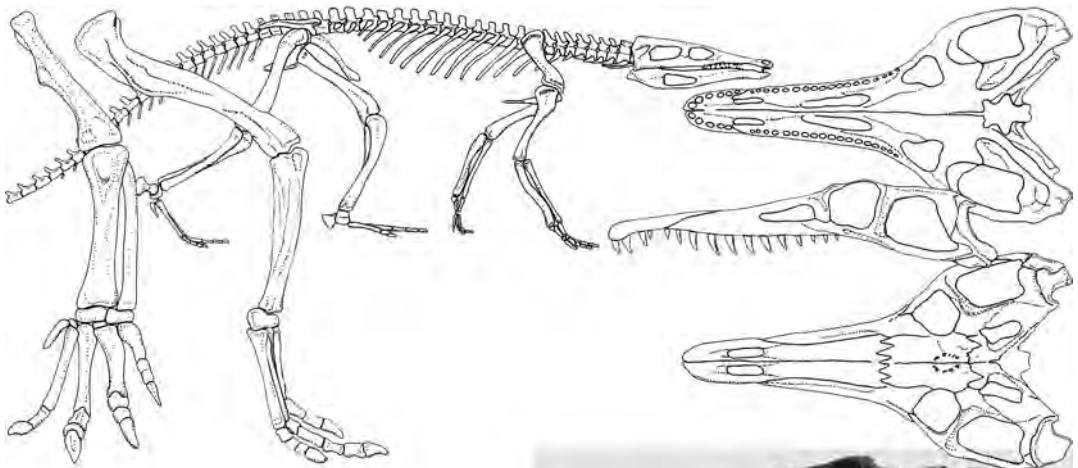
Entre los grupos que siguieron se hallan formas marinas muy especializadas (talatosuquios) y formas terrestres en general no muy grandes (notosuquios). Este último es el grupo más importante para el Hemisferio Sur. En relación a su modo de vida terrestre tenían una postura alta y los escudos de la espalda reducidos a unas pocas hileras que no dificultaban la movilidad (Fig. 10.22).

Integrantes de ese grupo se han constituido, junto con las aves fororrácidas, las serpientes madtsóidas y

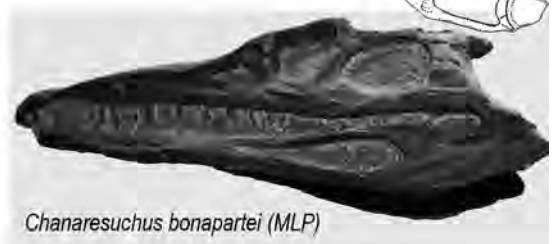
los marsupiales boriénidos, como los mayores predadores terrestres del Terciario sudamericano. De hecho, los grandes cocodrilos sebecosuquios, cazadores terrestres de varios metros de longitud, con patas largas y ubicadas bajo el cuerpo, fueron en algún momento el tope de la cadena alimenticia en Sudamérica.

Sin embargo, los únicos cocodrilos que han sobrevivido hasta nuestros días son los del grupo de los neosuquios, originados en el Cretácico y que incluirían grandes cocodrilos acuáticos como *Deynosuchus* y los goniofólidos. La anatomía de los neosuquios muestra un cráneo triangular, bajo y alargado, con el hocico angosto, con dientes cónicos y pesados propios de un carnívoro. Los dientes estaban bien separados de los vecinos y el reemplazo era en forma alternada. Muchos de aquellos primeros neosuquios (incluyendo los dirosáuridos), eran mayormente acuáticos y se alimentarían de peces y pequeños anfibios.

Los cocodrilos modernos (eusuquios) no son entonces, como se piensa, fósiles vivientes sin cambio desde la época de los dinosaurios. Por el contrario, se trata de un grupo dinámico que ha heredado de sus ancestros un cráneo de tipo diápsido, muy ornamentado y de poca movilidad (con el hueso cuadrado fijo), con dientes bien insertos en alvéolos (tecodontes), con un cuerpo cubierto de placas o escudos y un estómago protegido por costillas abdominales (gastralía). Poseen un paladar secundario



10.21. *Chanaresuchus* es uno de los primeros arco-saurios. Aunque no es un cocodrilo, muestra una estructura de cuerpo convergente respecto a los cocodrilos ancestrales.



Chanaresuchus bonapartei (MLP)



Araripesuchus patagonicus

10.22. El cocodrilo terrestre *Araripesuchus* se conoce a partir de restos provenientes tanto de Níger, Brasil y Madagascar. En Argentina, se han descrito materiales de Neuquén (*Araripesuchus patagonicus*) y abundantes especímenes en Río Negro (*A. buitreaensis*), como los que se ilustran en la imagen, articulados (en el centro) y con sus placas en posición (a la izquierda).

dario que les permite respirar mientras se alimentan y que conecta a la tráquea con fosas nasales ubicadas en lo alto del hocico. Un tipo de vértebras semejantes a las de las serpientes o a las colas de los dinosaurios titanosaurios les permite moverse con soltura en el agua, medio en el que pasan la mayor parte del tiempo y donde se aparean mediante fecundación interna. No obstante, desovan en tierra.

Los eusuquios se diversificaron al final del Cretácico en tres familias: los gaviales, aligatores y cocodrilos. Los primeros forman la familia Gavialidae y viven hoy en Asia (India e Indochina) y se hallaban antiguamente distribuidos también por Sudamérica (Argentina, Colombia y Brasil). Llegaron a alcanzar los 6 metros de longitud, con cráneos de más de 1,5 metros. Sin embargo, su hocico largo y fino y la dentición homodonte, donde los dientes inferiores entran en el maxilar al cerrar la boca, los delata como piscívoros de aguas turbias. En éstas, un largo hocico es fundamental pues permite acercarse a la presa sin que ésta capte un gran cuerpo moviéndose en las cercanías.

La familia de los aligatóridos está formada por los conocidos como caimanes o yacarés, cocodrilos de hocico corto, en los que los dientes inferiores entran en el maxilar al cerrar la boca y no se aprecia el cuarto diente mandibular. Antiguamente los conquistadores españoles los conocían como “el lagarto” (de allí la palabra “aligátor”).

Los aligatóridos se conocen por capas de inicios del Cenozoico (55 Ma) de la Argentina (Chubut y Mendoza).

Son casi exclusivamente americanos y alcanzan hoy hasta 5 metros de longitud. Sin embargo, una forma afín que vivió hace apenas 5 Ma en el Amazonas, conocido como *Purusauros brasiliensis*, podía sobrepasar los 15 metros. Hoy sus formas incluyen al aligátor del Mississippi, que habita las aguas dulces del sureste de los Estados Unidos especialmente pantanos y hasta marismas salobres y el yacaré negro (de hasta 3 metros de largo) que habita las aguas dulces del sur de la selva amazónica y paranaense. Cohabita con su pariente, el yacaré ñato o de hocico ancho, que es un poco mayor y más esbelto. Finalmente, el gran caimán negro, de hasta 5 metros de largo, que habita las aguas dulces del norte de América del Sur, de carácter agresivo, preda muchas veces sobre grandes mamíferos, incluyendo humanos.

Los crocodílidos, que alcanzan hasta 10 metros de largo, tienen una distribución generalizada en los trópicos (Centroamérica, Asia, Australia, África, Filipinas), con un hocico puntiagudo y dientes de la mandíbula que al cerrar la boca quedan alternados con los dientes superiores, permaneciendo el cuarto diente inferior siempre visible. Entre estos se hallan los cocodrilos más agresivos y, aunque no suelen atacar a humanos, rara vez huyen. El cocodrilo americano, de hasta 6 metros de largo, habita el litoral Atlántico desde sur del Golfo de México y Antillas, hasta Venezuela y el Pacífico en la costa de América Central hasta Tumbes. Otras formas son el cocodrilo africano, el marino australiano y el marino cubano, que regulan el equilibrio de sales con una glándula especial.

4. Aves

Este formidable grupo de reptiles, alguna vez conocidos como "dinosaurios glorificados", constituyen hoy un conjunto muy diverso, que habitan todos los climas. Muchos de sus linajes se han extinto (como las confuciosornitidas, enantiornitas y hesperornitiformes) pero otros muchos son sobre vivientes (struthioniformes, tinamiformes, galliformes, anseriformes y muchas otras) y se las agrupa con el nombre de neoaves. Las aves son materia de estudio en nuestro capítulo 13.

El problema para definir qué es un ave, es que la mayor parte de los caracteres que clásicamente las han definido sabemos hoy que ya estaban presentes en sus ancestros, como las plumas (en oviraptores y velociraptores), los huesos huecos (en todos los dinosaurios carnívoros, pterosaurios y algunos cocodrilos), la pérdida de dientes, el pigostilo o huesito caudal, el huesito de la suerte (fúrcula) y, probablemente, el vuelo. Entonces, si todos los caracteres que tradicionalmente definían a un ave se encuentran en realidad más ampliamente distribuidos ¿qué es un ave?

Bueno, a veces es necesario recurrir no a unos pocos caracteres sino a un vasto conjunto. Es decir, aunque apenas dos o tres caracteres diferencien a un *Archaeopteryx* (considerada como la primer ave) de un *Caudipteryx* (o de cualquier otro dinosaurio maniraptor), el conjunto describe bien a un ave. Si bien es fácil diferenciar a las aves de otros vertebrados actuales, esto es porque los linajes intermedios se han extinto. Las aves son los únicos dinosaurios que sobrevivieron a la extinción y, por ello, los únicos vertebrados actuales que poseen hoy plumas que les permiten tanto volar, como aislamiento climático y comunicación visual; otras plumas modificadas les permiten nadar, permanecer impermeables, producir sonidos, camuflarse, percibir el entorno como los bigotes de un mamífero y hasta canalizar la audición. Además, las aves poseen un pico edéntulo, desove externo y exhiben un particular y complejo cuidado parental y comportamiento reproductivo.

Aunque todo el linaje de los reptiles posee una visión envidiable, en los dinosaurios avianos esto se halla potenciado y pueden ver con gran precisión y en colores. También, como parte de su condición reptiliana, poseen glóbulos rojos con núcleo, un hueso único del oído medio (columella o columnilla), un cóndilo occipital único (los anfibios y los mamíferos poseemos dos) y abundantes escamas en las zonas sin plumas, como las patas.

En las aves, las extremidades anteriores han sufrido múltiples transformaciones. Como en otros dinosaurios, los dedos más externos se han atrofiado, por lo que las

alas se basan en la cubierta de plumas. A la vez, como parte del linaje de los maniraptores, las aves han experimentado a lo largo de su evolución un casi grotesco agrandamiento del brazo, y en particular de la mano, que se pliega sobre el antebrazo mediante un hueso de la muñeca (carpal) en forma de media luna.

En el caso de las extremidades posteriores, también ocurre una pérdida de los dedos más externos, en tanto el quinto dedo ya ha desaparecido y el primero se posiciona en la parte posterior de la pata, opuesto a los otros tres.

Una de las características más llamativas de las aves es la gran diferencia en su modo de respirar. El aparato respiratorio no consta solo de pulmones y diafragma sino también de un sistema de sacos aéreos formado por bolsas de paredes delgadas y textura escamosa, casi desprovistas de vasos sanguíneos. Se distribuyen por el cuerpo como una prolongación de los pulmones e invaden algunos huesos y órganos, uniéndose a los pulmones mediante tubos muy delgados. Algo semejante se halla presente en los camaleones, en los que les permite hinchar el cuerpo en una maniobra intimidatoria.

Los sacos aéreos se llenan y vacían con cada inspiración y espiración, pero no ocurre allí intercambio gaseoso como en los pulmones. Los sacos ayudan en la respiración, en la refrigeración durante el esfuerzo muscular que conlleva el vuelo y, por supuesto, hacen a su portador mucho más liviano en relación a su tamaño. A diferencia de los mamíferos, donde la respiración consta de un ciclo único donde el aire ingresa y luego sale, en las aves se requieren dos respiraciones completas para completar el ciclo y que el aire entre y salga. Así, los sacos aéreos son parte de un flujo unidireccional del aire. Comúnmente son nueve sacos, pero puede haber entre siete y catorce (interclavicular, dos cervicales, dos en la zona anterior del tórax, dos en la posterior y dos en la zona abdominal).

El reciente hallazgo del dinosaurio *Aerosteon*, en cuyos huesos huecos pudo seguirse el patrón de circulación de aire en los dinosaurios carnívoros, muestra que en todos los terópodos existía una extensión posterior de los sacos aéreos del cuello, pero que en el grupo de los tetanuros los sacos aéreos del tórax se dividen en una parte craneana-clavicular y una caudal-intratorácica. Es posible que entre los maniraptores existiera un tipo de bombeo de aire manejado por las costillas y esternón, semejante al de las aves que, a diferencia de nuestro sistema basado en un diafragma, (que permite que los pulmones cambien de volumen al respirar), en las aves el esternón y los músculos anexos funcionan como una bomba o un respirador artificial.

La respiración en las aves es controlada por las

contracciones de la musculatura adyacente a la caja torácica, que queda así ensanchada o reducida, forzando al aire a circular por los sacos aéreos. El sistema, sumado a la presencia de numerosos sacos aéreos, permite mantener una alta actividad proveyendo a los pulmones de un suministro de aire rico en oxígeno que, en vez de entrar y salir como ocurre en los mamíferos, es constante y unidireccional. De hecho, el sistema de respiración de las aves es tan eficiente en la captación de oxígeno que en algunos casos son favorecidas por un sistema de autocontaminación de aire en largas tráqueas que aportan algo de dióxido de carbono.

En la mayor parte de los dinosaurios, los huesos y en particular las vértebras, poseen vastas cámaras que probablemente alojaron parte de los sacos aéreos. Esto se ha comprobado tanto en dinosaurios terópodos como saurópodos y, recientemente, en algunos ornitópodos como el africano *Ouranosaurus*.

Otras de las características que han optimizado las capacidades de vuelo en las aves incluyen la presencia de un esternón con quilla que contribuye al soporte de

los músculos de vuelo. Un cráneo globoso pero sólido aloja una voluminosa región óptica y del equilibrio en el cerebro. También poseen un notable sistema de detección del magnetismo terrestre, aunque no les es exclusivo. Otra de las grandes ventajas de las aves se halla en su sistema excretor, pero todos estos temas los analizaremos más adelante.

Del mismo modo que ha ocurrido con el estudio de los mamíferos, durante mucho tiempo se pensó que los grupos modernos no habían iniciado su historia evolutiva hasta iniciado el Cenozoico, tras la extinción de los grandes dinosaurios. Sin embargo, la evidencia actual muestra cada vez con mayor fuerza que tanto las aves como los mamíferos euterios o placentarios llevaban ya bien avanzada la división de sus principales linajes bastante antes del momento de la extinción cretácica. De hecho, es muy posible que antes de la extinción existieran más órdenes de aves de los que existen ahora, y que los que actualmente conocemos no sean sino los pocos sobrevivientes, aunque potenciados en número y diversidad interna.

*Durante el Mesozoico varios grupos de reptiles diápsidos se desarrollaron en el mar y el aire.
 Son los ictiosaurios, plesiosaurios y mosasaurios en el mar y los pterosaurios en el aire.
 Algunas de las adaptaciones logradas por estos reptiles fueron repetidas,
 en un ejemplo de evolución convergente, por los mamíferos durante el Cenozoico.*

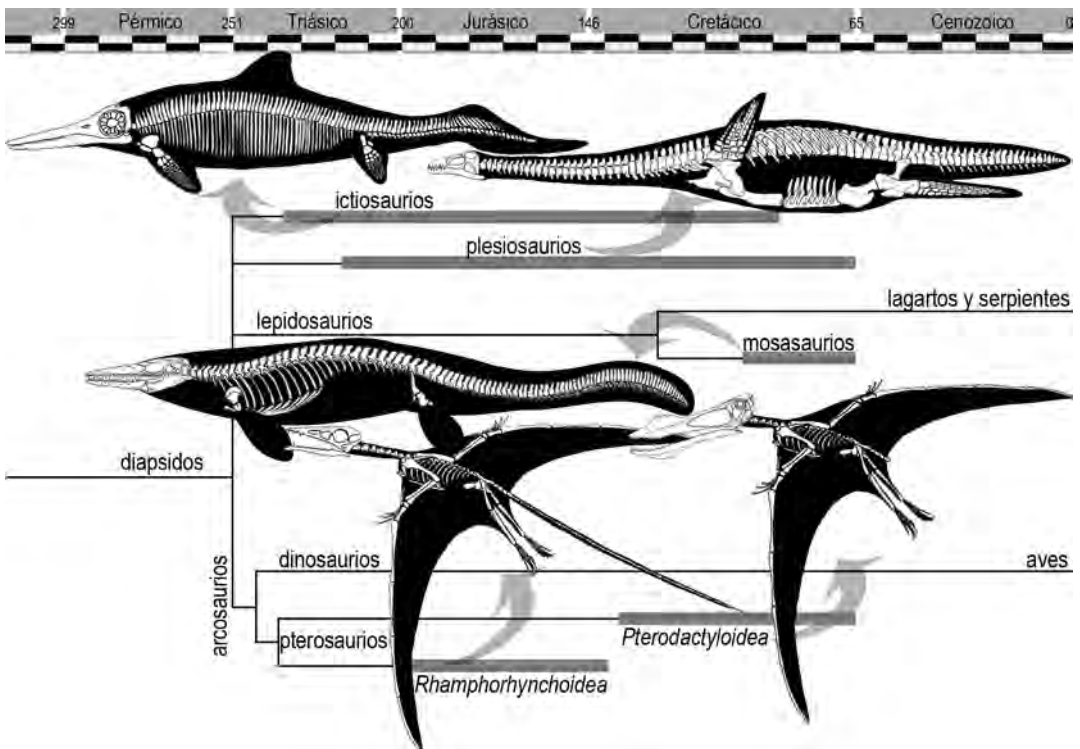
11

Reptiles del mesozoico en el mar y el aire

1. Reptiles en el mar

En este capítulo nos ocuparemos de algunos grupos de reptiles que evolucionaron durante el Mesozoico y que se adaptaron a la vida en el agua y el aire (Fig. 11.1). Debido a la variedad de las adaptaciones, preferimos romper con la estructura que usamos en el resto del libro y tratar los aspectos de "La evolución en acción" en conjunto con el estudio de cada uno de los grupos.

La vida volvió al mar varias veces en la Historia Natural. Cuando los tetrápodos abandonaron el agua lo hicieron desde el agua dulce. Es posible que esto haya ocurrido solo una vez en el Devónico y sin duda fue precedido por cambios dramáticos de estructura y fisiología.



11.1. Entre los reptiles que cruzaron la barrera del período Pérmico hace 250 Ma se hallan los reptiles diápsidos, vasto grupo que incluye formas marinas, voladoras y terrestres. En la figura se muestran estos reptiles así como los dos grupos de pterosaurios. Los del Jurásico (ranforrincoideos) tenían cabeza pequeña y cola larga, los del Cretácico (pterodactiloideos) tenían cabeza grande y cola corta.

11.2. Comparación de la silueta de un ictiosaurio con el atún, tiburón y delfín, como un ejemplo de evolución convergente. No obstante, las diferencias en sus modos de nadar son evidentes. Mientras que en los delfines la cola es plana y horizontal, en peces y en reptiles marinos la cola se desarrolla verticalmente. Entre las aves, al ser dinosaurios cuya cola se redujo drásticamente en la evolución, no es posible un desarrollo caudal. Así, en las formas marinas, como los pingüinos, son las patas las que contribuyen a timonear desde el final del cuerpo. No obstante, la propulsión es mayormente ejercida por las alas que, merced a haber variado la cantidad y largo de las plumas, permiten su acción como remos. Las siluetas no están en escala.

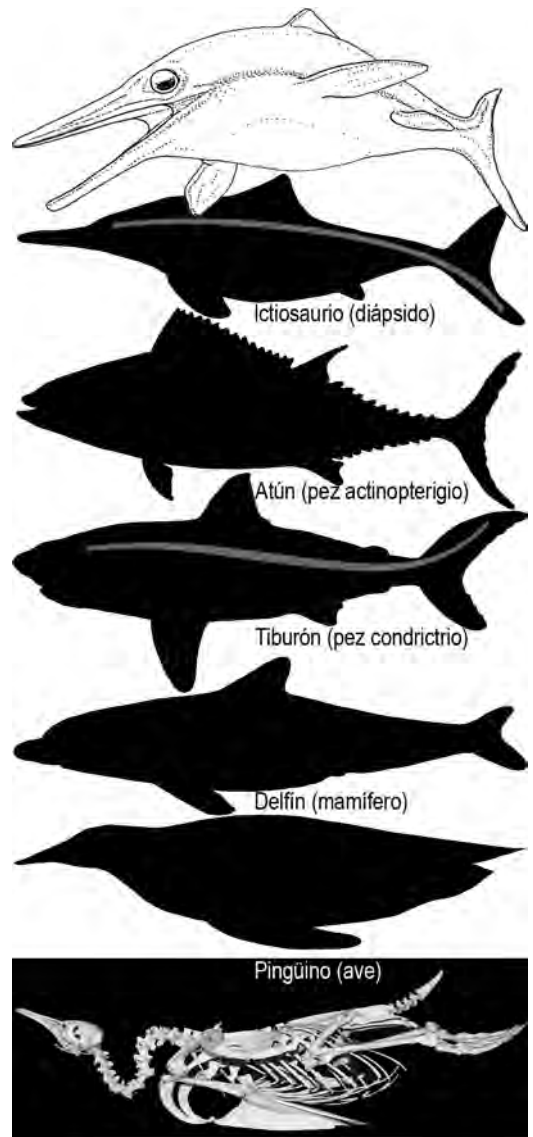
Pero luego, cuando volvieron en varias oportunidades a agua lo pudieron hacer por la aparición de modificaciones convergentes, que muy probablemente respondan a variaciones semejantes en el genoma, muchas de ellas sobre aquellos genes Hox que controlan el desarrollo relativo y la posición de los miembros. Además, un requisito fue el desarrollo de una glándula de la sal o alguno de los sistemas disponibles que permiten deshacerse del exceso de sal ingerido por los tetrápodos en ambientes marinos.

Aunque varios tetrápodos terrestres volvieron a agua, todos conservaron los pulmones para respirar; en ningún caso recuperaron un sistema de respiración de alta complejidad como el branquial. Buenos ejemplos son los mesosaurios, pequeños reptiles anápsidos (o parareptiles) parecidos a cocodrilos que proliferaron en el mar interior del sur de Pangea.

1.1. Los ictiosaurios

El primer grupo de reptiles diápsidos que realizó este camino fue el de los ictiosaurios hace 240 Ma. Aunque superficialmente se parecieran a los delfines actuales, no eran mamíferos sino reptiles marinos. A diferencia de los delfines, los ictiosaurios no tenían la nariz sobre el cráneo y en lugar de dos tenían cuatro aletas. Los delfines seguirían una línea de evolución paralela pero partiendo de mamíferos terrestres y unos 200 Ma más tarde (capítulo 14). En las historias convergentes como ésta, se encuentran soluciones similares ante los mismos problemas (Fig. 11.2).

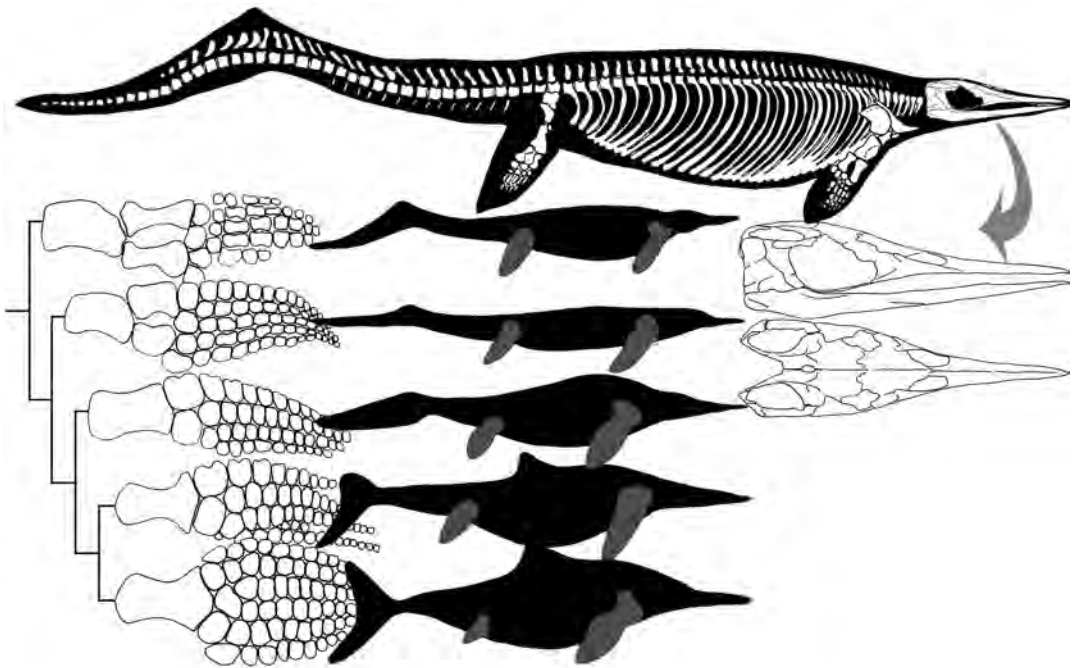
Los ictiosaurios forman el Superorden de los ictiopterigios dentro de la taxonomía de los reptiles diápsidos. Se conocen unas 80 especies con una distribución casi mundial, lo que hace suponer que realizaban migraciones por mar abierto, en forma similar a las ballenas y delfines actuales.



Además de sus dos pares de extremidades muy modificadas en forma de aletas, desarrollaron una cola de dos lóbulos verticales como la de los peces (y no horizontal como en ballenas y delfines) y una aleta dorsal, que no tiene esqueleto óseo.

La forma de nadar

Uno de los ictiosaurios más primitivos que se conoce es *Utatusaurus hatai*. Tenía cerca de tres metros de largo y se lo encontró en sedimentos de 240 Ma, en Japón. *Utatusaurus* vivió inmediatamente después de la



11.3. Cinco pasos en la transformación de la forma corporal y de la pata en forma de remo en los ictiosaurios. El primer paso muestra a *Utatsusaurus*, considerado uno de los primeros ictiosaurios. Se muestra el esqueleto y el cráneo. Entre las formas más tardías se fueron haciendo frecuentes cuerpos hidrodinámicos, aletas ensanchadas y colas en forma de medialuna.

extinción del Pérmico, al inicio del despliegue del grupo, y muestra caracteres similares a sus ancestros terrestres.

No obstante, su cuerpo era apto para la vida en el agua, y sus miembros no podrían haber soportado su cuerpo en tierra. A semejanza de las formas terrestres, y a diferencia de los ictiosaurios clásicos, los huesos principales de los miembros anteriores y posteriores (húmero y fémur) tienen dimensiones iguales. En los ictiosaurios más modernos los miembros posteriores se redujeron notablemente, mejorando la hidrodinámica.

La vida en el ambiente acuático admite numerosas formas, pero los cazadores veloces dependen de una buena hidrodinámica y deben cumplir ciertos requisitos que son ajustados por la presión selectiva. Las patas, la cola y los discos de la columna vertebral son las más interesantes. De las transformaciones resultantes depende el tipo de natación.

Entre los peces se pueden distinguir tres tipos de especializaciones:

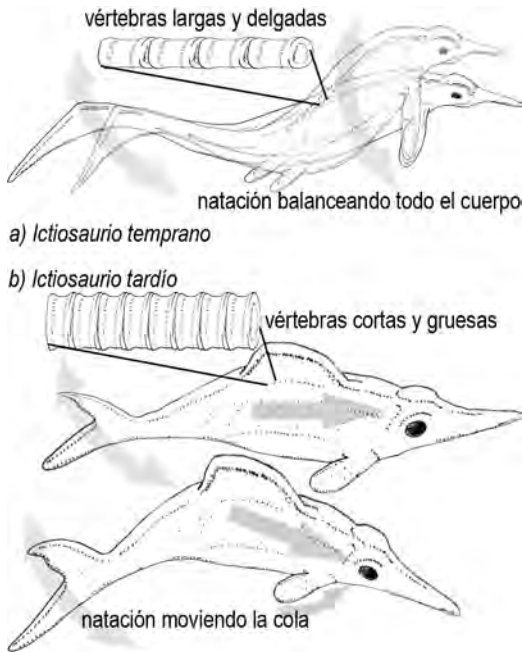
- Los que navegan (cuerpo hidrodinámico con la cola en forma de medialuna),
- los que son buenos maniobradores (cuerpo comprimido lateralmente)

- los que aprovechan la aceleración (cuerpo largo, delgado, con aletas, y cola ancha).

Los ictiosaurios tenían un cuerpo muy parecido a los navegadores, como el atún (pez óseo actinoptergio) o algunos tiburones (pez cartilaginoso o condrictrio). Sin embargo, mientras el cuerpo del atún es rígido, el del tiburón es flexible. Esto implica que el tiburón genera una mayor resistencia al avance en el agua.

En los ictiosaurios las aletas tenían huesos más anchos que largos, casi todos de la misma forma y sólidamente ajustados. A la manera de los mamíferos marinos actuales, las aletas estaban revestidas de tejido blando que les daba rigidez y un perfil hidrodinámico capaz de reducir la resistencia al avance en el agua. Para completar el perfil hidrodinámico, las aletas eran muy delgadas frente al ancho (en una relación de 1:10).

La identificación de los dedos en las aletas de estos animales es difícil. Siguiendo la secuencia evolutiva, se encuentra que mientras unos dedos se eliminaron (como el pulgar) aparecieron divisiones en otros cuyas falanges se multiplicaron generando dedos virtuales. El linaje muestra en su evolución el éxito de formas con aletas más anchas, cortas y planas (Fig. 11.3, 11.5).



11.4. Evolución de la forma de nadar desde los primeros ictiosaurios que balanceaban todo el cuerpo (arriba), hasta los más tardíos que solo movían la cola (debajo). La aleta permitía controlar el movimiento hacia arriba. Para sumergirse arqueaban el cuerpo. Esta conclusión surge de observar la forma de nadar de los tiburones y delfines actuales y la comparación de los perfiles y vértebras entre ambos.

Otra adaptación de importancia es la forma de los discos de la columna vertebral. En los primeros ictiosaurios las vértebras eran largas y delgadas, pero luego abundaron formas con vértebras más cortas y gruesas. Si se analizan las vértebras de los tiburones actuales, se puede concluir que existen ambas alternativas y posibilitan diferentes formas de vida y natación (Fig. 11.4).

Los tiburones que viven en mares poco profundos, muestran vértebras alargadas (tienen cerca de 40 vértebras) y la cola toma forma de medialuna. Entonces, al nadar, se deslizan con el balanceo de todo el cuerpo, haciendo uso de la flexibilidad del mismo. El consumo de energía para esta forma de natación es elevado, pero a cambio obtienen flexibilidad y aceleración brusca.

En cambio, en tiburones de mar abierto, las vértebras son gruesas y cortas. Están presentes en mayor cantidad y la cola tiene forma de V. Nadan moviendo solo la cola, lo que requiere un bajo consumo de energía, esto les permite sumergirse a grandes profundidades o

realizar largas migraciones en alta mar, donde el alimento es más escaso que en las costas. La aleta en la parte superior mejora el rendimiento de la navegación.

Además de la estructura de la columna vertebral, la forma de la cola también es un indicador de cómo se mueve el animal en el agua. Una cola corta y con una medialuna bien alta indica un movimiento veloz. El atún tiene un esqueleto óseo que permite formar esta estructura; en los ictiosaurios, solo uno de los lóbulos se halla soportado por hueso; el tiburón en cambio, tiene un esqueleto cartilaginoso que lo vuelve más flexible y menos eficiente y, a diferencia de los ictiosaurios, la estructura de sostén sólo ocupa la parte superior.

Así, la cola de los ictiosaurios poseía un lóbulo superior de la cola más flexible que el inferior, que impulsaba al ictiosaurio hacia delante y abajo. Para controlar el movimiento un ictiosaurio usaba las aletas delanteras, de forma que bajándolas lograba dirigirse hacia arriba. Además, inclinando el cuerpo podía sumergirse desde la superficie del agua donde debía respirar regularmente.

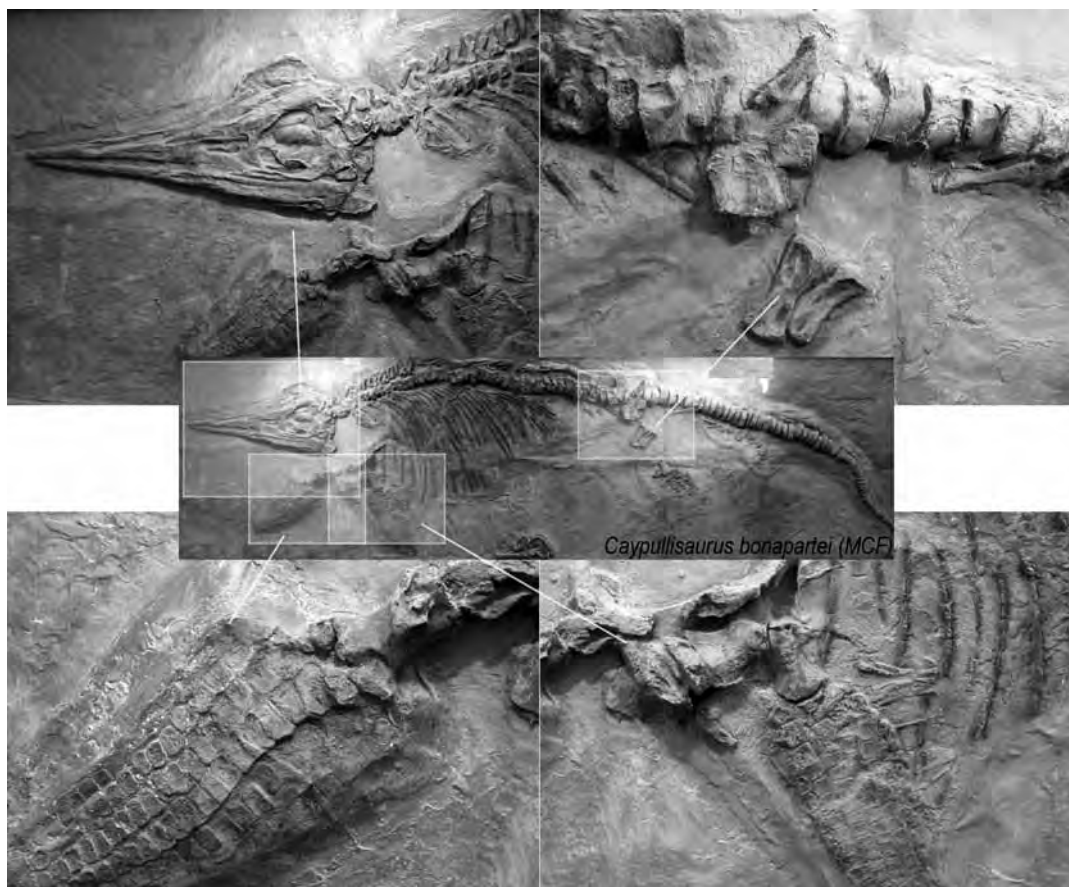
Por otro lado, el atún es endotérmico y probablemente también lo fueran los ictiosaurios. Sólo pocas especies de tiburones elevan su temperatura por sobre la del agua circundante. Mientras el atún requiere más comida y nada para buscarla, los tiburones son más oportunistas.

Resulta muy probable que los ictiosaurios fueran buenos nadadores de aguas profundas. En tal caso, el tamaño era importante para la inmersión. Un animal grande permite acumular oxígeno en los músculos y en la sangre. Esto fue posible en ictiosaurios grandes, que habían aumentado su masa y tamaño hasta llegar a los cuatro metros de longitud y una tonelada de peso.

Basados en comparaciones con animales actuales, se ha estimado una autonomía de inmersión cercana a los 20 minutos, con lo que podrían llegar a los seiscientos metros de profundidad o quizás más. Capacidades de inmersión notables como esas fueron posibles en los beneficiados por el desarrollo de huesos esponjosos en los que, como en los cetáceos actuales, acumulaban aceite, que afectaba su flotabilidad y reservas. Adaptaciones como ésta, que aligeran el peso, fueron favorecidas por la evolución.

La visión

La capacidad de la visión es fundamental a la hora de ser un buen cazador marino. El tamaño de los ojos en los ictiosaurios llegó a veinticinco centímetros de diámetro que, entre los animales conocidos, rompe los records en relación al tamaño del cuerpo (cuatro metros de longitud), como en *Caypullisaurus bonapartei* (Fig. 11.5). La información acerca del tamaño ocular nos ha llegado



11.5. *Caypullisaurus bonapartei* es un ictiosaurio encontrado cerca de Zapala en Neuquén, Argentina. El cráneo es grácil y muestra una importante reducción de dientes. La longitud de la mandíbula es del orden del metro y medio. Las costillas son delgadas y las vértebras cortas y gruesas. Las aletas delanteras son anchas y densas, mientras que las traseras son más pequeñas. Hace 150 Ma, la zona de Zapala en Argentina estaba bajo el nivel del Océano Pacífico. Se han podido medir variaciones en el nivel de oxigenación del sustrato en las rocas con abundante materia orgánica de la Formación Vaca Muerta. Se observa una condición de anoxia (bajo nivel de oxígeno) que fue uniforme y persistente y que estaba vinculada con un proceso de estratificación de las aguas marinas. Todos los reptiles que acompañan a *Caypullisaurus* son formas de mar interior, con capacidad para la natación sostenida (similares a delfines y ballenas). Se ha observado que faltan señales dejadas por los carroñeros y la acumulación de los cadáveres se produjo sin la desarticulación del esqueleto. Esto sugiere una ecología con ausencia de depredadores, lo cual se justifica debido a la anoxia del fondo marino que impidió el desarrollo de comunidades bentónicas. La excelente preservación de los cuerpos evidencia una lenta decantación vertical de sedimentos de grano fino, sin que se produjeran fuerzas que desmembrasen el esqueleto. Es posible imaginar una zona de muy leves corrientes marinas que ha permitido, luego de 150 Ma, que podamos observar un ictiosaurio en tan buen estado de conservación.

gracias a que en el interior de los ojos de estos animales se hallaba un anillo esclerótico. Este anillo está formado por una cadena de huesecillos insertos en el ojo que, en conjunto, permiten resistir la presión producida durante las inmersiones.

Los anillos escleróticos encierran un pequeño mis-

terio en lo referente a su utilidad. Como sabemos, la evolución no tiene direcciones ni busca utilidades. Un cambio azaroso puede resultar útil sólo en el ambiente adecuado y así será seleccionado positivamente, mientras que un cambio neutro puede permanecer o no en las generaciones futuras.

Los anillos escleróticos pueden hallarse en los ojos de cualquier amniota, pero sólo en los diápsidos su desarrollo ha sido notablemente exitoso, lo que sugiere que debieron ser de gran utilidad.

Los anillos escleróticos se conocen en muchos reptiles diápsidos, incluso en el tuatara y en todos los dinosaurios, incluyendo a las aves. Los ojos de estas últimas serían, en teoría, estructuralmente capaces de sumergirse a grandes profundidades, pero no lo hacen.

Entre los sinápsidos no suelen estar presentes, pero se han observado como patologías en ojos humanos.

Sin embargo, es evidente que su presencia no es imprescindible ya que los cetáceos no los poseen y nadan a gran profundidad.

El gran diámetro del ojo indica un número *f* bajo. En las cámaras fotográficas, el número *f* disminuye en la medida que aumenta el diámetro de la lente. Un número *f* menor indica un lente de mayor luminosidad. El ojo humano tiene un valor *f*/2,1 mientras que en los ictiosaurios era de *f*/0,9 (similar al de los calamares). Llevado a valores prácticos, esto indica que podrían ver a profundidades de quinientos metros. Por supuesto, todo esto debe complementarse con el hecho de que los lóbulos ópticos del cerebro estén bien desarrollados.

Hace algunos años, el hallazgo de un grupo de ictiosaurios *Shonisaurus* que habrían muerto en grupo, hizo pensar en un varamiento masivo semejante al que ocurre con los cetáceos. Sin embargo, aunque los ictiosaurios tenían una excelente vista, es improbable que dispusieran de un sentido de ecolocalización.

La recepción de sonidos de alta frecuencia es una facultad que en los mamíferos marinos, como las ballenas, les permite localizar presas y comunicarse a grandes distancias. La ecolocalización se trata en más detalle en el capítulo 14, cuando se analiza la evolución de los cetáceos y los murciélagos. Este sentido requiere de una estructura capaz de generar y recibir sonidos de alta frecuencia. Por las evidencias fósiles disponibles, la facultad de recepción de sonidos de alta frecuencia no estaba desarrollada en los ictiosaurios.

La alimentación

Los ictiosaurios se alimentaban básicamente de cefalópodos, calamares y amonites de aguas profundas, a los que cazaban gracias a su excelente vista.

En realidad, coprolitos (son heces fosilizadas cuyo nombre deriva del griego, *kopros* estiércol) que han sido asignados a ictiosaurios indican que habrían tenido dietas más amplias.

La dentadura de los ictiosaurios muestra que eran depredadores activos. Los dientes, cónicos y muy aguzados, estaban colocados muy juntos. Al cerrar las man-

díbulas, encajan perfectamente, de un modo similar al de las focas. Esto supone que se alimentaban de peces pequeños y veloces, que tragaban sin masticar. Las mandíbulas tendrían un movimiento rápido de cierre para atraparlos, de un modo semejante al de peces como los lucios, las agujetas (*Ctenolucius*) y los peces-cocodrilo (*Lepisosteus*).

Entre sus predadores pudieron hallarse probablemente distintas especies de plesiosaurios, grandes y variados reptiles marinos que incluían al linaje de los pliosaurios, como *Kronosaurus* y *Liopleurodon*, de enormes cabezas de hasta dos metros de longitud. Se han encontrado dientes de plesiosaurios incrustados en tortugas marinas y mandíbulas rotas de pliosaurios que han sanado, por lo que se ha sugerido que los plesiosaurios tenían un método de caza muy activo que incluía a los ictiosaurios.

Los ictiosaurios se extinguieron hace unos 90 Ma. Las causas de su extinción se desconocen y además no se relacionan a las grandes extinciones en masa conocidas (por lo que la extinción del grupo es difícil de explicar).

Mas bien, se acerca a una extinción masiva de escala menor: la de principios del Cretácico superior (Cenomaniano-Turoniano), que ha sido relacionada al descenso global del nivel del mar y la desoxigenación de las aguas.

Sus víctimas en tierra son mas difíciles de explicar, e incluyen a la totalidad de los dinosaurios saurópodos del hemisferio norte, los saurópodos diplodocoideos del hemisferio sur, y entre los terópodos, a los dinosaurios carnívoros de hocico de cocodrilo, conocidos como espinosaurios y a los carcarodontosaurios, los mas grandes de los dinosaurios carnívoros conocidos, contando entre sus filas con *Giganotosaurus*.

Las comunidades mas afectadas fueron las marinas profundas, en especial pequeños organismos unicelulares como los foraminíferos rotalipóridos, y es posible que los ictiosaurios hayan sucumbido en relación a ese evento.

Aunque no existen pruebas de que hayan competido por los mismos recursos alimenticios, es sugestivo que la extinción se haya dado en forma simultánea al surgimiento de los grupos modernos de tiburones.

Se ha propuesto como posible causa de extinción la especialización en una alimentación basada en calamares de profundidad.

La competencia con otros reptiles marinos (plesiosaurios) o peces óseos modernos podría haber afectado su continuidad.

Si bien se sabe que el calamar es el alimento más común encontrado en los ictiosaurios, se ha encontrado

un fósil de 110 Ma con restos de tortugas y fragmentos de aves en el estómago. Esto podría indicar que eran animales que se alimentaban en forma más oportunista y menos especializada. Más información se hace necesaria para clarificar este punto, pero también es posible que en una radiación tan amplia, con 150 Ma de historia, surgieran numerosas preferencias alimentarias.

La reproducción

También la reproducción de los ictiosaurios estaba especializada a la vida marina. A diferencia de la puesta de huevos en la arena de la playa que realizan las tortugas marinas o los cocodrilos, estos reptiles parían directamente en el agua. Por ello para el momento del parto los animales ya deberían estar plenamente desarrollados, como ocurre en los mamíferos marinos. Además, es imposible un desove en el agua debido a que son animales que respiran aire. De ello resulta claro que los ictiosaurios eran vivíparos. De hecho, se han encontrado fósiles que indican que el parto se producía con la cría ya desarrollada y saliendo la cola primero, en lugar de la cabeza (a diferencia del ser humano). Aparentemente, las hembras de ictiosaurio tenían la capacidad de conservar al embrión en el oviducto hasta que su desarrollo fuera suficiente para llevar una vida independiente.

Desde esta posición (la cola apuntando al exterior), si el parto era dificultoso, la cabeza quedaba dentro y la cría no se ahogaba. Luego de ser expulsado podía nadar hasta la superficie para su primera bocanada de aire.

De haber nacido con la cabeza primero, la cría podría ahogarse y su pequeño cadáver podría obstruir el canal de nacimiento de la madre. La madre se envenenaría lentamente mientras que la cría se descomponía y ella sufriría una muerte tóxica.

Todo esto también tiene una justificación en grupos vivientes. Por ejemplo, los huevos de algunos lagartos modernos tienen componentes que funcionan como un tipo de placenta y que se desarrollaron independientemente de la placenta de los mamíferos. En los ictiosaurios, la fuente de oxígeno proveniente de la madre se abandona a último momento, dando tiempo a la cría para nadar hasta la superficie.

Es de suponer que las hembras preñadas se acercaban para parir en zonas de fácil alimentación para la cría (por ejemplo, en arrecifes de coral, albuferas o mares epicontinentales someros). Este tipo de medioambiente también daría protección frente a los más grandes predadores, y pueden explicar su abundancia en el mar somero que inundó Neuquén y el sur de Mendoza.

No hay pruebas de dimorfismo sexual entre los ictiosaurios y, como en los otros grupos de animales,

los jóvenes tenían la cabeza proporcionalmente más grandes que los adultos.

¿Canibalismo?

El descubrimiento hace un siglo, de embriones fosilizados en el interior de adultos, se interpretó como una muestra de canibalismo. Los esqueletos juveniles presentaban varios tamaños. Las crías estaban en posición con la cola hacia el útero, se encontraban lejos del útero o junto al alimento masticado.

La opinión más aceptada hoy día, sugiere que la elevada proporción de este tipo de fósiles se debe a que las hembras con el embrión eran particularmente vulnerables. Explicaciones satisfactorias apoyan la teoría del nacimiento vivíparo, de forma que los jóvenes fueran alimentados mediante una placenta. Las hembras podrían tener varios embriones desarrollándose en su interior y de distinto tamaño.

La hipótesis de canibalismo, se enfrenta a un problema, el estómago es demasiado pequeño para contener a varios juveniles que habrían sido tragados enteros. Además, a diferencia de lo que ocurre con otros alimentos, ningún fósil contiene juveniles parcialmente digeridos.

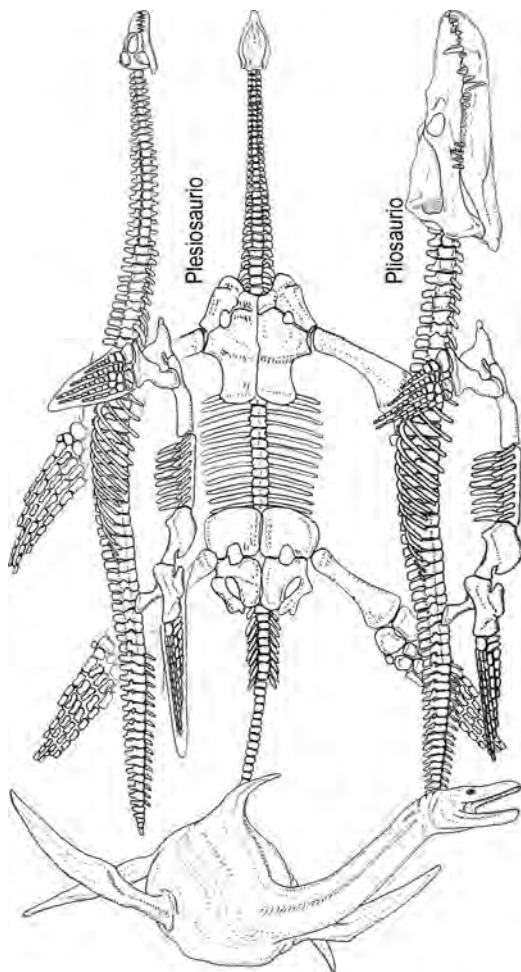
La posición en la que se encontraron las crías, colocadas en la mitad de la cloaca, puede deberse a que cuando la madre murió, los gases de la descomposición del cuerpo hicieron expulsar al feto hacia el exterior. Se sabe que esto ocurre en las ballenas varadas en la playa, y también con cadáveres de ballenas macho, donde el pene es expulsado por los gases de descomposición.

1.2. Los plesiosaurios

Los plesiosaurios son parte de los sauropterigios, con categoría de Orden dentro de los lepidosauromorfos, en la Clase Diápsida. Estos reptiles marinos fueron cazadores de gran tamaño, que medían entre dos y veinte metros de largo. Vivían en un ambiente costero poco profundo o en estuarios. Quizás cazaban también en alta mar, pero no es posible saberlo con seguridad.

Los distintos grupos de plesiosaurios vivieron entre hace 220 y 65 Ma y se los encuentra distribuidos en todos los continentes. Aunque su origen es incierto, se supone que los plesiosaurios provienen de reptiles acuáticos pequeños, quienes usaban la cola como propulsor pero sin miembros muy especializados. Se hicieron exitosas las formas cuyas patas adoptaron una forma similar a remos, con una estructura de cinco dedos, pero con veinticuatro falanges en lugar de tres como en los humanos.

Existieron dos formas básicas de plesiosaurios (Fig. 11.6). Una con cabeza pequeña y cuello largo (conocidos como elasmosaurios) y otra con cabeza grande y cuello



11.6. En los mares de la era Mesozoica los plesiosaurios, un grupo de sauropterigios, desarrollaron dos formas básicas. Uno con cabeza pequeña y cuello largo (*Plesiosaurus* y *Elasmosaurus*) y otro con cabeza grande y cuello corto (*Pliosaurus*).

corto (los pliosaurios). Pero también hubo algunos más, como los de cabeza chica y cuello corto (criptoclididos) y los de cabeza larga y cuello corto (policoelidos).

Las aletas y el movimiento

Las aletas de los plesiosaurios tenían una forma convergente con la de los ictiosaurios, pero con una estructura que difiere en la cantidad de dedos y falanges (Fig. 11.7). No es de extrañar la convergencia de forma, ya que fueron favorecidas por la selección natural en un medio donde se realizaba la misma función: la natación.

La forma de nadar de estos reptiles se ha discutido bastante, y una propuesta ha sido la del "vuelo submarino", sustentado por un "aleteo" con cuatro remos. Mientras los pingüinos usan las alas a la manera de remos para "volar" en el agua, los plesiosaurios habrían utilizado los cuatro miembros en movimiento coordinado (brazos arriba y piernas abajo, y viceversa). Sin embargo, como los miembros traseros no tenían una musculatura tan desarrollada como los delanteros y estaban colocados muy atrás del tronco, se cree que actuaban más como estabilizadores que dando energía al movimiento.

Comportamiento predador

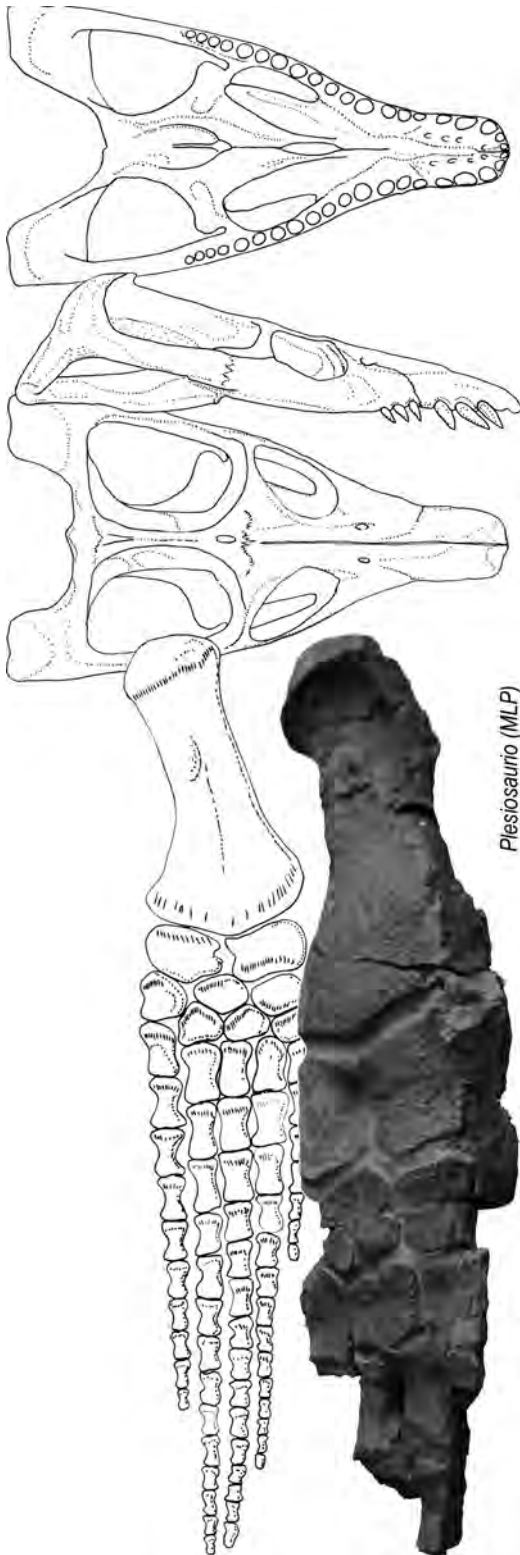
El proceso de alimentación se divide en las fases de búsqueda, captura, ingestión, digestión y defecación. Las fases de búsqueda y captura identifican a los predadores y existen evidencias de que los plesiosaurios lo eran.

La forma del cráneo, diferente a la de los ictiosaurios, evidencia un distinto tipo de alimentación. Los plesiosaurios tenían ojos grandes (de acuerdo con el anillo esclerótico), buen olfato (de acuerdo con las indicaciones de la cavidad nasal podrían oler el agua que pasaba por este conducto) y adaptaciones locomotoras útiles para cazar (eran nadadores de resistencia, con una velocidad superior a 10 km/h). En cambio, no tenían buena audición (no tienen en el oído la columilla) que, como vimos antes, surgiría en lepidosauromorfos más cercanos a los lepidosaurios.

Otros datos adicionales incluyen un cráneo triangular con el extremo en punta. Los dientes, largos, curvos y muy aguzados, le habrían permitido la captura y apuñalamiento del cuerpo de la presa, pero no la masticación. La musculatura de las quijadas ejercía la presión suficiente para sujetar a la presa viva.

En algunos fósiles se encontraron en el estómago restos bien conservados de peces, amonites e invertebrados. Sin embargo, la distribución dental es muy variada, lo que sugiere que predaban sobre diferentes tipos de animales marinos, algo lógico en un linaje que vivió por 150 Ma. Lo mismo se puede deducir de las marcas de dientes que han dejado en huesos de ictiosaurios y de otros plesiosaurios. Se ha sugerido también que los dientes largos y delgados podrían ser útiles para rastrear los sedimentos mientras que los dientes grandes y robustos servirían para atrapar peces. En muchos casos, los cráneos pequeños de los plesiosaurios dificultan su conservación y en otros, son robados por encargo de coleccionistas de fósiles, por lo que los paleontólogos se encuentran con grandes esqueletos sin cráneo.

Una característica frecuente en los plesiosaurios es la presencia de gastrolitos (piedras en el estómago). En



11. 7. Detalle del cráneo y la aleta de un plesiosaurio. La mayoría muestra una dentadura adaptada a la caza. Sin embargo, *Aristonectes parvidens*, un plesiosaurio plicotílido de la Patagonia y Antártida, muestra dientes pequeños, homogéneos y en hilera cerrada, de forma que se alimentaba de organismos blandos y pequeños que filtraba del agua.

un ejemplar recuperado en la Antártida se encontraron más de 2600 piedras con un peso total de tres kilos. Sin embargo, en otros ejemplares el número es mucho menor y el peso mayor. La utilidad de estas piedras está en discusión.

Aunque se ha dicho que los gastrolitos podrían haber tenido relación con la capacidad de hundirse (en realidad tendría más efecto sobre la estabilidad que en la flotabilidad), considerando la utilidad en sus parientes lejanos, cocodrilos y dinosaurios no avianos, es posible que estuvieran ligados a la molienda y digestión de la comida. Para ello, deberíamos hallarlos limitados a un sector del esófago, la molleja, donde se realiza el machacado del alimento antes de pasar al estómago.

Las contradicciones son diversas. Por ejemplo, en las aves los gastrolitos son frecuentes en las herbívoras, pero no en las carnívoras (y los plesiosaurios eran carnívoros). A los pingüinos se les atribuye el uso de gastrolitos para hundirse en el mar. Pero en los plesiosaurios, el peso de estos gastrolitos parece pequeño en relación al tamaño del animal como para servir de dispositivo de control de flotación. Además, con el tamaño reducido de los gastrolitos encontrados, es muy probable que se perdieran con la evacuación normal de los desechos y debieran ser reemplazados con regularidad. También podría ser posible que los gastrolitos ingresaran al sistema digestivo junto con el alimento o que formaran parte del alimento, con lo cual no estarían destinados a una función en particular. En suma, se requerirán más datos de fósiles para disipar estas dudas o examinar su utilidad y la ingestión accidental de piedras en aves buceadoras como los cormoranes.

La reproducción

Se conocía la forma de engendrar de los ictiosaurios pero no la de los plesiosaurios. Sin embargo, en el año 2004 se encontraron embriones dentro de dos plesiosaurios en China. Los fósiles miden entre quince y veinte metros de largo y se ha observado en ellos una diferencia estructural en la pelvis.

De esta forma, la poca evidencia apunta hacia el nacimiento vivíparo. Lo que está claro es que animales tan grandes difícilmente podrían abandonar el agua para poner los huevos en la playa como las tortugas. Los

miembros serían inapropiados para moverse en tierra y posiblemente se les hubiera dificultado la respiración también, aunque la canastilla de costillas abdominales (gastralia) colaborara.

Los hallazgos realizados en los últimos años parecen demostrar que los plesiosaurios jóvenes vivían en las aguas cercanas al continente, o incluso en los estuarios y brazos marinos que entraban en el continente. Allí permanecerían a salvo de los mayores predadores de mar abierto.

En el norte de la Patagonia argentina, donde a fines del Cretácico (68 Ma) un gran brazo de mar, el Mar de Kawas separó a la Patagonia del resto de Sudamérica, se han hallado restos de muchos plesiosaurios jóvenes. Es posible que las hembras adultas preñadas ingresaran en estos mares bajos y parieran allí. No obstante, a pesar de hallarse a salvo de los mayores predadores marinos, como los pliosaurios, los mares epicontinentales contenían otros predadores, como tiburones de aguas salobres, cocodrilos y un tipo de lagartos acuáticos: los mosasaurios.

Por ello, la reproducción vivípara habría sido una condición ineludible para ictiosaurios, plesiosaurios y tal vez también mosasaurios. ¿Cómo habría tenido lugar este proceso evolutivo? Una alternativa es que la madre conservara algunos de los sacos que forman el huevo cubriendo al embrión en el útero, hasta que estuviera listo para el nacimiento.

Seguramente, los reptiles marinos debieron tener cierto cuidado parental. Los anfibios y muchos reptiles ponen innumerables huevos y dependen de las probabilidades para la supervivencia de las crías. Una conducta que dio excelentes resultados teniendo en cuenta la duración de esta estrategia.

Las aves y algunos otros dinosaurios desarrollaron un cuidado parental que mejoraría la supervivencia de pocas crías por camada. Como ciertos dinosaurios, es probable los ictiosaurios, plesiosaurios y mosasaurios hayan viajado juntos, madre e hijos, hasta la edad adulta. Tal cual lo hacen los mamíferos marinos actuales.

1.3. Mosasaurios

Los mosasaurios son también reptiles marinos, pero este grupo pertenece a los Lepidosaurios (lagartos y serpientes actuales). El grupo se ha registrado desde hace 90 Ma y se extinguieron hace 65 Ma, junto con el resto de los grandes reptiles marinos estudiados. Sólo pudieron sobrevivir a la extinción en masa las tortugas marinas, que se reproducen poniendo los huevos en la arena de las playas (también los cocodrilos que ponen huevos en tierra lograron sobrevivir). ¿Puede este ser un indicador de porqué lograron superar la barrera al final

del Cretácico? Entonces ¿Porqué no sobrevivieron tantos dinosaurios que desovaban así?

En los mosasaurios (Fig. 11.8), la principal fuente de propulsión era la cola, mientras en los plesiosaurios eran las patas. Para propulsarse movían la cola oscilando a los lados en el plano vertical. Las aletas funcionaban solo como estabilizadores, en una forma similar a los ictiosaurios.

El esqueleto de los mosasaurios comprendía un centenar de vértebras bien articuladas, lo que les permitía mover todo el cuerpo de un modo similar a las anguilas. Para algunos investigadores, formas basales de estos mosasaurios (conocidos como egualosaurios) habrían dado origen a las serpientes.

El cráneo de los mosasaurios es alto pero angosto. En la parte superior se ubicaba el hocico por el cual respiraba en la superficie. Los ojos estaban ubicados en lo alto, pero mirando a los costados, lo que indica que nadaban muy activamente. Se piensa que preferían las aguas de mar costeras donde abundaba el alimento, pero también podían hacer largas excursiones en mar abierto.

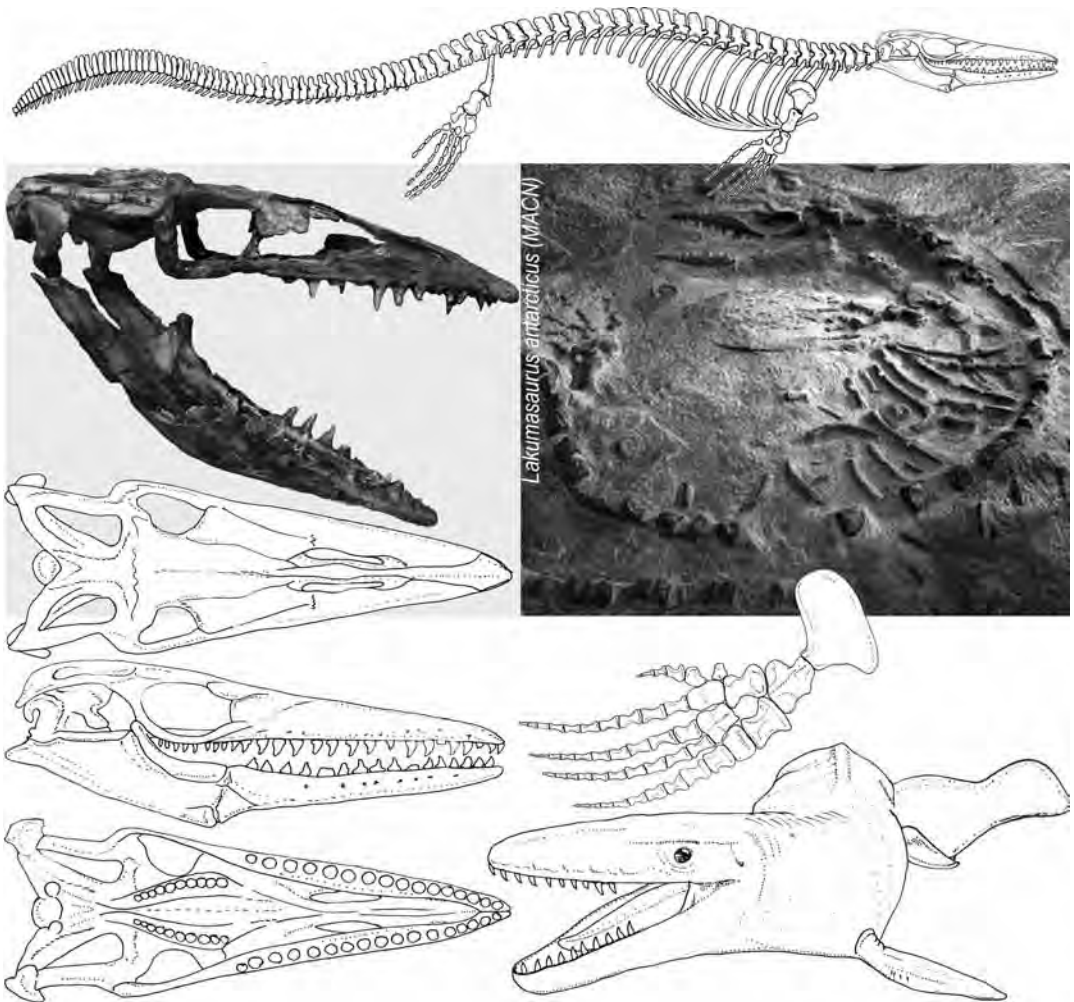
Es posible que fueran los mayores predadores de aguas costeras y mares epicontinentales. Tal vez se internaran en esas aguas para capturar plesiosaurios jóvenes que estrenaban sus aletas o pequeños dinosaurios que se acercaran al borde del agua.

Son hallados con frecuencia en los sedimentos que depositara el Mar de Kawas, que inundó el norte patagónico a fines del Cretácico superior.

En algunos lugares del mundo, como Francia y Hungría, se han hallado evidencias de mosasaurios que vivían en aguas dulces. Es posible que muchos de los mosasaurios hallados en la Patagonia sean en realidad formas de aguas dulces o como mucho salobres, que ingresaban en las aguas bajas persiguiendo presas pequeñas.

Mientras que la línea de dientes llegaba muy atrás en la boca, la mandíbula se abría descomunadamente, permitiéndole tragar presas enteras. Además, la mandíbula se podía mover con una bisagra vertical y lateralmente. Si se observa el interior del paladar, se puede distinguir una línea interna adicional de dientes. Todo indica que tenían una alimentación carnívora y que las presas no eran masticadas. Sin embargo, algunas especies de mosasaurios muestran dientes capaces de moler las conchillas de moluscos, como las almejas.

La reproducción era seguramente vivípara, como la del resto de los reptiles marinos que hemos estudiado. También se piensa que pasaban toda la vida en el agua y no llegaban a tierra firme. La extinción les llegó junto a la de muchos otros reptiles hace 65 Ma.



11.8. El primer mosasaurio se encontró en 1780. Fue el primero de muchos que incluyen formas cazadoras de dientes afilados y machacadores de dientes chatos. *Lakumasaurus antarcticus* es un mosasaurio descubierto en la Península Antártica en el año 2002. Tenía unos cinco metros de largo y vivió en el Cretácico Superior, hace unos 70 Ma de antigüedad. Un reciente estudio indica que podría ser otro ejemplar del mosasaurio *Taniwhasaurus*, conocido para Nueva Zelanda.

2. En el aire los Pterosaurios

Mientras en el mar los reptiles evolucionaron con bastante diversidad, en el aire también fueron muy exitosos. En realidad los reptiles voladores se diversificaron en dos grupos: los pterosaurios y las aves. Estas últimas aun existen, mientras que los pterosaurios se extinguieron al final del Cretácico. Dado que convivieron a lo largo de todo el Cretácico, debieron haber experimentado alguna competencia pero también una sana partición de zonas adaptativas.

Entre los tetrápodos voladores que los precedieron, se hallan algunos lepidosauromorfos, grupo al que pertenecen los actuales lagartos, serpientes y tuataras, y que entre sus primeras formas, documentadas desde principios del Pérmico, muestran una variada radiación que incluye lagartos planeadores como *Kuehneosaurus* (Fig. 11.9) e *Icarosaurus*.

No obstante, los verdaderos reptiles voladores serían arcosaurios, cercanos parientes de los dinosaurios: los pterosaurios.

2.1. Origen y evolución

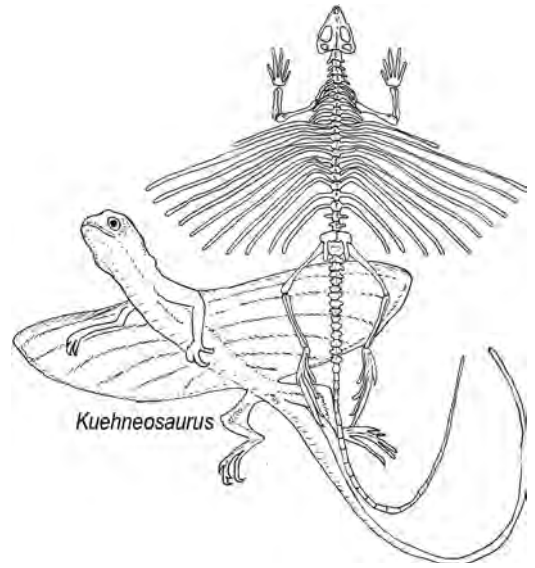
Los pterosaurios son un vasto grupo de reptiles diápsidos cercanamente emparentados a los dinosaurios con cerca de sesenta géneros y cien especies. Son relativamente pocos, pero de formas muy variadas y algunos tan insólitos que cuesta creer que pudieran volar. En La Chapada de Araripe, en el noreste de Brasil (en la Formación Santana) se han encontrado en un solo yacimiento por lo menos nueve géneros y quince especies de la misma época, lo cual muestra una variedad que sorprende.

El cráneo, la pelvis y las patas de los pterosaurios muestran con claridad su filiación reptiliana; sin embargo, aunque no son dinosaurios, comparten con estos varias características, en especial en el cuello, y forman juntos el grupo de los ornitodiros. Es posible que se escindieran de reptiles ágiles y casi bípedos del grupo de los dinosauriomorfos, como *Schleromochlus* o *Marasuchus* (muy cercanamente relacionado a los primeros dinosaurios), capaces de correr y saltar. Sin embargo, sus patas, aunque con un tobillo en bisagra anteroposterior (mesotarsal) como los dinosaurios, distan mucho de las de animales corredores. La otra posibilidad, es que deriven de los protosaurios, reptiles pequeños arborícolas como el planeador *Sharovipteryx*, con desarrollo de alas, que les habría abierto un mundo nuevo al planear entre árboles.

Los pterosaurios forman un grupo natural, es decir, todos ellos son parientes entre sí y comparten un ancestro común exclusivo. Entre sus características principales se hallan varias en común con las aves, en especial en la cintura pectoral, en el esternón y en sus huesos huecos, mucho más delgados que los de las aves, del grosor del papel. También tienen ojos de gran tamaño; un hueso nuevo en la muñeca, el pteroides (soporte de la pequeña membrana adicional que une el ala con el cuello) una mano con tres dedos y garras, y un cuarto formando un ala; y una membrana alar que se extiende hasta el lado externo de las piernas, a veces incluyendo la cola en un uropatagio. Hay fuertes evidencias que demuestran la presencia de pilosidad probablemente plumas modificadas filiformes.

Hay numerosas formas tempranas que surgieron entre el Triásico y Jurásico temprano cuyos representantes alcanzaron el Cretácico. Entre ellas se hallan dos familias: los dimorfodóntidos, de piernas fuertes y cabezas grandes, y los campilognatoideos, como *Eudimorphodon*, de hocico corto y curvo y cola larga.

A los pterosaurios más comunes, los más modificados respecto a las formas ancestrales, se los puede dividir en dos grandes grupos (Fig. 11.1): los ranforrincoideos (*Rhamphorhynchoidea*) y los pterodactiloideos (*Pterodactyloidea*).



11.9. El planeo de los "lagartos". Entre los lepidosauromorfos (Capítulo 10) se hallan tanto grupos marinos (mosasaurios) como planeadores; ambos extintos. Varios tipos de "lagartos" primitivos desarrollaron estructuras que les permitían moverse planeando. No se trata de alas con articulación para el movimiento, sino de superficies planas. Existieron dos formas. Una se basaba en una membrana que unía las patas entre sí o con la cola. La otra en una extensión de las costillas determinando una superficie casi plana gracias a una membrana que las unía. En algunos casos las costillas podían ser plegadas hacia atrás cuando permanecía en las ramas, debido a una articulación rudimentaria entre las costillas y las vértebras. Es muy probable que estos lagartos no pudieran respirar mientras volaban.

El primer grupo tiene un mayor número de representantes entre los pterosaurios del Jurásico. Poseían cabezas y cuello corto y una cola larga. A este grupo pertenecen los primeros pterosaurios que aparecieron hace unos 200 Ma, pequeños como un gorrión.

El segundo grupo, los pterodactiloideos, se distribuyen mayormente en el Cretácico y se extinguieron hace 65 Ma. Este grupo presenta un cráneo grande con protuberancias, un cuello extenso, pero una cola minúscula.

El largo de la cola varió desde formas basales con una cola larga de unas cuarenta vértebras extensas, hasta incluir aquellos de cola corta, con menos de diez y seis vértebras reducidas.

La evolución de las aves siguió un camino conver-

gente. Las primeras aves (*Archaeopteryx*) tenían una cola larga que, con el transcurso del tiempo, se fue reduciendo hasta una cola vestigial y fusionada (el pigostilo actual).

Mientras que las aves desarrollaron una cola sustituta formada por plumas que les permitía estabilizar y controlar el vuelo, en los pterosaurios no apareció una estructura semejante. Hasta donde sabemos, los pterosaurios no habrían sido capaces de desarrollar un vuelo de maniobras cerradas como el que muestran algunas aves. Más bien, deben haber tenido un vuelo lineal, con menos cabriolas. En realidad, las aves que se mueven en la espesura del bosque y hacen un uso extremo de la cola son un desarrollo reciente en la evolución (el orden Passeriformes). No todas las aves poseen un control tan preciso del vuelo, otros linajes han explotado otras características como la autonomía o el ahorro de energía. Los primeros linajes de aves, como el de las anseriformes, que incluyen a los patos, presentan una cola poco desarrollada, y su vuelo es lineal y de muy baja capacidad de maniobra.

2.2. En el aire y en la tierra

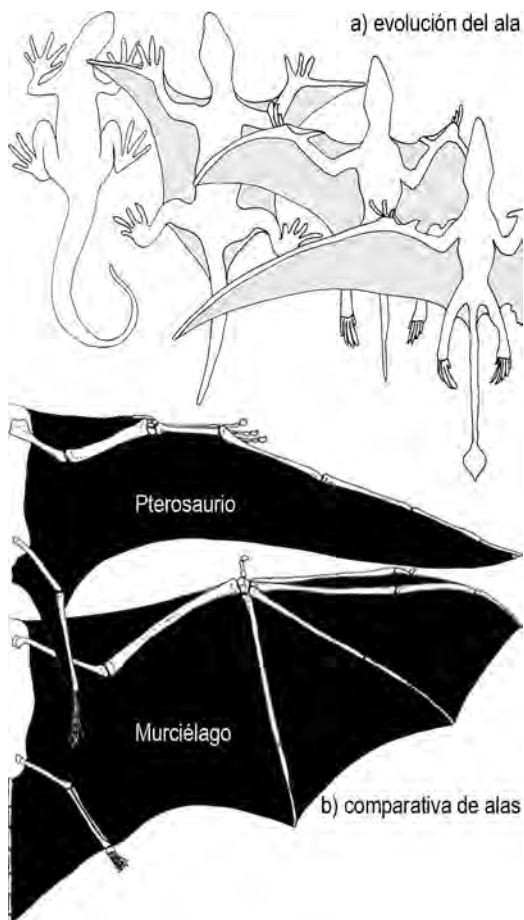
El ala de los pterosaurios

Sin considerar las formas exclusivamente planeadoras, los pterosaurios fueron los primeros tetrápodos voladores (anteriores a las aves y murciélagos). Sólo han sido precedidos por algunos tipos de lepidosauromorfos (parientes de los lagartos) que planeaban entre los árboles. Aquellos pequeños reptiles tenían sus costillas extendidas horizontalmente de forma que con una cobertura de piel formaban un par de alas fijas a los costados, de un modo semejante al actual *Draco volans* de Indonesia. Como tenían una articulación simple entre la costilla y la vértebra, podían plegar las alas hacia atrás cuando estaban en reposo. Probablemente les fuera imposible aletear (Fig. 11.9).

En los pterosaurios en cambio, el ala se formó a partir de modificaciones de los brazos que tienen una hábil articulación que permite el vuelo activo mediante aleteo.

La convergencia en la evolución de pterosaurios y aves se observa en la estructura de los huesos. Muchos de ellos eran huecos y esto reducía sustancialmente el peso corporal. A la vez, muchos de los huesos mostraban fusiones que daban rigidez a partes específicas del cuerpo. Esta estructura posee, con un mínimo peso, la máxima resistencia para el vuelo. Como se dijo antes, los pterosaurios tenían huesos más delgados que las aves, por lo que su riesgo de rotura era mayor.

Si bien el interior de los huesos mostraba convergencia, la estructura del ala era muy diferente a la de



11.10. Arriba, el posible desarrollo del ala de los pterosaurios partiendo de un reptil terrestre arborícola hipotético. Debajo, el ala comparada de pterosaurio y de murciélago. Una diferencia importante con los murciélagos es que en los mamíferos la membrana del ala está partida por los dígitos de la mano, en cambio en los pterosaurios es un solo pliegue. Los murciélagos tienen cinco dedos (uno es minúsculo y los otros cuatro están muy desarrollados), mientras que el pterosaurio tiene un dedo desarrollado, tres son vestigiales y el restante se perdió.

las aves. En los pterosaurios, partiendo del brazo de un tetrápodo terrestre bípedo o arborícola, se extendió el dedo IV formando un triángulo con el cuerpo (Fig. 11.10). En tanto en las aves las plumas formaban la superficie de sustentación del ala, en los pterosaurios se extendió la capa de piel, posiblemente cubierta de plumas filiformes, o pelos (de acuerdo con fósiles de pterosaurios de Rusia).

El ala estaba formada por una capa de piel reforzada por una membrana en su interior. Delgadas fibras internas evitaban que la parte exterior de la membrana se doblara con el viento. Las fibras que se han fosilizado forman una cortina paralela de 0,05 mm de diámetro y una separación de 0,25 mm. No se conoce el material, pero es probable que fueran fibras de queratina (como el pelo).

La membrana del ala podría tener un rico abastecimiento de sangre de forma que también serviría para la termorregulación.

Algunas aves modernas pueden mover las plumas del lomo y exponer la piel al sol para calentarse. En el caso de los pterosaurios podrían haber usado el drenaje de la sangre en las alas para una termorregulación mucho más eficiente que la de las aves. Esto probaría que eran animales de sangre caliente.

Otra diferencia con las aves radica en que el ala del ave, al incorporar plumas (formada de material biológico muerto) en su estructura, no tiene una sensibilidad especial. En cambio, las alas de los pterosaurios estaban formadas por piel viva, vascularizada y con sensores. Esto podría darles información adicional y permitirles mantener la cabeza quieta mientras el cuerpo se bambolea durante el vuelo.

En muchos casos, la membrana del ala se extendía en el propatagio (es el espacio desde el brazo hacia el cuello) y el uropatagio (desde las patas hasta la cola). Los pterosaurios con cola larga poseían en el extremo una extensión plana que podría servir como timón durante el vuelo.

Sin embargo, existen ciertas dudas sobre donde se adhería el pliegue del ala. Una alternativa es cerca del tobillo (es la forma clásica de dibujarlos) y la otra es en la cola. Si la membrana se adhería a la cola, dejaba las patas con mayor libertad de movimiento y quizás podrían ser usadas para capturar peces en la superficie del agua como lo hacen algunas águilas actuales, aunque las patas de los pterosaurios no son tan prensoras.

En las manos poseían tres dedos cortos (son los dígitos I, II y III). El dedo IV en cambio se extendió para formar el ala, mediante cuatro falanges largas y delgadas. El dedo V se perdió (también es posible que el I sea el pteroides y el V sostenga el ala. Una articulación permitiría plegar el ala y flexionarla regulando la superficie de sustentación durante el vuelo (Fig. 11.11). Los dedos, así, posibilitaban asirse como si fueran garras si trepaban a los árboles, o apoyarse con los nudillos si se paraban en cuatro patas (como el gorila).

Una poderosa cintura escapular en el hombro permitía sostener el ala y los músculos. Los puntos de inserción de los músculos fueron el húmero en el brazo

y el esternón en el pecho (Fig. 11.11). Como en las aves, aunque difiriendo en la forma, los pterosaurios habían desarrollado en el esternón un punto de fijación para los músculos pectoral y supracoracoideo.

Las técnicas de movimiento

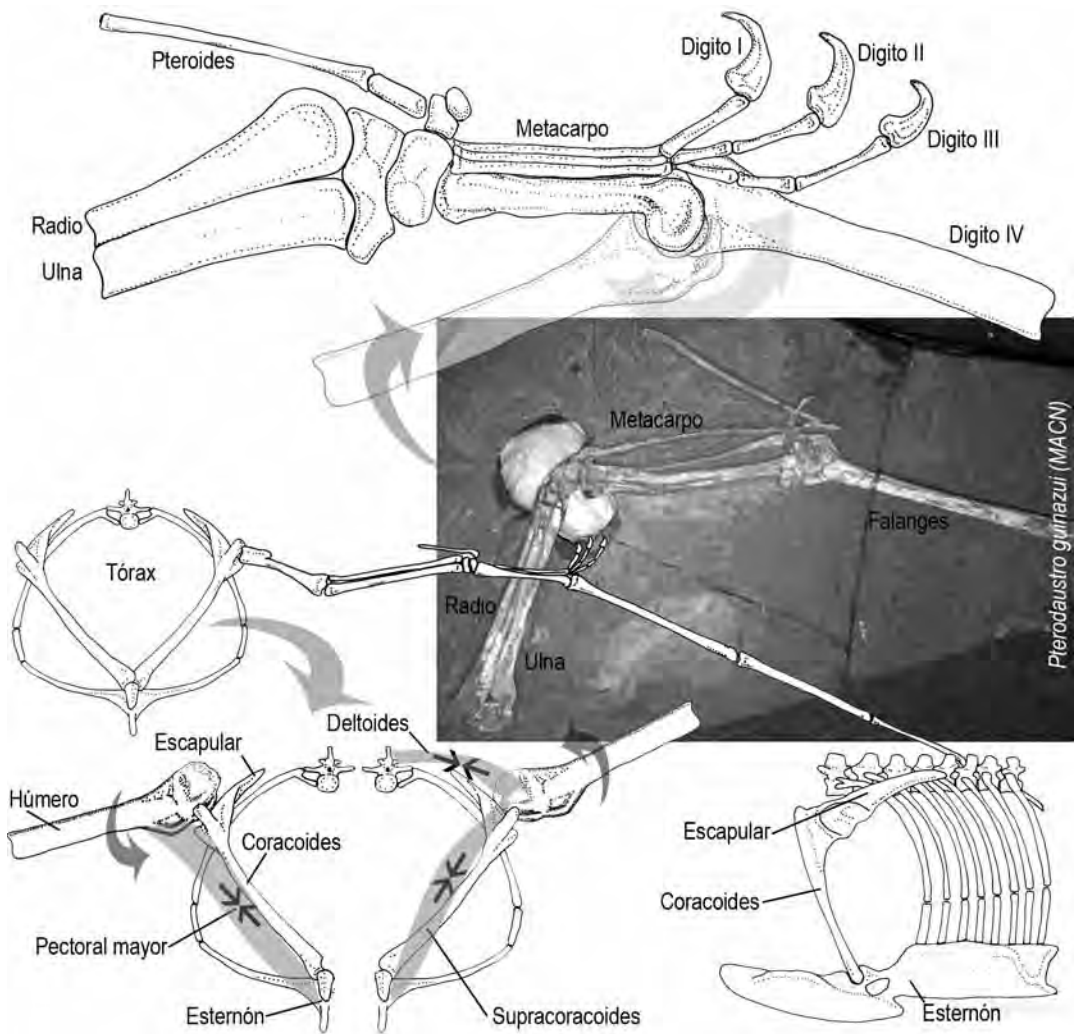
La forma y superficie del ala, comparada con la de las aves, sugieren un vuelo lento pero maniobrable. Es evidente que los pterosaurios carecían de las variadas herramientas con las que las aves estabilizan el vuelo. Las plumas forman una variada gama de superficies aerodinámicas que la sola piel de los pterosaurios no puede imitar. Por ejemplo, las aves tienen el álula que es una saliente a mitad del ala, a la altura donde los pterosaurios tienen sus dedos. Las plumas cobertoras del ala trabajan como los flaps de los aviones reduciendo la turbulencia; esto está ausente en los pterosaurios. La cola en las aves es usada extendida como un abanico, a la manera de un timón. Solo las aves entre los vertebrados voladores disponen de estas herramientas, lo cual hace suponer que el vuelo de las aves es mucho más complejo y variado que el que podríamos haber visto en los pterosaurios.

El húmero y esternón sugieren una musculatura de vuelo bastante fuerte como para asegurar el movimiento del ala. Aunque los pequeños pterosaurios seguramente utilizaban un vuelo batido y medianamente ágil, los grandes pterosaurios probablemente batían las alas con lentitud para elevarse y se mantenían planeando en corrientes térmicas o sobre las olas del mar.

Uno de los argumentos a favor del vuelo activo es que la piel del ala estaba reforzada mediante fibras que evitaban que pudiera plegarse. En los murciélagos, esta posibilidad se evita gracias a que la superficie del ala está dividida por los dedos; es decir, no es una superficie continua como en los pterosaurios.

Cuando se colocaron modelos en el túnel de viento se pudo comprobar que un pterosaurio de unos 15 kg de peso, aleteando, podría moverse a una velocidad mínima de 15 km/h y una máxima de 55 km/h. Lo más probable es que mantuviera un tipo de vuelo que alternara el aleteo y el planeo, tal cual lo hacen hoy las gaviotas.

Se han sugerido variadas formas para iniciar el vuelo. Saltando desde un acantilado o desde un árbol o elevándose desde la superficie de las olas cuando estaban en el agua. Es probable que desde una posición plana abrieran las alas y permitieran que el viento se embolsara en sus pliegues impulsándolos lentamente y sin gasto de energía, hacia arriba, hasta poder iniciar el aleteo activo. Aún sin viento suficiente, desde la misma posición con las alas extendidas hacia arriba podrían dar un primer aleteo energético. También las aves utilizan



11.11. Los huesos y músculos del ala del pterosaurio. Los dígitos I, II y III se observan como una pequeña garra a mitad del ala. El dedo IV se ha extendido mediante cuatro falanges mucho más desarrolladas en diámetro y largo. Un hueso pequeño (el pteroides) permite la inserción de un tendón que soporta al propatagio, que es la parte del ala que se ubica delante, hacia el cuello. Algunos sostienen que el pteroides podría ser el primer dedo transformado. Cuando se observa el tórax de frente se ponen en evidencia los músculos usados para el vuelo. Los huesos involucrados (el húmero en el brazo es el que se mueve durante el aleteo) son accionados por los músculos que lo tiran hacia abajo (el pectoral mayor) y hacia arriba (el supracoracoideo y el deltoides). El esternón no se extendía hacia abajo como en las aves, sino que hacia delante (se lo llama cristospina).

estas técnicas cuando las condiciones lo requieren (Fig. 11.13).

El tamaño de algunos pterosaurios genera una incógnita para los límites del vuelo. Si tomamos los datos extrapolados de *Quetzalcoatlus northropi* de Texas, habría sido un animal de once a quince metros

de envergadura, lo que supone un peso de 100 Kg (Fig. 11.12). Esto lo deja más allá de la escala de vuelo por aleteo y quizás sin resistencia en la piel para sostener el pliegue del ala. Pero un caso así de gigantismo y las dudas que deja sobre la capacidad de vuelo no debe extrañarnos. Un ave del Cenozoico (*Argentavis magnifi-*

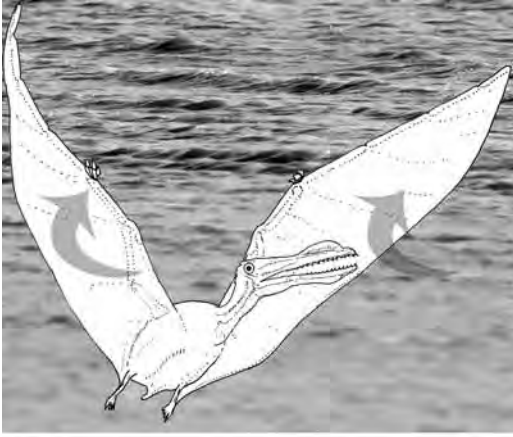


11.12. Uno de los autores (S.A.) junto al esqueleto del pterosaurio azdárquido *Quetzalcoatlus northropi*, exhibido en el Musée des Dinosauriens, en Espéraza, Francia. Aunque esta especie es norteamericana, los azdárquidos eran de distribución global, y se los ha hallado en Uzbekistán (*Azhdarcho*), Hungría (*Bakonydraco*) y la Patagonia.

cens, similar a un cóndor actual) tenía una envergadura y peso también en el límite de lo que se cree es el máximo mecánico (Fig. 13.8). Seguramente ambos utilizaban técnicas de partida y vuelo particulares, y vivían en ambientes muy propicios para el gigantismo.

En el capítulo 13 se mencionan aspectos de la vida y el vuelo de *Argentavis* que podrían servir para una extrapolación sobre el vuelo y la conducta de los pterosaurios gigantes.

Sobre la postura en tierra de los pterosaurios



11.13. Posible técnica para alzar el vuelo en los pterosaurios. Se trata de extender las alas mientras el viento se embolsa en el pliegue de piel a medio extender. Esta técnica es usada por algunas aves costeras y es especialmente útil en áreas abiertas con leves brisas.

también se han generado conjeturas contrapuestas. Las alternativas son dos, una posición cuadrúpeda del animal, apoyado sobre los cuatro dígitos ubicados en la mitad del ala o una posición bípeda (apoyado sobre los dedos del pie, como las aves). La posición bípeda, aun siendo temporaria, le habría permitido hacer cortas carreras para lograr impulso y alzar el vuelo. Pero, ¿era esto posible?

Los pterosaurios tenían una pelvis más parecida a los primeros reptiles arcosaurios (*Euparkeria*, con una posición semierecta), que a las aves (Fig. 11.15). Quizás, los pterosaurios más pequeños tenían una posición bípeda similar a las aves, pero los mayores se soportaban normalmente sobre los cuatro miembros. El movimiento bípedo supone que los pterosaurios apoyaban las puntas de las patas, cosa que no coincide con la estructura de las patas ni con las huellas que muestran rastros de apoyar la pata completamente, junto con marcas de las alas (Fig. 11.14).

Asimismo, el desarrollo del cerebro acompañó a la complejidad del vuelo y la conducta de estos reptiles voladores. El cerebro de los pterosaurios era mayor que el de otros reptiles de sus tiempos. Como es esperable, muestran un gran desarrollo las áreas del cerebro dedicadas a la visión y la motricidad, lo que apunta a un excelente control en la maniobrabilidad del vuelo. Estas áreas son aun mayores a las observadas en las aves, que son las de mayor desarrollo actual. En cambio, la parte del cerebro dedicada al olfato estaba subdesarrollada (Fig. 11.16).

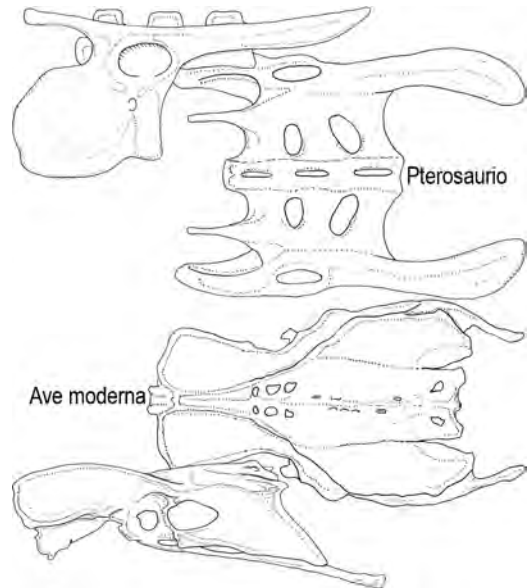
La encefalización general de los pterosaurios era menor a las aves actuales. El tamaño del cerebelo se encuentra por encima de muchos reptiles pero por debajo de las aves. El cerebelo es de extrema importancia en la regulación y coordinación de la actividad motora, por lo que un análisis de su forma externa puede entregar información valiosa sobre la motricidad.

2.3. Alimentación y reproducción

El desarrollo del vuelo supone una elevada tasa metabólica, por ello es que se considera a los pterosaurios animales de sangre caliente. Una capa de pelo les permitiría mejorar el aislamiento térmico y la presencia de estructuras semejantes al pelo ha sido probada al menos en los restos fósiles de *Sordes pilosus* en Rusia. También se ha sugerido que las crestas que se observan en muchas especies de pterosaurios o la circulación de sangre en la membrana del ala servían para la termorregulación.

La alimentación

Una vida ligada a los espejos de agua sugiere un



11.14. Si bien existen muchas semejanzas entre pterosaurios y aves, las cinturas pélvicas son muy distintas. El pterosaurio tiene una cintura mucho más parecida a los primeros reptiles terrestres. Esto obliga a una postura diferente y quizás a una posición cuadrúpeda, plegando las alas y apoyando el cuerpo sobre la articulación de los tres dedos vestigiales.



11.15. Posible postura de los pterosaurios en tierra. Algunas huellas fósiles apuntalan esta hipótesis.

ambiente con frecuentes vientos (aunque sean débiles) que les permitirían alzar el vuelo con la técnica ya mencionada. En estos ambientes, la principal fuente de calorías para mantener un metabolismo elevado proviene de los peces moluscos y crustáceos.

La mayoría de las especies muestra dientes separados, delgados y con punta, útiles en la pesca y que permitían tragar al pez entero. Otros, en cambio, carecían de dientes. Cuando se analizó la articulación de la mandíbula se observó que podrían abrirla en forma muy amplia y que quizás disponían de una bolsa debajo de la mandíbula inferior (como el pelícano) que les hubiera permitido acumular el alimento que tragaban entero.

En algunos casos se ha sugerido que se nutrían de frutas, pero cuando se encontraron restos de comida en el estómago solo se ha podido observar que comían peces. Es factible que completaran la dieta con crustáceos e insectos (las libélulas son comunes como restos fósiles que acompañan a los pterosaurios). Por otro lado, casi nada se conoce de los pterosaurios continentales, los que no vivían ligados a los grandes cuerpos de agua. Es muy posible que muchos de ellos (en especial los grandes azdárquidos) fueran carroñeros y hasta rapaces en el caso de otros más pequeños.

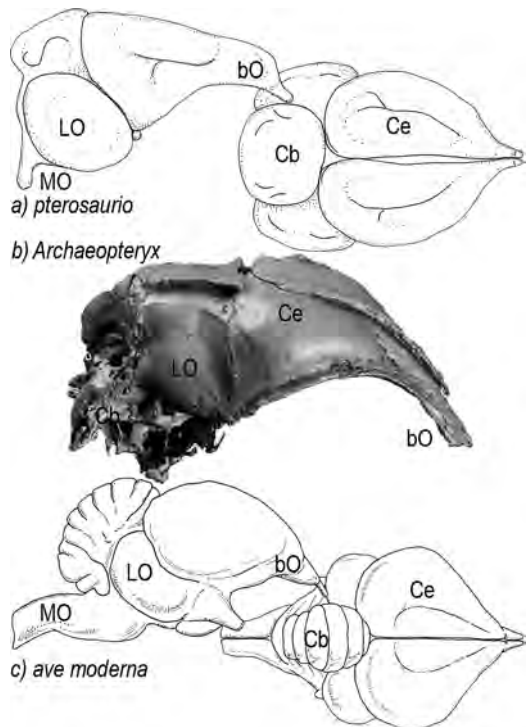
Foco de numerosos estudios recientes han sido las técnicas que podrían haber usado los pterosaurios para pescar. La gran mayoría de los pterosaurios se encontraron en depósitos marinos, lo que sugiere una

vida cercana al mar. Entre las excepciones se hallan el lacustre *Pterodaustro* y algunos pocos ejemplares de tierra firme en depósitos continentales del Cretácico superior de la Patagonia.

Muchos, si no todos los pterosaurios, tenían los pies palmeados, los que sugieren una herramienta de utilidad en la natación o en la optimización de una figura aerodinámica. Los pies tenían cinco dedos (las aves en cambio tienen entre dos y cuatro dedos, ningún ave tiene los cinco dedos, pues ya en los primeros terópodos se habían reducido).

Como en tantas otras oportunidades, se realizaron hipótesis sobre los métodos de pesca de los pterosaurios basados en las aves, que son el modelo mejor conocido.

Una hipótesis propone que pescaban volando a baja altura y que la cabeza y cuello largo podría ser de utilidad para alcanzar al pez en la superficie del agua. Esta técnica es aplicada hoy día por *Rynchops niger* (rayador) y *Anhanguera* podría estar especialmente capacitado para esta técnica (Fig. 11.17).



11.16. El cerebro de los pterosaurios basado en la cavidad craneal muestra mucha semejanza con *Archaeopteryx* y algo menos con las aves modernas. bO: bulbo olfativo; Ce: cerebro; Cb: cerebelo; LO: lóbulo óptico y MO: médula oblonga.

Se ha sugerido que los pterosaurios podrían nadar bajo el agua. Sin embargo, la posibilidad de que se sumergieran en picada es menos probable debido a la fragilidad de su sistema esquelético, a la abundancia de grandes y aparatosas estructuras en la cabeza y a un cuello frágil.

La evidente fragilidad de la membrana del ala no es un punto en contra. Los murciélagos son capaces de volar con agujeros en la piel y en muchos casos cicatrizan. Lo cual abre el abanico de posibilidades sobre las costumbres de pesca en los pterosaurios. Sin duda, el tamaño de la especie de pterosaurio era una variable, al considerar la forma de obtener el alimento.

Pterodaustro guinazui es un caso particular de pterosaurio de Argentina y Chile. Desde 1970 se han encontrado centenares de especímenes, donde la principal fuente de fósiles en la Formación Lagarcito en San Luis, Argentina.

Pterodaustro (Fig. 11.18) se encontraba en un ambiente de lagunas de agua dulce de unos 125 Ma de antigüedad. Así lo demuestran los peces fósiles asociados. Con una envergadura de 1,8 metros, la característica distintiva de este pterosaurio son los dientes apretados y largos (unos 500 dientes de cada lado) que porta en sus mandíbulas.

Cuando se estudió un corte microscópico de estos dientes se pudo observar que se trata de un caso único en la evolución dental, diferente en estructura pero similar en uso a las barbas de las ballenas que se alimentan de plancton. Los dientes de *Pterodaustro* eran cilíndricos con cobertura de dentina y una cavidad central de pulpa. Mientras que las barbas de las ballenas son en cambio, estructuras de queratina (como las uñas) que cuelgan desde el maxilar.

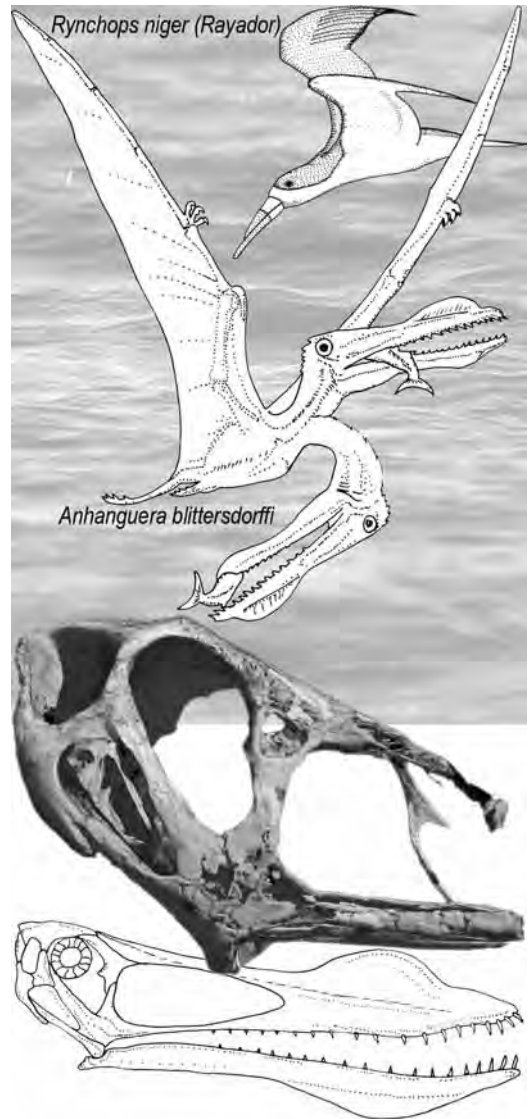
Los dientes del maxilar de *Pterodaustro* eran pequeños y podrían servir para peinar y limpiar a los inferiores que eran los largos. La hipótesis aceptada es que eran usados para el filtrado en aguas bajas. Esto lo convierte en un animal con un tipo de alimentación similar a los flamencos, quienes poseen un pico con barbas parecidas mucho más cortas que son usadas para el filtrado.

¿Pterosaurios migradores?

Patagonia y Australia eran, durante el Cretácico, continentes periantárticos, cercanos al polo sur, y aún allí se encontraban pterosaurios.

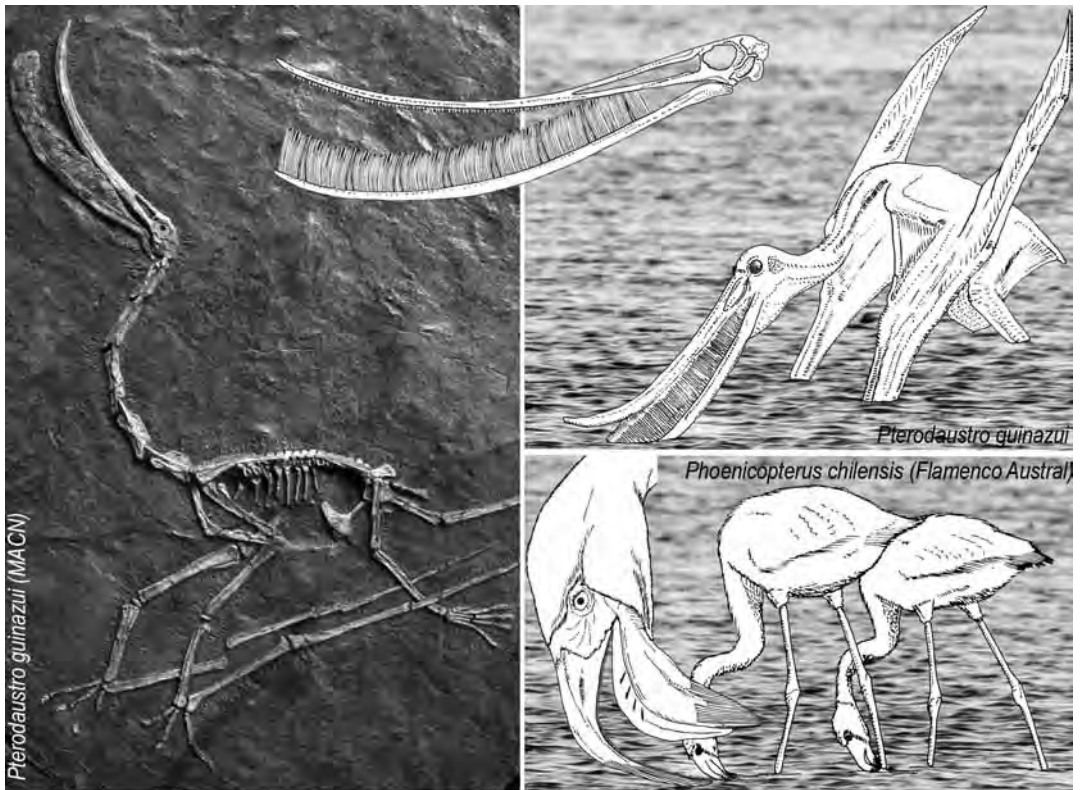
Esto evidencia que los pterosaurios habrían sido capaces de vivir en un clima con fuerte variación estacional e inviernos templados a fríos, pero sin duda poco luminosos.

Esta situación puede llevar a pensar que, como en el caso de las aves, pudieron haber emprendido migra-



11.17. *Anhanguera blittersdorffi* de la formación Santana en Brasil posiblemente pescaba volando sobre la superficie del agua y capturando los peces con el largo pico y tragándolos enteros. El rayador es un ave actual que utiliza esta técnica. Se muestra un detalle de la caja superior del cráneo.

ciones para buscar la mejor zona en cada época del año. ¿Podríamos entonces imaginar a grupos de pterosaurios moviéndose entre centros de nidada y alimentación siguiendo a las estaciones, tal cual lo hacen las aves migratorias actuales? ¿Qué mecanismos utilizarían para orientarse? Este tema se tratará en la evolución de las aves, en el capítulo 13.



11.18. *Pterodaustro guinazui* de Argentina y Chile tenía un pico que filtraba el alimento en el agua de baja profundidad haciendo uso de la muy particular dentificación en forma de filtro. Esta técnica es similar a la usada por los flamencos actuales.

Sin embargo, es importante pensar en la respiración de estos animales. En las aves existe un ciclo de respiración de cuatro tiempos con una circulación de aire unidireccional en los pulmones. Este sistema, ya presente en muchos dinosaurios, permite volar a grandes alturas sin necesidad de aclimatación. Se desconoce si los pterosaurios tenían un sistema semejante o sacos aéreos. Suponiendo que no, las técnicas de vuelo migratorio no serían posibles. En ese caso debemos pensar en migraciones más cortas, como en el caso de algunas especies de murciélagos que tienen un sistema respiratorio más parecido al que habrían tenido los pterosaurios.

Es posible que ciertos pterosaurios realizaran movimientos anuales siguiendo las costas en el sur de Gondwana, como hoy lo hacen las aves costeras de la Patagonia.

A fines del Cretácico, las grandes inundaciones producidas por los mares someros como el Mar de Haruin en Santa Cruz, el Mar de Kawas en la Cuenca Neuquina y el extenso Mar de Pacha, que recorrió el interior argentino e inundó el sur de Bolivia, produjeron un ambiente

muy propicio para la proliferación de pterosaurios. Sin embargo, sus hallazgos no son aún frecuentes en esas capas.

La reproducción

Las evidencias sobre la sexualidad de los pterosaurios están por el momento ocultas. No se dispone de pruebas suficientes sobre los huevos, aunque se han publicado diversos descubrimientos. La posibilidad de que dieran a luz crías vivas (como los ictiosauros) está descartada. No se han encontrado pruebas certeras de dimorfismo sexual, si bien se ha especulado al respecto con variaciones estadísticas sobre muchos especímenes que muestran dos concentraciones en el tamaño del cráneo y las alas (lo cual sería un indicio de dimorfismo entre machos y hembras).

También se han encontrado diferencias estadísticas en el tamaño de la pelvis, lo que sugiere un canal pélvico más grande para las hembras, pero aun pequeño con respecto a otros vertebrados. Esto sugiere que ponían huevos pequeños y alargados que permitían acomodar

al embrión con los huesos de las largas alas plegadas (Fig. 11.19).

Tal como ocurre en sus hermanos los dinosaurios y sus representantes las aves modernas, es probable que las crías nacieran con las alas pequeñas y que los huesos crecieran rápidamente. Esto requeriría del cuidado parental durante un tiempo en el nido. Se han encontrado huevos de pterosaurios que muestran un embrión desarrollado con las alas plegadas y quizás de un tamaño suficiente para volar.

Una prueba de que los pterosaurios tenían cierto grado de cuidado parental es la acumulación de restos de *Pterodaustro* en unos pocos metros cuadrados. En el mismo espacio se encuentran conchillas de crustáceos bivalvos que podrían ser parte del alimento. Esto apoya la hipótesis de que la forma de alimentación y cuidado parental de *Pterodaustro* era muy similar a la de los actuales flamencos, que se reproducen en grandes concentraciones para dispersarse durante la época de reposo reproductivo.

Algunos pterosaurios desarrollaron crestas óseas en la cabeza que podrían ser útiles como estabilizadores durante el vuelo, como timones para girar en el aire o para compensar el peso del largo pico. Pero también se ha sugerido que eran usadas en la termorregulación y la misma característica ha sido atribuida a un distintivo



11.19. El canal pélvico de los pterosaurios en general es pequeño por lo que se supone que los huevos debieron serlo también. En realidad se trataría de huevos alargados, lo que permitiría acomodar los huesos de las alas plegadas.

sexual de los machos mediante una coloración destacada. Como siempre, es preferible evitar las generalizaciones y suponer que en cada especie la utilidad podrá ser algo diferente, tal cual se puede observar hoy día en las aves.

Como es esperable, el análisis estadístico de muchos pterosaurios de la misma especie muestra que la cavidad de los ojos comparada con el cráneo era más grande en jóvenes que en adultos. También muestra que los huesos crecían a diferente velocidad. Todo esto es coherente con el resto de los vertebrados.

La historia de los dinosaurios abarca un amplio período desde 230 Ma hasta los 65 Ma. Sin embargo, 20 Ma antes de sus inicios, justo tras la extinción Permo-Triásica, muchos de los sobrevivientes mostraban características que les permitían sobrevivir en los desiertos y en los inhóspitos climas de una Pangea devastada. Las principales herramientas eran aquellas que representaban un aislamiento térmico y un alejamiento del calor que irradiaba el suelo. Desarrollando versiones propias de muchas de esas características es posible que se haya dado una competencia de adaptaciones entre grupos distintos y con una locomoción diferente que se encuentra representada en Ischigualasto (capítulo 10). También es posible que una partición de los hábitats generara especializaciones y que una posterior expansión de uno de los hábitats conllevara la expansión de un grupo en particular. Lo cierto es que dominando en muchos de esos campos, los dinosaurios hace 230 Ma se diversificaban en varios grupos y tuvieron un considerable éxito evolutivo. Probablemente hace unos 200 Ma, varias de sus ramas dominaron las técnicas de vuelo, aunque solo una llegó hasta nuestros días: las actuales aves (capítulo 13). Tan antiguos como los dinosaurios, los mamíferos se diversificaron genéticamente en sus cuevas subterráneas o en los árboles.

12 Tierra de dinosaurios

Los dinosaurios son la mayor atracción en los museos, en especial para los niños de entre cinco y once años, aunque también para los adultos. Los psicólogos han intentado explicar el porqué de la llamada “Edad de los dinosaurios” en el desarrollo de los niños. Quizás sea por su tamaño, por su diversidad, porque la imaginación puede hacer de ellos algo vivo y muy extraño. Se dijo también que es porque ya no están o porque en realidad son grandes e inalcanzables como los padres. Lo cierto es que con la ayuda de los medios de comunicación el atractivo de los dinosaurios ha incrementado la popularidad de este grupo de reptiles.

Los dinosaurios representan también los extremos y es por ello que se buscará en el dinosaurio recién descubierto que sea invariablemente el más grande, el más pesado, el más viejo, el “más” en algo. Y si así no fuera, será el eslabón que faltaba, como si la vida pudiera ponerse en una línea, una cadena en la que un eslabón fuera lo que se necesita para completar la Historia Natural. En realidad, la vida, más que a una cadena, se parece a un arbusto intrincado y densamente ramificado desde su misma base. Los eslabones perdidos no existen, son apenas ramitas poco conocidas.

Sobre los dinosaurios se ha escrito mucho. La mayoría de los libros que se observan en una biblioteca de ciencias naturales describen sus especies en detalle. Sin embargo, en los mismos se trata a los dinosaurios como una selección de fútbol donde se les da un nombre y determinadas características sin importar demasiado las relaciones entre ellos. Muy pocos hablan sobre la fisiología y la conducta, sobre las innovaciones evoluti-

vas que allí ocurrieron. De esta forma, enfrentados a una abundancia y una carencia de datos, vamos a intentar sumergirnos en la carencia. Este será el punto de vista de este capítulo, sobre cómo surgieron, cuáles eran parientes, su clasificación y mucho sobre “la evolución en acción”.

1. Dinosaurios sudamericanos

Hablar de dinosaurios de una región en particular tiene poco sentido. Esas barreras no existían en aquella época. El mundo era de ellos. Los dinosaurios que vivían en Buenos Aires (¡sí, los había!) podían migrar cada año y pasar una temporada en la Antártida, en Egipto o en Nueva Zelanda. Y esto fue así en los inicios, cuando todos los continentes se hallaban reunidos en uno solo: Pangea. Por ello, no podemos decir que los primeros dinosaurios se hayan originado en la Argentina, es sólo que allí, las evidencias se preservaron bien.

Los pre-dinosaurios

Como sobrevivientes de la edad anterior, a principios del Triásico (240 Ma), los sinápsidos y los reptiles se disputaban el predominio en los ambientes continentales.

Aunque los sinápsidos (es decir, nosotros y nuestros ancestros) habían dominado en el pasado Pérmico, la extinción masiva había dejado a sus linajes con pocos representantes y a las grandes formas carnívoras (como los gorgonópsidos, poderosos sinápsidos cuadrúpedos de aguzados colmillos), completamente devastadas. En

cambio, aunque los reptiles también sufrieron la extinción, sus características naturales, antes inadvertidas, les dieron, en el mundo cambiado, ventajas inesperadas relacionadas a la supervivencia en ambientes que se habían hecho desérticos.

Por ejemplo, a diferencia de los sinápsidos, que eliminaban sus desechos con abundante orina líquida (un terrible desperdicio de agua en un mundo muy árido), la mayoría de los reptiles desechaban una pasta casi sólida de ácido úrico.

Los sinápsidos tienen una gran cantidad de glándulas en la piel por las que transpiran en cantidad al refrigerarse, mientras que los reptiles tienen muchas menos.

Los sinápsidos que sobrevivieron a la extinción tenían un sistema de locomoción relativamente torpe en comparación con el de muchos reptiles, que para ese entonces, desarrollaban formas nadadoras, voladoras, corredoras que caminaban sobre las puntas de sus pies y hasta ¡bípedas! como ya hemos visto antes (Capítulo 10).

Entre los reptiles, muchos linajes fueron exitosos, pero serían los arcosaurios los más conspicuos. Aunque el alejamiento del piso fue general en los reptiles, los arcosaurios se destacaron en distintos modos, logrando el alejamiento del cuerpo del suelo y permaneciendo casi en puntas de pie, parados sobre los metatarsos (eran digitígrados) o adquiriendo una postura bípeda, como ciertos herbívoros del linaje de los cocodrilos (*Effigia* y *Sillosuchus*) y también dinosauriomorfos insectívoros (*Marasuchus*, *Dromomeron* y *Silesaurus*).

Los dinosauriomorfos, a partir de la posibilidad anatómica de ubicar las piernas directamente bajo el cuerpo y apoyándose en forma digitígrada, originaron un prolífico linaje de bípedos que sigue existiendo en las aves de nuestros días.

El bipedismo de aquellos dinosauriomorfos, que heredarían los primeros dinosaurios, se basa también en el mantenimiento de una columna vertebral horizontal y un largo cuello en "S", que favorecía un movimiento de la cabeza amplio y hábil. Una posible ventaja de este cuello, junto con un preciso control de la musculatura asociada, era que facilitaba la captura de insectos voladores. Las patas se encontraban debajo del cuerpo en lugar de tener una orientación divergente hacia los costados. (Sobre *Marasuchus* puede consultarse el capítulo 10).

Es también altamente posible que aquellos tempranos dinosauriomorfos poseyeran una cubierta semejante al plumón de las aves y la temperatura de su cuerpo fuera constante, tal como lo expresara visionariamente en sus ilustraciones Gregory Paul.

Con estas herramientas en mano, los primeros

dinosauriomorfos se convirtieron en presencias veloces y molestas para los grandes predadores de la época, los descomunales predadores terrestres, los raurisquidos, a quienes ya conocimos en el capítulo 10.

Los primeros dinosaurios

Es a mediados del período Triásico cuando la estirpe de los dinosaurios comienza a tomar presencia en los ecosistemas. En Argentina y Brasil, en rocas de las formaciones Ischigualasto y Santa María respectivamente, se encuentran representados estos primeros pasos en su evolución. Datan de entonces (hace 230 Ma) los restos fósiles de *Eoraptor* (Fig. 12.3) y *Herrerasaurus*, que ejemplifican a los primeros dinosaurios carnívoros.

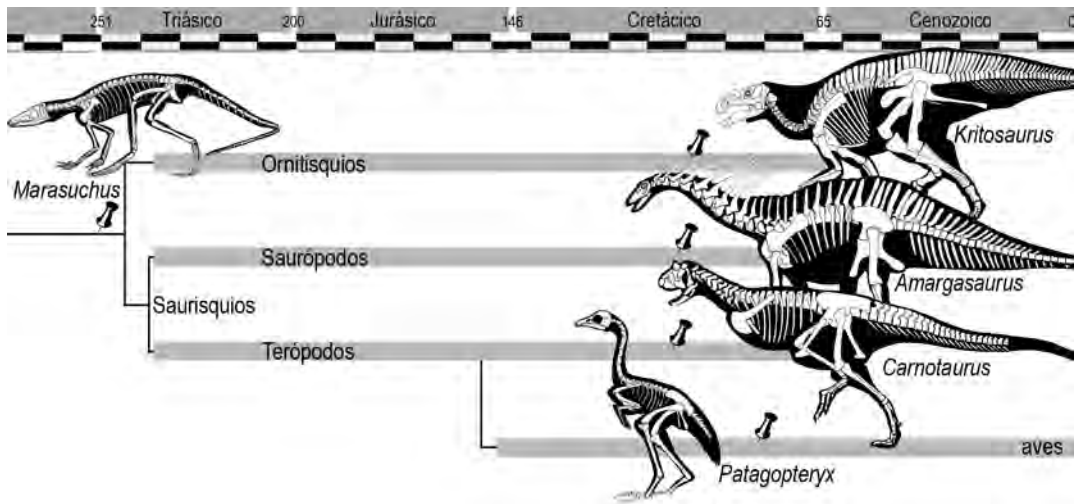
Sin embargo, en este punto es necesario introducir algo de la clasificación tradicional de los dinosaurios para aclarar la nomenclatura.

Desde sus tempranos orígenes los dinosaurios se dividieron en dos linajes marcadamente definidos y diferentes, tanto que para algunos investigadores en realidad uno de ellos no pertenecería a los verdaderos dinosaurios, sino a un linaje diferente de arcosaurios. Para la mayoría de los dinosaurios son los órdenes Ornithischia (ornitisquios) y Saurischia (saurisquios), de acuerdo con la forma de la cadera o cintura pélvica (Fig. 12.1 y 12.2).

Los principales linajes de dinosaurios se habían diferenciado ya hace 230 Ma y dominaron los ecosistemas terrestres hasta hace 65 Ma. A lo largo de ese tiempo, más de 150 Ma, los dinosaurios fueron acumulando sustanciales diferencias entre ellos e incrementando el número de sus especies. Aun hoy, las aves, únicos dinosaurios vivos, son los vertebrados terrestres con mayor número de especies.

Como se ha explicado antes, no es posible considerar a un grupo recortando parte de sus descendientes, por lo que no es posible hablar de dinosaurios sin incluir a las aves, una parte importante de ellos. Sin embargo, dado que a veces con fines explicativos es necesario separarlos, se habla de "dinosaurios avianos" o aves y de "dinosaurios no avianos". En este capítulo tratamos principalmente a los "dinosaurios no-avianos". Las aves, aunque dinosaurios al fin, son tratadas en forma independiente en el capítulo 13.

Los ornitisquios se desarrollaron originalmente como formas de herbívoros pequeños y ágiles como el temprano *Pisanosaurus* de Ischigualasto, con dientes alojados en poderosas baterías que los reemplazaban continuamente y mejillas carnosas que permitían retener el alimento masticado. Sus distintos linajes incluyen principalmente a tres grupos: los tireóforos (estegosaurios, de lomos con hileras de placas y anquilosaurios,



12.1. Cladograma de los dinosaurios tomando como referencia algunos encontrados en Argentina. El origen de los dinosaurios se estima en 240-230 Ma. *Lagosuchus* es un pre-dinosaurio relacionado a los iniciadores de este linaje. Las ramas de dinosaurios son dos: ornitisquios y saurisquios. A su vez, estos últimos se dividen en saurópodos y terópodos. Una rama de los terópodos son las aves actuales.

acorazados y a veces con mazas de puntas en la cola), los marginocéfalos (ceratopsios de largos cuernos y paquicefalosaurios, de cabezas abovedadas) y los ornitópodos (iguanodontes y hadrosaurios, o dinosaurios de pico de pato). En todos ellos, un hueso de la cadera, el pubis, en lugar de dirigirse hacia adelante como en la mayoría de los reptiles, se dirige hacia atrás, dando más lugar a la cavidad estomacal, una característica óptima para permitir una alimentación herbívora, con grandes cámaras donde se acumule la vegetación.

A pesar de que como todo linaje antiguo tuvieron una distribución mundial, durante el Cretácico superior experimentaron una mayor dispersión en el hemisferio norte (Laurasia), mientras que en el sur (en Gondwana), tenían un papel menor, superados por los saurisquios.

Los dinosaurios ornitisquios no se han preservado con suficiente abundancia en sus primeras etapas, aunque el registro y la comparación con continentes vecinos, permite reconocer los tipos de ornitisquios presentes en Sudamérica.

El registro de rocas del Triásico ha provisto de formas ya especializadas como los bípedos *Pisanosaurus mertii*, de San Juan y un heterodontosáurido en Santa Cruz.

Pisanosaurus mertii es probablemente el ornitisquio mas antiguo conocido. Tan raros son en Sudamérica, que solo hay restos parciales de un solo ejemplar en Ischigualasto (235 Ma), entre centenares de miembros de otras especies. Tenían la dentadura y el maxilar especializados en la masticación de plantas duras (la flora de

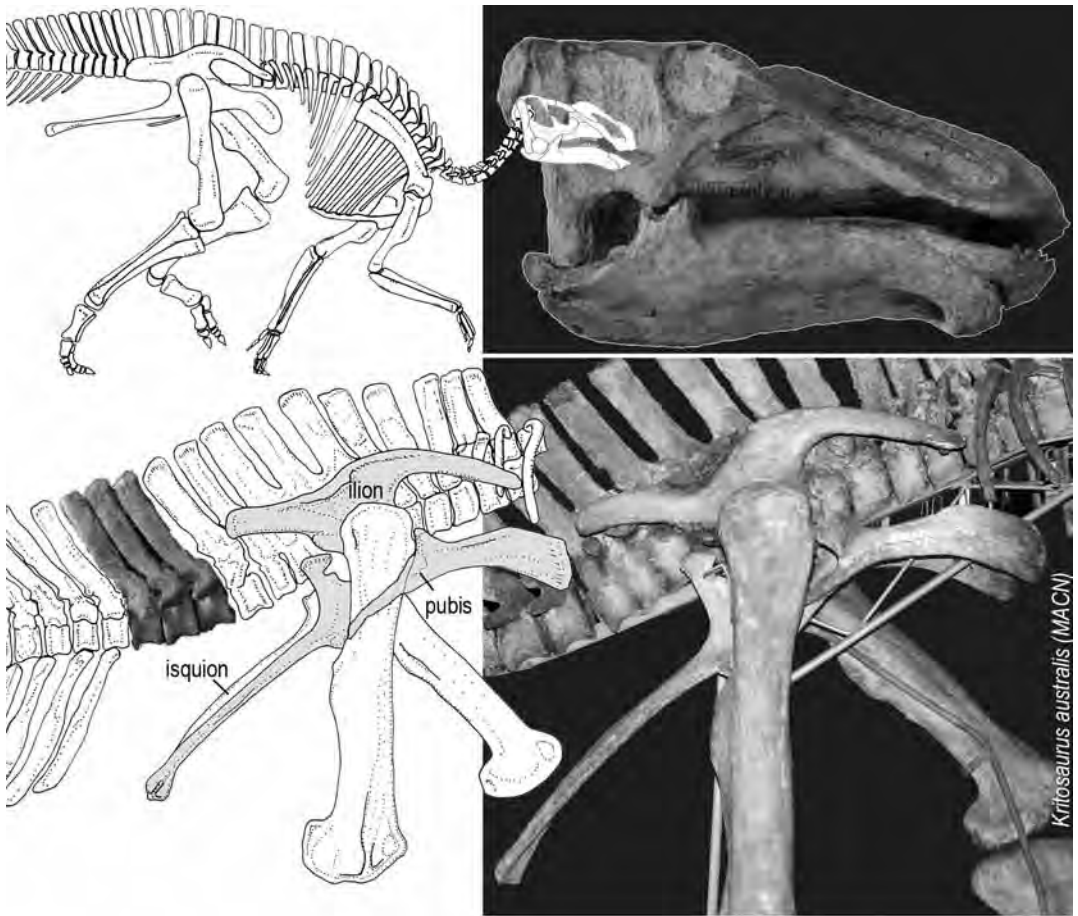
coristospermales). Por el maxilar se sabe que tenían una mejilla cerrada que evitaba que la comida se perdiera por los costados de la boca.

Las rocas jurásicas han provisto restos de heterodontosauridos en Chubut, así como las huellas de *Delatorrichnus goyenechei* en Santa Cruz, un rastro de pie y una mano muy pequeña, mientras que en Venezuela se han colectado restos completos de ornitópodos.

Los **ornitisquios** fueron los principales dinosaurios herbívoros del hemisferio norte para fines del Cretácico. Entre las grandes formas herbívoras de fines del Jurásico e inicios del Cretácico, se hallaban los estegosaurios e iguanodontes. Sin embargo, al final del último periodo, el rol de herbívoros quedo repartido principalmente entre los ceratopsios (dinosaurios acorazados con grandes cuernos en la cabeza), los anquilosaurios (dinosaurios con el cuerpo completamente acorazado) y los hadrosaurios, o dinosaurios de pico de pato, todos ellos de Norteamérica, Asia y Europa.

En rocas cretácicas, los ornitisquios son mucho más abundantes, incluyendo un pequeño estegosaurio en Neuquén; ornitópodos relacionados a los iguanodontes en todas las provincias patagónicas y hadrosaurios como *Kritosaurus* y anquilosaurios en el norte patagónico.

La presencia de *Kritosaurus* en Los Alamitos (Río Negro, Argentina, mostrado en la Fig. 12.2) ha abierto el panorama ante el arribo de linajes alóctonos. La invasión de especies desde el norte habría ocurrido gracias a un puente entre continentes hace unos 70 Ma.

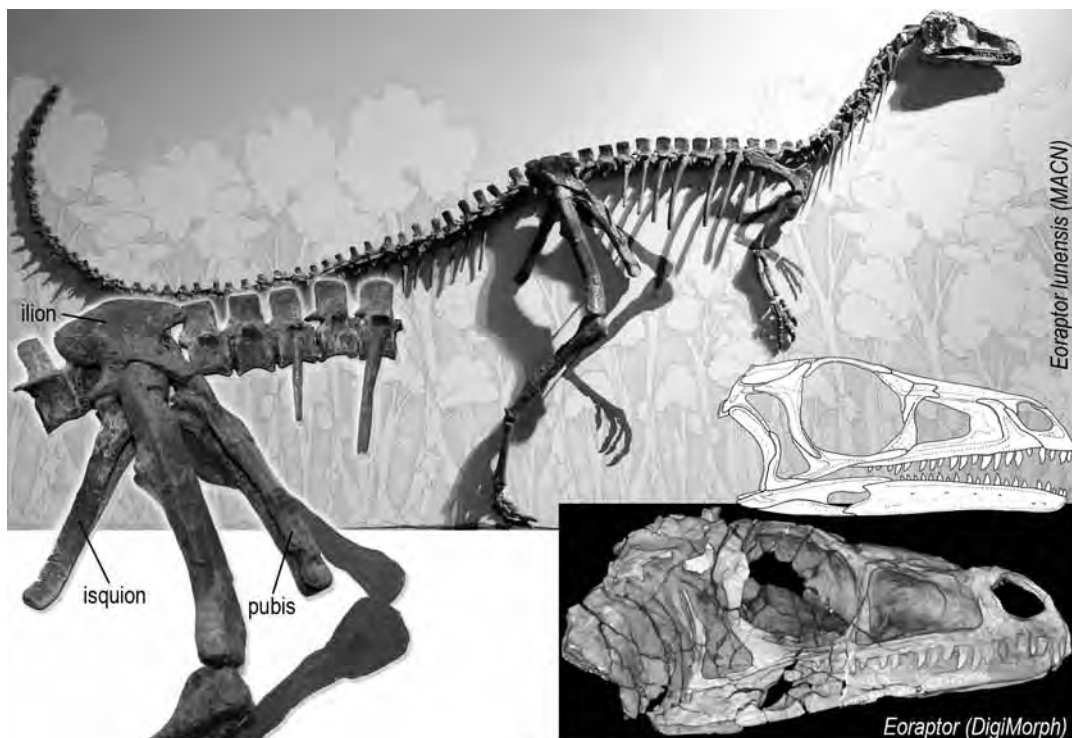


12.2. La diferencia clásica entre dinosaurios ornitisquios y saurisquios se encuentra en la cintura pélvica. Así como *Eoraptor lunesis* (Fig. 12.3) es un saurisquio, *Kritosaurus australis* un ornitisquio. Mientras que en los saurisquios el pubis se inclina hacia delante, en los ornitisquios el pubis se extiende hacia atrás. Algunas características visibles en *Kritosaurus* han sugerido que era un animal con un modo de vida cercano a los cuerpos de agua. Obsérvese que las vértebras de cola están aplanadas y son muy densas en sentido vertical, lo cual sugiere que podrían ser de utilidad para nadar (al menos solo podían moverse lateralmente). Pero quizás los músculos en la base de la cola no eran lo suficientemente fuertes y, por otro lado, los tendones osificados frecuentes en esqueletos de hadrosaurios dificultan esta interpretación. También la forma del cráneo sugiere que tenían las narinas en lo alto de la cabeza por lo que podrían respirar cuando estaban sumergidos. Sin embargo, la dentición es típica de un animal de pastoreo. Los hadrosaurios tienen hasta mil dientes (cilíndricos y apretados) acomodados en cuatro filas a cada lado de la mandíbula. Siguiendo la pista del desgaste y el espesor del esmalte de los dientes, se ha concluido que la mandíbula se movería hacia los lados. El desgaste de los dientes sugiere que comían plantas bastante duras y que los dientes eran reemplazados en forma permanente con el desgaste. Del contenido estomacal se ha verificado que consumían agujas de coníferas. Los animales vegetarianos deben consumir gran volumen de alimento para obtener las energías necesarias.

La similitud entre las especies de *Kritosaurus* del norte y del sur de América es grande, lo que sugiere una colonización muy rápida que no llegó a generar grandes cambios adaptativos relacionados al nuevo ambiente. De hecho, es posible que hayan seguido la línea de

costa de la ingresión del Mar de Pacha y del Mar de Kawas que en esa época inundaban Sudamérica.

Además, abundantes campos de huellas a orillas de lagos durante todo el Cretácico en Bolivia y Chile, dan cuenta de la cantidad de distintos linajes de ornitisquios,



12.3. *Eoraptor*, es uno de los dinosaurios conocidos más antiguos, junto con *Herrerasaurus*. Se lo coloca en la base de la evolución de los terópodos. Es un dinosaurio saurisquio y terópodo, que nos sirve de modelo para observar la estructura de la cintura pélvica.

iguanodontes, anquilosaurios y hadrosaurios que los poblaban.

Con respecto a los **saurisquios**, sus restos han sido hallados en Sudamérica con mucha más frecuencia. Los saurisquios tempranamente se dividieron en dos grupos: los herbívoros saurópodomorfos (prosaurópodos y saurópodos), cuadrúpedos, de cuello largo y con tendencia al gigantismo, y los carnívoros terópodos (tetanuros y ceratosaurios), bípedos y cazadores o, en algunos casos, carroñeros. En las rocas del Triásico medio de Ischigualasto, San Juan (230 Ma), se han hallado carnívoros (*Eoraptor* y *Herrerasaurus*), pero los saurópodomorfos han sido escasos. Sólo recientemente, los restos de *Panphagia* en Ischigualasto y *Saturnalia* en Brasil, ha permitido un empate entre los saurisquios del Triásico medio sudamericano.

Los saurópodomorfos son más abundantes en las capas de la unidad rocosa inmediatamente más joven, la Formación Los Colorados, con los prosaurópodos *Coloradisaurus* y *Riojasaurus*, y el terópodo *Zupaysaurus*, todos ellos con una antigüedad de 220 Ma.

De edad equivalente pero mucho más al sur, restos de una importante asociación de dinosaurios prosau-

rópodos conocidos como *Mussaurus* se han colectado en la provincia de Santa Cruz, permitiéndonos conocer una historia sobre cuidado parental (ver el Anexo a este capítulo).

Mientras el Triásico en Sudamérica fue testigo del nacimiento de las mayores líneas de saurisquios, el Jurásico muestra el alcance de los grandes tamaños en el linaje de los saurópodos. Aunque muy poco representado en sentido geográfico, el Jurásico medio de la provincia de Chubut ha provisto de abundantes restos de saurópodos (como *Patagosaurus* y *Volkheimeria*) y terópodos tetanuros (como *Piatnitzkysaurus* y *Condoraptor*).

Estos restos ilustran los inicios de una diferenciación profunda entre las faunas del norte y del sur como reflejo de la separación de los continentes en dos grandes masas: Laurasia al norte y Gondwana al sur.

En rocas del Cretácico, el registro de fósiles crece exponencialmente y se transforma en un desfile espectacular de estrellas. La primera parte del Cretácico, bien ilustrada en Neuquén y Chubut, representa una época en la que el gran continente del sur, Gondwana, comenzaba, a su vez, a fragmentarse.

Así como esta ocurriendo en nuestros días con el

La probabilidad de los dinosaurios

Los dinosaurios son producto de la contingencia e hijos indirectos de la Gran Extinción del Pérmico. Sin esta extinción y sin el “permiso para crecer” que obtuvieron al desaparecer los grandes predadores sinápsidos cuadrúpedos como los gorgonópsidos, nunca se hubieran desarrollado y el mundo no hubiera conocido a los dinosaurios... pero ocurrió.

Entre todos los reptiles bípedos que se desarrollaron en aquel tiempo, situaciones que desconocemos, probablemente ligadas a las habilidades locomotrices y a su cuidado del agua, hicieron que los dinosaurios descollaran entre los otros bípedos, tanto carnívoros como herbívoros, del grupo de los cocodriliformes raiisuquios.

Una vez que existieron y dominaron el mundo, su versatilidad y supervivencia a varias extinciones hizo llegar hasta nuestros días al menos a una de sus tantas formas: las aves. No obstante, nuestro conocimiento de la historia de los dinosaurios se basa principalmente en el registro fósil.

Los fósiles son, en realidad, extremadamente improbables y entregan una información exigua y por ello apasionante. Aunque todo resto preservado o marca de un organismo es un fósil, en realidad muchas partes, como los órganos blandos, no se suelen fosilizar. Por ello, sabemos muy poco sobre el sistema respiratorio y circulatorio de los dinosaurios.

En referencia a la unicidad de los fósiles, el antropólogo Alberto Salza cuenta una anécdota que tuvo con Richard Leakey (1944-). Para convencerlo de prestar el cráneo del *Homo habilis* para una muestra en Italia, le comentó que *La Pieta* de Michelangelo fue enviada a New York sin el menor daño. La respuesta fue: “Vea, aquella extraordinaria escultura es obra de un hombre y se puede rehacer. Pero esta es una obra de la naturaleza y no se rehace nunca más”.

Veamos el caso del más famoso de los dinosaurios. *Tyrannosaurus rex*, es una bien conocida especie fósil, y han podido estudiarse en detalle varios especímenes. Sin embargo, se han recuperado hasta el momento menos de 20 ejemplares fósiles (no completos). Considerando que un *Tyrannosaurus rex* maduraba sexualmente a los 18 años y vivía hasta los 30, en una especie que existió por cerca de 2 Ma y con generaciones de unos 20 años, debieron

existir unas 100 mil generaciones. Se ha supuesto que cada generación tenía unos 5.000 ejemplares, lo que da un total de 500 millones de ejemplares de *T. rex* que habitaron la Tierra. Es decir, que se ha recuperado un espécimen fósil por cada 30 millones de vivientes. Eso puede describir bien la rareza y la maravilla que representa un fósil.

El primer dinosaurio descrito fue *Megalosaurus* en 1824 y en poco menos de dos siglos, desde entonces, se acumularon algunos miles de especímenes de dinosaurios en los museos del mundo. Mientras que en algunos casos, las especies están representadas por un solo ejemplar, existen casos como el de *Maiasaura*, del que se conocen no menos de 200 especímenes.

Como en la actualidad, la duración temporal promedio de cada uno de aquellos géneros de dinosaurios se calcula entre los 5 y 10 Ma. A principios del siglo XXI se conocían cerca de 530 géneros y 800 especies, de los cuales solo cerca de la mitad están hoy considerados como válidos. Del resto se tienen diferentes niveles de dudas, muchas porque puedan ser sutiles variaciones de especies ya descritas y la mayoría porque, aunque puedan ser nuevos, no están lo suficientemente bien preservados como para clarificar sus características. Aunque la mayoría de los géneros de dinosaurios están representados por una sola especie, sólo tres géneros muestran cuatro especies, lo que en promedio nos lleva a 1,2 especies por cada género.

En cuanto a la distribución de descubrimientos por países, los Estados Unidos tienen 127 géneros, siguen China (109), Argentina (61), Mongolia (61), Canadá (43) e Inglaterra (33). Muchos géneros trascienden las fronteras actuales y son conocidos en varios países. Entre estos 5 países suman cerca del 75% de la diversidad de dinosaurios del mundo. En el período 1990-2005, la cantidad de dinosaurios conocidos en Argentina creció el 165%, seguido por China con el 132% y Estados Unidos con el 48%.

Utilizando la información disponible y el período de vida media de un género se ha estimado que existieron más de 1800 géneros de dinosaurios, de los cuales 530 son conocidos. Sin embargo, esta medida es sin duda inferior a la real. Con esos números, al ritmo actual de descubrimientos, a fines del siglo XXI estaríamos en condiciones de conocer entre el 75 y 90% de los géneros estimados.

Mar Rojo en África oriental, hace 130 Ma el Océano Atlántico comenzó a formarse como una grieta entre África y Sudamérica. La separación generó un proceso de aislamiento biológico que llevó a la aparición de una fauna (endemismo) particularmente interesante. A ambos lados del Atlántico la evolución siguió líneas separadas y divergentes, y los cocodrilos terrestres (conocidos como uruguysuquios o araripesuquios) desarrollaron formas independientes a ambos lados del recién formado Atlántico. A la vez, las plantas con flores supieron aprovechar la nueva llegada de vientos costeros húmedos y se expandieron por el mundo cretácico originando en un breve espacio de tiempo a la mayor parte de los grupos modernos.

Los continentes gondwánicos siguieron separándose pero hasta donde sabemos, Sudamérica permaneció circunstancialmente unida a la Península Antártica durante el Cretácico e inicios del posterior Paleógeno.

En el hemisferio norte, las cosas fueron muy distintas. Norteamérica se hallaba dividida en dos por un mar interior y Europa era una serie de islas donde evolucionaban tanto dinosaurios enanos como otros de gran tamaño.

Asia, separada del resto del mundo durante mucho tiempo, se había unido al oeste norteamericano por Beringia permitiendo el paso de una numerosa fauna donde se destacan dinosaurios, mamíferos y lagartos.

En el sur, los herbívoros más abundantes fueron los saurópodos, entre los cuales el grupo de los titanosaurios (muy bien representado en Gondwana) llegó a ocupar toda la escala de tamaños.

Los saurópodos fueron tan comunes que la relación de descubrimientos de especies entre saurópodos y terópodos es de aproximadamente 10 a 1, lo que no deja de ser sorprendente ya que cada uno de aquellos saurópodos era sin duda capaz de procesar toneladas de vegetales diarias, evidentemente sin perjudicar a aquellos ricos ecosistemas.

Entre el Cretácico inferior y medio, la época de los gigantes, se destaca *Argentinosaurus huinculensis*, con una longitud estimada en 35 metros. Otro titán un poco más moderno es *Futalognkosaurus*, de unos 30 metros, hallado en el Lago Barreales, y *Puertasaurus*, cuya edad es muy discutida pero sin duda del Cretácico superior.

A principios del Cretácico superior, estos descomunales titanosaurios convivían con los últimos sobrevivientes del grupo de los diplodocoideos (los rebauisaurios, ágiles saurópodos de pico de pato).

De menor tamaño, vivieron hacia fines del Cretácico superior saurópodos titanosaurios de diversos tipos como el neuquino *Rinconosaurus*, los rionegrinos *Bonitasaura*,

Rocasaurus y *Neuquensaurus* y los *Saltasaurus* del norte argentino.

En Gondwana, y luego sus parte constituyentes, los continentes del hemisferio sur, existió también una interesante variedad de terópodos. El paleontólogo argentino José F. Bonaparte postuló en 1986 que las ya notorias diferencias entre los dinosaurios del Hemisferio Norte y los del Sur, eran consecuencia de la separación de los antiguos supercontinentes Laurasia y Gondwana. Debido a ello, muchos grupos de animales y plantas habrían tenido una evolución independiente en cada lugar, surgiendo faunas y floras propias de una región (endémicas). Entre los terópodos se hallaban los abelisaurios y entre los saurópodos, los titanosaurios. Sin embargo, hoy sabemos que el panorama fue mucho más complejo, ya que muchos de esos grupos se habían ya originado antes de la separación continental.

Los fósiles cretácicos de la India y Madagascar, llamativamente similares a los de Patagonia, resultaron lógicos dado que la India, si bien hoy lejana, formaba parte de la antigua Gondwana. Sin embargo, el hallazgo de titanosaurios y abelisaurios (típicamente gondwánicos) en otros lugares del mundo y dromeosáuridos ("raptors"), típicamente laurásicos, en América del Sur, complejizaron las alternativas migratorias.

Durante toda la década de 1990, un equipo liderado por Fernando Novas halló no lejos de Plaza Huincul, Neuquén, en rocas de la parte baja del Cretácico superior, varios dinosaurios carnívoros entonces difíciles de explicar. Uno es el celurosaurio *Megaraptor*, emparentado con los carcarodontosáuridos y parte de un grupo mayor, los megaraptósidos, registrados ya en Mendoza (*Aerosteon*) y en Australia. Otro grupo es el de los alvarezsáuridos como *Patagonykus*, una variedad local de los mongoles *Mononykus* y *Shuvuia*, cuya forma original se halla cercana al neuquino *Alvarezsaurus*, descrito por Bonaparte en 1991. El modo de vida de esos pequeños dinosaurios ha sido motivo de debate y se los ha considerado como buscadores de hormigas o termitas. Sus brazos transformados en gruesos espolones pueden haber sido utilizados para cavar cuevas, aunque más probablemente fueran usados como armas de un modo semejante al de los teros (*Vanellus chilensis*) y los chajás (*Chauna torcuata*) (Fig. 12.17).

El otro gran hallazgo fue el de los dromeosáuridos *Neuquenraptor* y *Unenlagia*, a partir del cual Bonaparte nombraría la subfamilia de los unenlaginos.

En general, sabemos que los celurosaurios, grupo de pequeños dinosaurios carnívoros al que pertenecen las aves, tenían su capítulo en América del Sur desde hacía tiempo. Las misteriosas pisadas de *Sarmientichnus scagliai* en el Jurásico superior de Santa Cruz parecen

atestiguarlo así. Dado que se hallan restos de aves en rocas del Jurásico superior (p/ej. *Archaeopteryx*), es muy posible que el grupo de dromeosáuridos que les diera origen estuviera ya globalmente distribuido desde antes de la separación definitiva de Laurasia y Gondwana.

De hecho, muchos de aquellos terópodos, primos cercanos de las aves, eran ya voladores. Otros, descendientes de formas voladoras, se hicieron nuevamente terrestres.

La relación entre terópodos de Neuquén y Mongolia sólo puede ser explicada con la unión de dos disciplinas: la Paleobiogeografía (la posición de los antiguos continentes) y la Sistemática Filogenética (el reconocimiento del parentesco entre las especies a través de un método pautado y concreto).

Sabemos que en el Cretácico inferior, entre la edad Barremiana y Aptiana temprana (ver solapa), una fauna muy particular vivió entre Sudamérica y África.

Allí habitaban los mayores dinosaurios carnívoros conocidos, del grupo de los carcarodontosáuridos (como *Tyrannotitan* de Chubut), cuyo linaje se continuaría en los colosales *Giganotosaurus* y *Mapusaurus* de Neuquén, que rondaban los quince metros de longitud. Estos terópodos poseen dientes con un bandeado transversal muy característico que hizo que se reconociera como parte de este grupo a los dientes de "*Megalosaurus*" *inexpectatus*, antiguo predador del Cretácico de Chubut que convivió con el saurópodo *Chubutisaurus*. El hallazgo de restos de carcarodontosáuridos en muchas regiones, tanto de Chubut y Santa Cruz, como Brasil y África, evidencian una amplia y antigua distribución.

También vivieron en esos tiempos pequeños carnívoros del grupo de los abelisaurios. Aunque a fines del Cretácico el grupo daría formas de cerca de nueve metros, como *Carnotaurus* o *Abelisaurus*, en el Cretácico inferior eran más pequeños, como lo demuestra *Ligabueino*.

Otro de los grupos es el de los grandes espinosaurios, un componente fundamental en las faunas del Cretácico Inferior de África y Brasil que, sorprendentemente, no han sido hallados en la Argentina. Este hecho curioso sea tal vez explicable por alguna barrera ambiental como el desierto de Botucatu, que se extendía entre África y Sudamérica entre el Jurásico superior y el Cretácico inferior.

A principios del Cretácico superior, las faunas de dinosaurios carnívoros sudamericanos parecen ser diferentes. Los carcarodontosáuridos se volvieron muy raros y tuvieron extinciones locales que culminaron con su desaparición a mediados del Cretácico superior.

Los abelisaurios se hallan en abundancia, como los corpulentos *Aucasaurus* y *Skorpiovenator*, de

Neuquén; *Abelisaurus*, de Río Negro, y *Carnotaurus* y *Xenotarsosaurus*, ambos de Chubut (Fig. 12.12).

Sin embargo, había también abelisaurios pequeños, como *Velocisaurus*. A pesar de haber hallado solo un pie, Bonaparte dedujo sus características de veloz corredor y posible omnívoro, así como su parentesco con los ceratosauros. Con el hallazgo del pequeño *Masiakasaurus* en Madagascar y una reinterpretación de las garras de *Noasaurus* como pertenecientes a la mano, comenzó a considerarse la existencia de un grupo de pequeños abelisaurios de hocicos prominentes y grandes garras en las manos: los noasáuridos.

Figuras adjuntas a este capítulo muestran algunos de sus mayores íconos: *Genyodectes* el primer terópodo sudamericano descubierto (Fig. 12.4), *Giganotosaurus* (en la Fig. 12.6, algo más grande que el famoso *T. rex* del norte), *Carnotaurus* (que dejó también el calco de la piel en la Fig. 12.13) y *Aucasaurus* (el predador registrado entre los nidos de titanosauros del Auca Mahuida en la Fig. 12.7).

2. La evolución en acción

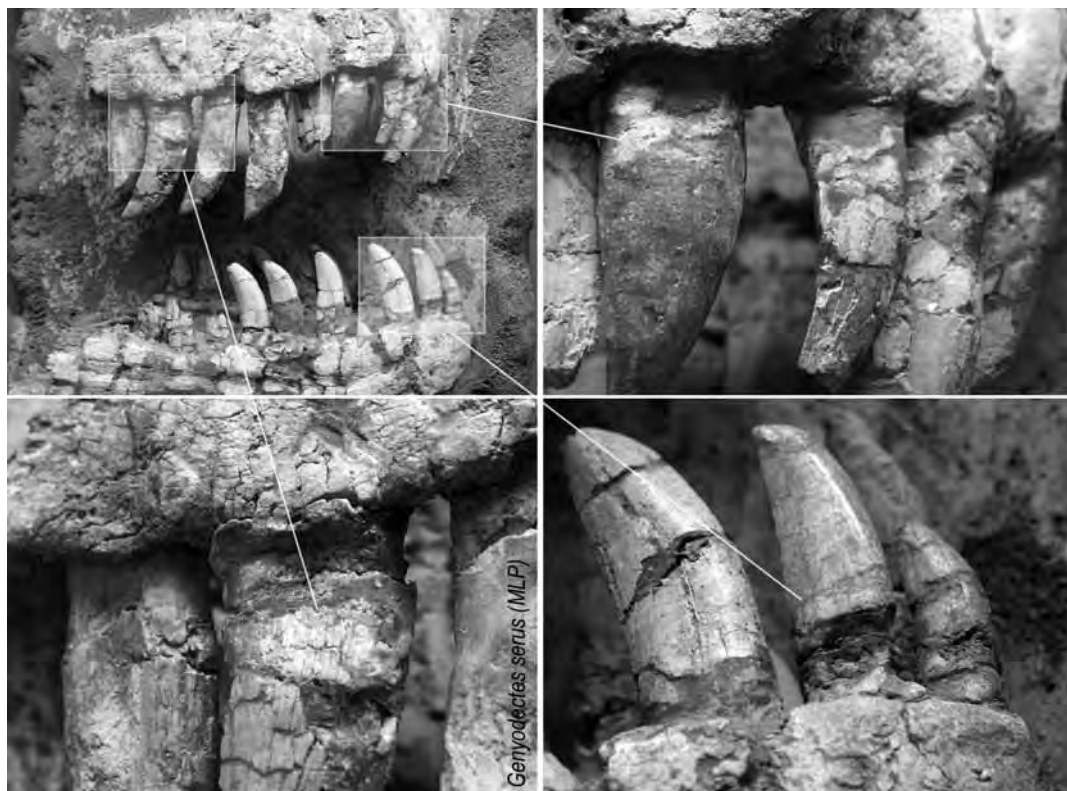
2.1. Gigantismo con muchos problemas

El gigantismo es una característica de muchos dinosaurios y una fuente de problemas fisiológicos (Fig. 12.5). Según el paleontólogo Edward D. Cope (1840-1897) los distintos linajes tienden a aumentar su tamaño a lo largo del tiempo. Otros piensan que mientras un linaje es exitoso y tiene oportunidad de explorar nuevas zonas adaptativas, lo hace, y esto es válido para animales tanto grandes como pequeños.

De cualquier modo, el gran tamaño permite escapar de la mayoría de los predadores; las hembras grandes pueden dar más y mayores crías, que a la vez serán atraídas por machos más grandes; individuos mayores podrán digerir mayor cantidad de comida, tener más acceso a fuentes de alimento y aumentar sus oportunidades de sobrevivir a situaciones adversas (excepto la caída de un meteorito, como bien sabemos).

A mediados del Cretácico los dinosaurios alcanzaron sus mayores tamaños. Saurópodos de 40 metros de largo y terópodos de 15 metros. Ya nunca se alcanzarían esos tamaños en vertebrados terrestres, aunque a fines del Cretácico hubo nuevamente dinosaurios muy grandes como el tiranosaurio. Sin embargo, semejante crecimiento entrañaba desafíos en la estructura de un organismo cuyas soluciones debieron surgir en sus ancestros.

Para que un animal alcance los límites de máximo tamaño se debieron resolver previamente problemas



12.4. *Genyodectes serus* (cuyo nombre significa “la mejor mandíbula”) fue descubierto en 1901 en Chubut, Argentina. Fue el primer terópodo descubierto en Sudamérica. En la figura se muestran distintos detalles del único material conocido: un hocico con sus mandíbulas incompletas para representar a este carnívoro cazador. Se calcula que alcanzó entre 6 y 9 metros de largo y vivió durante el Cretácico, aunque el nivel estratigráfico preciso se desconoce. Recientemente, un nuevo estudio realizado por Oliver Rauhut con la ayuda del técnico Pablo Puerta determinó su procedencia como del Cretácico inferior y su parentesco cercano a los ceratosaurios. Se expone en el Museo de La Plata.

como el peso, la alimentación, el sistema de locomoción y de soporte, la resistencia de los materiales, el largo del pescuezo y la respiración, y otros, como por ejemplo, el soporte ambiental.

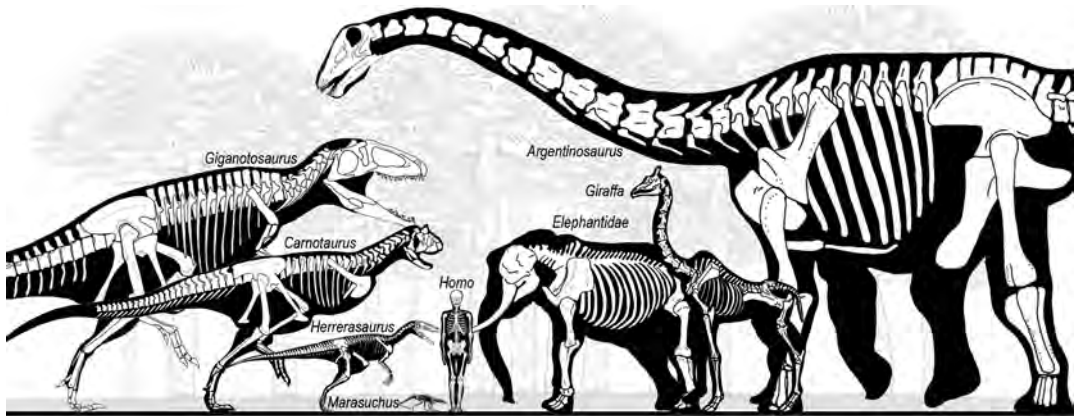
¿Cuáles son los desafíos biomecánicos que aparecen en esos tamaños? ¿Resisten los huesos? ¿Cómo hace un corazón para bombear sangre a un cerebro a 15 metros de altura? ¿Cuál es el problema del sobrecalentamiento del cuerpo? ¿Por qué no había saurópodos de 100 metros o terópodos de 50?

La postura

Al observar a los mamíferos modernos, se constata que ante un aumento de tamaño, el tiempo de apoyo de las patas en el terreno al caminar se extiende. Por ejemplo, en tanto un elefante apoya cada pata el 49% de su tiempo de caminata, un búfalo lo hace el 35%.

Pero un elefante pesa cerca de tres toneladas, lo cual es una pequeña fracción del peso estimado para el *Argentinosaurus huinculensis* encontrado a un kilómetro de Plaza Huincul (Neuquén, Argentina). Este saurópodo de 90 Ma de antigüedad, medía entre 35 y 45 metros de largo y pesaba entre ochenta y cien toneladas, y no era el único titán. En el año 2005 se describió a *Puertasaurus reuilli*, de un tamaño semejante y a *Futalognkosaurus dukei*. ¿Cómo podrían estos titanes moverse?

Tal vez para comprender esto sería bueno interpretar las capacidades estructurales del linaje. Es decir, aunque un elefante africano puede alcanzar los cuatro metros de altura, jamás podría tener diez metros de altura. Simplemente porque la densidad de sus huesos, la conformación de su esqueleto y la relación cartílagohueso de su esqueleto no podrían tolerar tal incremento de tamaño.



12.5. La escala en los dinosaurios. *Marasuchus* es un arcosaurio dinosauromorfo situado en la base de la evolución de los dinosaurios (45 cm de largo). *Herrerasaurus* (4 metros) en cambio, es ya un dinosaurio incluido entre los saurisquios. *Carnotaurus* (7 metros) y *Giganotosaurus* (14 metros) son grandes terópodos del Cretácico. Los saurópodos como *Argentinosaurus* (utilizando un tamaño mínimo de 30 metros) llevaron el gigantismo a su máxima expresión.

No obstante, ha habido grandes mamíferos terrestres de Asia como los indricoterios, parientes de los rinocerontes, que alcanzaban los cinco metros hasta el lomo y no menos de ocho metros de altura hasta la cabeza.

En el caso de algunos linajes, como el de los dinosaurios, la construcción liviana y resistente a la vez, posibilitó una diversidad de tamaños mucho mayor.

Los huesos de las patas, ubicadas verticales como columnas debajo del cuerpo ya desde los primeros saurópodos, posibilitaron una transferencia equilibrada de peso al terreno.

A diferencia de los terópodos, los huesos de los saurópodos no son huecos sino sólidos, con una mayor área de material óseo. En cambio, sí son huecas las vértebras, verdaderas vigas de la estructura corporal. La posición de la articulación en las cinturas (en el pecho y la pelvis) también es plenamente vertical, reduciendo las fuerzas de flexión.

Sin embargo, existe otro factor de importancia que permitió el desarrollo de estos titanes. Aunque los pies de los saurópodos son semiplantígrados, con anchas almohadillas bajo los talones y dedos girados y dispuestos hacia fuera, las manos son muy distintas.

A lo largo de la evolución de los saurópodos, se dio una importante reducción de los dedos simultáneamente con un alargamiento de los cinco huesos del metacarpo, que se hicieron del mismo tamaño.

A la vez, estos huesos alargados se contactaban entre sí por las zonas del principio y fin (epífisis) pero no por la zona media (diáfisis) que quedaba libre y sujeta a la ligera deformación que exigía cada paso de los saurópodos.

Los saurópodos más recientes, los titanosaurios, apoyaban su mano directamente sobre el metacarpo, como si nosotros las apoyáramos sobre los puños: no tenían dedos. Sus brazos habían llegado a ser columnas perfectas, capaces de tolerar la existencia de formas gigantes.

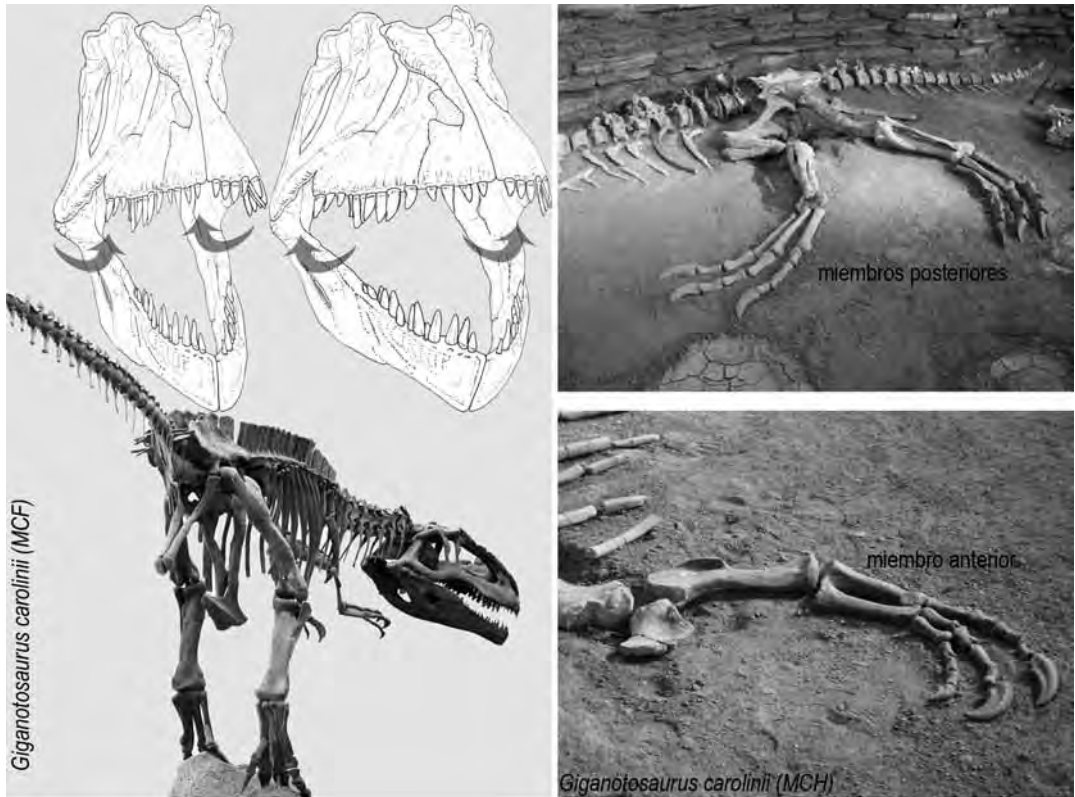
Sin embargo, aunque comprendamos cómo un ser viviente terrestre podía alcanzar esos tamaños ¿Cómo alimentar a semejante animal? Un elefante en libertad por ejemplo, pasa la mayoría del tiempo alimentándose. Pero un elefante es, ciertamente, un organismo de sangre caliente, por lo que tal vez la comparación no sea buena. ¿Lo eran los saurópodos?

Si lo fueran, para satisfacer a un gran saurópodo no bastaría con agregar más tiempo a esta actividad. Deberían haber tenido un sistema digestivo mucho más eficiente.

Por ejemplo, las heces de los elefantes contienen mucho alimento sin procesar, debido en parte a su rápida velocidad de procesamiento. La lógica nos dice que los saurópodos, en cambio, tal vez se alimentarían por muchas horas, con un sistema digestivo más eficiente y quizás con una dieta mejor a la que se puede observar en los elefantes. No obstante, el hallazgo de coprolitos (estiércol fosilizado) de dinosaurios saurópodos, nos muestra material mal cortado y pobremente digerido.

El pescuezo

La adquisición de un cuello y cola largos no es difícil de explicar en un contexto evolutivo, ya que la genética nos dice que basta con pequeños cambios en los genes llamados Hox.



12.6. *Gigantotarsus carolinii* es probablemente el terópodo más grande conocido. Fue encontrado en El Chocón (Neuquén, Argentina). Por la estructura de la mandíbula de los terópodos se sabe que podían expandirla hacia los costados para tragar las presas. Cuando se estudió el cráneo del *Gigantotarsus* mediante tomografía computada, se encontró que el cerebro era de un volumen cercano a un litro y que tenía peor visión pero mejor olfato que *Tyrannosaurus rex*, lo cual indica que tendría hábitos de caza más crepusculares que diurnos.

El ser humano tiene 206 huesos. Casi todos los tetrápodos tienen una cantidad igual. Los saurópodos tenían muchos más huesos como producto de una multiplicación de la cantidad de vértebras.

Sin embargo, el problema al que nosotros nos enfrentamos (no ellos, ya que evidentemente lo resolvieron) es la altura que debe alcanzar la sangre para llegar al cerebro, el volumen de aire contenido en el largo pescuezo y sus consecuencias en la respiración.

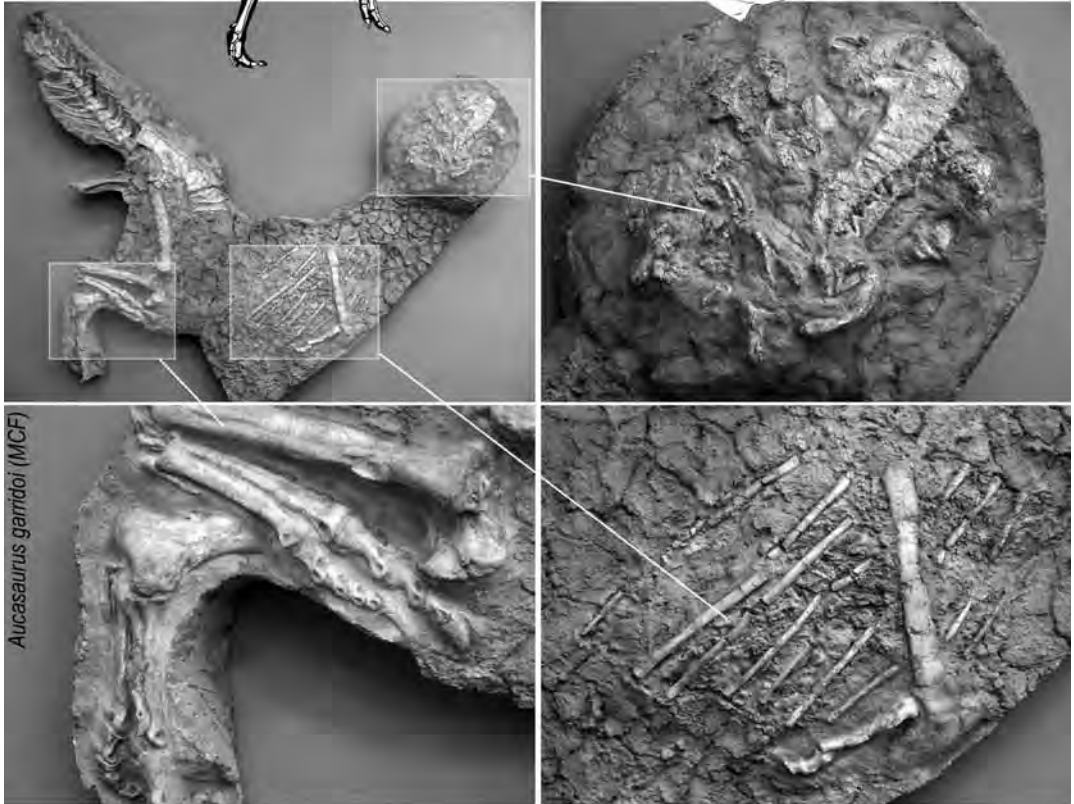
Los restos fósiles no aportan gran información, por ello recurrimos nuevamente a la biología de los animales vivientes. Un animal que podemos tomar como ejemplo es la jirafa. En estos mamíferos, la postura y el largo pescuezo hacen que la jirafa tenga una presión sanguínea en la cabeza de 200-300 mm de mercurio, contra sólo 80-120 mm en el ser humano. Esta presión es posible gracias a que las paredes de las arterias son más gruesas en relación a otros animales. Además, la presión del fluido corporal externo a las arterias es también mayor,

gracias a que la piel es gruesa y está muy ajustada, como un traje antigraavedad.

La frecuencia cardíaca normalmente disminuye con el tamaño del animal. Sin embargo, en la jirafa es elevada (similar al ser humano), seguramente como característica acorde a la alta presión. Cuando la jirafa bebe agua separa las patas, de forma que reduce la diferencia de presión entre el cerebro y el corazón. Si ahora tratamos de entender a los grandes saurópodos, podemos imaginar que estas y otras adaptaciones debieron pre-existir para que existieran animales con un pescuezo muy extenso.

Por otro lado, si observamos la evidencia que nos dan los dinosaurios vivientes, vemos que en un pavo, la presión sanguínea es de 400 mm de mercurio, mucho más alta que la de una jirafa, lo que es lógico ya que la presión arterial en aves es un 50% más alta que en mamíferos.

Considerando la distancia del corazón a la cabeza y



12.7. Esqueleto articulado de *Aucasaurus garridoi* que convivía con los titanosaurios en Auca Mahuida y podría haber sido principal depredador. *Aucasaurus* es un familiar cercano de *Carnotaurus*.

en los saurópodos su condición más aviana, la presión arterial sería de unos 700 mm de mercurio (93 Kpa), por lo que sus ventrículos debían ser muy gruesos. Por el principio de Laplace de presión de los líquidos se traslada al radio de la pared del ventrículo izquierdo y la masa del corazón se relaciona con la presión arterial. A la vez, tendrían un estrés constante de unos 14,5 kilopascales, por lo que el grosor de la pared va a hallarse en relación a la presión interna. La alta presión sanguínea es común en animales endotermos, y es baja en ectotermos.

Se llama ectotermos a los animales que dependen de fuentes externas de calor y endotermos si producen calor por metabolismo.

En los ectotermos, el corazón es pequeño, de apenas 1/3 de los endotermos.

Respecto al tamaño corporal, en ectotermos como los anfibios y reptiles no avianos, el corazón ronda el 0,26% del cuerpo, mientras que en endotermos, como aves y mamíferos, se acerca al 1% del peso corporal. Por ejemplo, en un mamífero endotermo terrestre como el elefante, el corazón alcanza los 23 kg mientras que en uno marino, como una ballena de 50 toneladas, se acerca a los 200 kg. Sin embargo, en los mamíferos marinos, el flujo no necesita remontar la fuerza de la gravedad y, de hecho, su presión arterial no pasa de 100 mm de mercurio.

Si llevamos estos valores a los de un saurópodo del mismo peso deberíamos observar un corazón de 1.500 kg para ofrecer una presión de unos 500 mm de mercurio. Por otro lado, para un *Barosaurus* de 40 toneladas y cuello alto, se ha calculado un corazón de 2000 kg y una presión arterial de 700 mm de mercurio.

Una prueba reciente relacionada con el corazón de los dinosaurios es la descripción de un fósil que guarda rastros de las partes blandas. El dinosaurio en cuestión es un ornitíscuo llamado *Thescelosaurus* (del tipo de los pequeños ornitópodos sudamericanos como *Gasparinisaura* y *Talenkauen*). Este dinosaurio vivió hace unos 66 Ma y no sería del todo extraño que correspondiera a un linaje sudamericano que migró al norte. Mediante rayos X y programas de computación que reconstruyen las tres dimensiones, se pudo determinar que una concreción ferruginosa en su cavidad abdominal era en realidad su corazón mineralizado. El mismo constaba de cuatro cavidades, como era esperable y como ocurre en las aves y los mamíferos.

Es difícil estimar si los dinosaurios no avianos podrían haberse movido con el cuello en alto o pararse en las patas traseras elevando el pescuezo para alimentarse sin sufrir un desmayo o un infarto. Algunos han sugerido la presencia de corazones adicionales en el cuello, lo cual si bien es difícil de imaginar ya que no se conocen en tetrápodos, no es en realidad del todo extravagante en el reino animal.

Sin embargo, buscando la simplicidad, es mejor imaginarlos con la cabeza baja, a media altura en los braquiosaurios, a nivel del cuerpo en los apatosaurios y casi a nivel del piso en los dicreosaurios como *Amargasaurus* o *Brachyrachelopan* (Fig. 12.14). En caso de necesitar levantarla o bajarla, lo podrían hacer lentamente evitando el shock de presión arterial. También es de esperar que no pudieran ser muy veloces en la defensa contra los predadores. Basarían la defensa en el volumen, el tamaño del cuerpo y la estrategia grupal.

La respiración

La respiración en los gigantes saurópodos se ve afectada por la larga tráquea. El volumen de aire contenido en este espacio no es respirable. En la jirafa son 2,5 litros de aire, lo cual obliga a una respiración más agitada, que llega a una tasa de veinte veces por minuto, mientras que en los elefantes es de diez veces. Sin embargo, un saurópodo retendría unos 7,5 litros de aire muerto en el cuello. Es de esperar que tuvieran una respiración también rápida.

¿Qué podemos decir del sistema respiratorio? La hipótesis que sostiene que los dinosaurios no avianos poseían un sistema respiratorio con bolsas de aire como

el de los dinosaurios terópodos actuales, las aves, tiene más de cien años y aunque no existen pruebas directas, las indirectas son cada vez más.

Como hemos visto en el capítulo 10, el descubrimiento del terópodo *Aerosteon*, un pariente de *Megaraptor*, demostró la existencia en aquellos dinosaurios carnívoros no relacionados directamente con las aves, de un sistema de sacos aéreos en el cuello, pero con los del tórax divididos en claviculares e intratorácicos.

Un sistema comparable probablemente también existía en los saurópodos.

Algunos investigadores reportan que los notorios huecos en los huesos de estos dinosaurios deben interpretarse como una característica equivalente a los huesos de las aves actuales y que forman parte de su sistema respiratorio.

Las vértebras de los neosaurópodos (los grupos más modernos) mostraban amplias cavidades neumáticas en las vértebras sacras y caudales, que parecen evidenciar sacos aéreos abdominales. La presencia de sacos aéreos y la neumaticidad del esqueleto serían soluciones óptimas relacionadas al desarrollo de cuellos extremadamente largos, con abundante espacio muerto respiratorio. Los saurópodos aprovecharon las ventajas respiratorias y termorreguladoras del linaje, que también disfrutaban hoy las aves. De hecho, bajo la hipótesis de que eran organismos de sangre caliente, ésta es la única hipótesis aceptable: un sistema respiratorio aviano, lo que es coherente a la vez con las altas tasas de crecimiento del grupo y la única explicación que explica su refrigeración.

Otra fuente de evidencia la brindan los procesos uncinados de las costillas (una traba de la costilla que se extiende hacia atrás hasta tocar la siguiente). El uncinado ayuda a dar una estructura más rígida al tórax de las aves y transferir los esfuerzos del aleteo sobre los sacos aéreos del sistema respiratorio, sincronizando el aleteo y la respiración. En las aves que no vuelan no hay uncinado, mientras que las aves voladoras sí lo tienen, aunque no tan desarrollado como las nadadoras que se sumergen. Como algunos terópodos cercanos a las aves tienen procesos uncinados, se ha supuesto que tendrían también un sistema respiratorio con sacos aéreos.

En las aves, los pulmones en sí son rígidos y el aire pasa por ellos en forma unidireccional. Este sistema de respiración es el más eficiente del reino animal en cuanto a la captación de oxígeno y les permite a las aves volar a gran altura sin necesidad de aclimatación.

De hecho, el sistema de respiración de las aves precisa de la autocontaminación con dióxido de carbono merced a sus largos cuellos, un sistema que probablemente existía también entre los saurópodos.

Por ello, tiene sentido pensar que los dinosaurios hayan vivido en un mundo con mayor oxígeno en la atmósfera. La Hipótesis de Pelé dice que antes del límite KP (65 Ma) existía en la atmósfera un nivel mucho más alto de oxígeno, cercano al 35%, durante el cual los dinosaurios evolucionaron.

Aunque se pensaba que era propio de las aves, hoy sabemos que este sistema estaba presente en los dinosaurios carnívoros antecesores directos de las aves, pero ¿y en otros dinosaurios? ¿En los saurópodos? ¿En los ornitiskios? ¿Y fuera de los dinosaurios? ¿En crocodylomorfos como los raiisuquios?

Desde una visión más holística, la explicación al sistema respiratorio de las aves, se halla íntimamente ligada a la alimentación, el crecimiento y la circulación.

El crecimiento

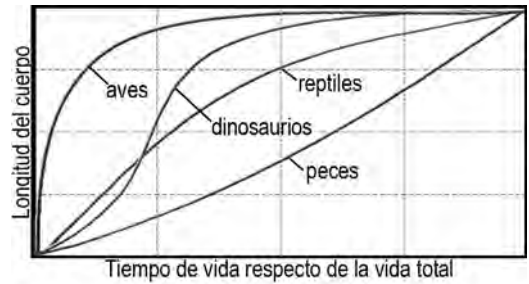
En general, se supone que los grandes dinosaurios se reproducían a una tasa menor que los pequeños, y vivían por más tiempo. La cantidad de individuos se hallaba en equilibrio en el ecosistema y variaría de acuerdo a la oferta de recursos. La velocidad de crecimiento y la longevidad son otro aspecto derivado del gigantismo. Un elefante vive unos sesenta años. Se espera que la longevidad sea proporcional al incremento del peso (elevado a la potencia $\frac{1}{4}$). De esta forma, un saurópodo de 60 toneladas llegaría a más de cien años de vida.

No obstante, los cortes delgados de dinosaurios de distinta edad nos muestran claramente que la velocidad de crecimiento de los dinosaurios difiere mucho de lo que conocemos para mamíferos (Fig. 12.8).

¿Cuál era la velocidad de crecimiento en los grandes saurópodos? En un extremo se encuentran los reptiles actuales que crecen toda la vida, aunque más lentamente de viejos. Las aves en cambio, tienen un muy rápido crecimiento inicial. En un par de meses llegan al tamaño del adulto y pueden vivir por muchos años. De esta forma se puede decir que concentran el crecimiento durante la primera etapa de la vida, cuando aun no vuelan. Cuando pueden volar dejan de crecer. Esta estrategia se observa también en los huesos de los pterosaurios, que tenían un régimen de vida similar a las aves.

Una de las ventajas fundamentales del crecimiento veloz en los saurópodos era escapar del alcance de la mayor parte de los predadores.

La velocidad de crecimiento puede estimarse a partir de los anillos de los huesos, lo cual es un reflejo del metabolismo interno y las condiciones externas del medioambiente. De acuerdo a información reciente es posible asegurar que la tasa de crecimiento de los dinosaurios saurópodos era más parecida a la de las aves



12.8. La velocidad de crecimiento de los dinosaurios se encuentra en un estado intermedio entre los reptiles de sangre fría y las aves. Las aves son los animales de más rápido crecimiento. Es importante en su desarrollo liberarse rápidamente del nido e invertir toda la energía en el vuelo.

que a la de los mamíferos actuales, pero en ambos casos se concentra en la primera etapa de la vida.

Al estudiarse los huesos de ejemplares del terópodo *Allosaurus*, del Jurásico superior de EEUU, se observó que alcanzaban la madurez sexual antes de llegar al tamaño adulto. Esta es una estrategia interesante cuando se tiene una alta mortalidad y se lucha contra el tiempo.

Para llegar a dicha conclusión se hicieron cortes en delgadas fetas de huesos de ejemplares que supuestamente eran hembras dado que utilizaban el calcio acumulado en la médula del hueso como un depósito para la formación de la cáscara de los huevos. Estos ejemplares no habían llegado a ser adultos (se trabajó, entre otros, sobre un individuo de diez años de edad) aunque ya eran maduros sexualmente, dado que estaban poniendo huevos. Su expectativa de vida era de treinta años.

2.2. ¿Eran de sangre caliente?

Ajustando la pregunta

Los últimos aspectos analizados nos acercaron a la gran pregunta ¿los dinosaurios eran de sangre caliente?

La Homeostasis es la habilidad para mantener las condiciones internas de vida constantes. Referida a la temperatura, la capacidad de mantenerla constante se conoce como homeotermia.

Entre los reptiles actuales, la mitad son ectotermos y la otra mitad, conformada por las aves, son endotermos. ¿Eran los dinosaurios no-avianos, endotermos?

Las altas tasas metabólicas se asocian con una elevada proporción en los procesos de oxidación y por ello, con vidas más cortas.

Los animales controlan la temperatura interior mediante el metabolismo (tiritar o modificar el flujo de

sangre en la piel) y la conducta (colocarse al sol o a la sombra, respirar jadeando, orinar en las patas, etc.).

Cuando los animales se mueven, incrementan el metabolismo y la ventilación del sistema respiratorio. Necesitan disipar energía para mantener la temperatura interna en el rango de vida. Y en esa disipación de calor se halla la respuesta a muchas de estas preguntas.

Frente a temperaturas muy bajas las estrategias incluyen producir calor mediante el temblor o calentándose al sol. Si el frío es extremo, la lucha es imposible y muchos organismos recurren a la estrategia de reducir el metabolismo y entrar en hipotermia o, en los casos extremos, al complejo mecanismo de la hibernación.

Al principio de la investigación paleontológica, Richard Owen, autor del término "dinosaurio", sostenía en 1842, sorprendentemente para la época, que los dinosaurios eran grandes reptiles extintos cercanos a los mamíferos, terrestres, y de sangre caliente, prueba de que los reptiles modernos eran versiones degeneradas de aquellos. A diferencia de los dinosaurios, para Owen, los pterosaurios eran pobres voladores de sangre fría.

En 1901, el paleontólogo Harry G. Seeley, en su libro *Dragons of the Air*, primer libro de divulgación sobre pterosaurios, sostuvo por primera vez que eran de sangre caliente.

En los años posteriores a aquellos precursores, los dinosaurios fueron considerados como grandes reptiles de sangre fría.

No fue sino hasta la década del '70, que el paleontólogo norteamericano Robert T. Bakker, al publicar *Anatomical and Ecological Evidence of Endothermy in Dinosaurs* (1972), volvió a esgrimir la idea de que los dinosaurios eran animales de "sangre caliente", activos y de andar erguido. Sus propuestas radicales, sumadas a la excentricidad de la personalidad de Bakker, hicieron que sus ideas fueran bastante combatidas en sus inicios, pero las nuevas generaciones pronto las contrastaron seriamente.

En 1975, con la publicación de *Dinosaur Renaissance*, Bakker popularizó a los dinosaurios como animales ágiles, activos e inteligentes, extendiéndose la idea de que pudieron ser animales endotermos o de "sangre caliente" a diferencia del resto de los reptiles.

En la actualidad una variada lista de argumentos intenta testear en forma indirecta el grado de endotermia que poseían los dinosaurios no avianos.

Sobrevolando una respuesta

Algunas aclaraciones previas antes de enumerar los argumentos bajo estudio, nos adudarán un poco:

La endotermia en el linaje de los reptiles solo se

da hoy entre los dinosaurios avianos, pero no sabemos desde qué momento.

Aunque tradicionalmente se llegó a aceptar que las aves "descendían de" los dinosaurios, se pensaba que al ser tan diferentes debería considerárselas "aparte". No obstante, el estudio más detallado y con mejores fósiles de los dinosaurios nos ha llevado en nuestros días a un punto en el cual solo un especialista en el tema puede marcar la diferencia entre un dinosaurio de tipo velociraptor o cualquiera de aquellos carnívoros dromeosáuridos y un ave. La línea divisoria entre un dinosaurio terópodo aviano (un ave) y uno de sus parientes deinonicosaurios es tan sutil que si los hubiésemos visto en vivo, utilizando sus largos brazos emplumados al saltar entre los árboles o las rocas, no sería fácil diferenciarlos. Hoy sabemos que muchos dinosaurios no-avianos tenían plumas, alas, volaban, tenían su fúrcula o "huesito de la suerte", habían perdido los dientes y muchas otras características que siempre consideramos como propias de las aves.

Los dinosaurios son un grupo muy diverso y extendido en el tiempo. Aun hoy, los dinosaurios que sobrevivieron a la extinción tienen muchas más especies que nosotros los mamíferos, supuestos vertebrados dominantes.

A lo largo de su historia, iniciada hace 240 Ma, los dinosaurios probaron diferentes estrategias térmicas. La endotermia (mantener la temperatura interior estable mediante el consumo metabólico) es cara en términos de requerimientos energéticos y muchas veces los recursos no se consiguen, lo cual limita la generación de calor. Por ello es que mantener la temperatura elevada mediante el metabolismo no indica que un organismo sea "superior" a otro, sólo es otra estrategia, y no siempre ventajosa.

Es como optar entre tener una Ferrari que precisa un combustible fino, caro y en cantidad, frente a un ómnibus movido a gas-oil. En algunos casos, disfrutarás de las ventajas del primero, pero en un camino roto y a la hora de afrontar una mudanza, desearías tener al segundo.

Un primer argumento estudiado en busca de respuestas al metabolismo de los dinosaurios es la estrategia que usaban para retener el calor corporal.

Aparentemente, los dinosaurios habrían utilizado dos alternativas para lograrlo. Una consiste en la formación de una gruesa capa de grasa (homotermia inercial). El gran tamaño de los saurópodos y algunos ornitisquios garantizaría la retención del calor corporal generado por metabolismo, aún cuando éste pudiera ser relativamente bajo, como en los grandes mamíferos actuales.

Otra estrategia es la de disponer de un aislante externo como el pelo o las plumas. El pelo es caracterís-

tico de nuestro linaje, el de los sinápsidos, mientras que en los arcosaurios se han dado las plumas aplanadas (por ejemplo en las aves y otros terópodos pequeños) y las plumas filiformes, semejantes al pelo (en los pterosaurios y dinosaurios terópodos y ornitisquios). Pelos y plumas se asocian a los animales de sangre caliente vivientes (mamíferos y aves), dado que son evidencia de la importancia que el aislamiento corporal implica para esos seres.

La otra gran fuente de evidencia, es la disipación del calor.

Para explicar el metabolismo de los grandes dinosaurios, se ha incluido el mecanismo de la gigantotermia. Es decir, que una vez que incorporaban calor, su descomunal tamaño hacía que se mantuvieran calientes por mucho tiempo (homeotermia).

A la vez, esta explicación daba por tierra con cualquier propuesta de endotermia y los cálculos sugerían que por su relación de poca superficie y mucho volumen, un dinosaurio endotérmico se cocinaría irremediablemente. Siendo al menos diez veces más pesados que los elefantes, la disipación de calor en los saurópodos para evitar el sobrecalentamiento sería menor si tuvieran un metabolismo más bajo.

Al respecto, los cocodrilos pierden agua por la piel y quizás los saurópodos podrían haber evaporado abundante agua. A la vez, dado que el agua tiene una alta conductividad térmica, los animales endotérmicos pueden perder mucho calor cuando se sumergen, pero hoy se sabe que los saurópodos eran animales terrestres.

Entre los '80 y los '90, se calculó que para la fisiología de un *Apatosaurus* las tasas metabólicas elevadas hubieran sido imposibles. No hubiera habido forma de disipar calor rápidamente como para prevenir que la temperatura corporal se hiciera mortalmente elevada. Las altas temperaturas son un límite muy fuerte a los metabolismos elevados.

Sin embargo, por haberse calculado en una época donde el paradigma cladístico apenas comenzaba y la evidencia paleontológica no era tan fuerte como en la actualidad, el cálculo se realizó sobre una base inadecuada. Se consideró a *Apatosaurus* como poseedor de un sistema respiratorio comparable al de una tortuga marina de 18 toneladas, en vez de relacionarlo a las aves, sus parientes más cercanos vivientes.

¿Cuál es la diferencia? En primer lugar la endotermia. Además, mientras que los mamíferos disipamos calor mediante la transpiración y el jadeo, métodos que si bien enfrían la superficie no son muy eficientes para acceder al interior del organismo, en las aves el calor se libera mediante evaporación en sus sacos aéreos. Este sistema de enfriamiento es altamente eficiente ya que

los sacos se hallan entre los músculos y las vísceras, siendo así capaces de refrescar el interior del cuerpo en forma directa.

Esto es fundamental en grandes animales desprovistos de aislamiento térmico como se supone que eran los saurópodos. Los grandes saurópodos debían tener una estrategia de disipación de calor y la más clara y efectiva estrategia de termorregulación es, sin duda, la aviana.

La pneumaticidad corporal de los saurópodos es la llave para el entendimiento de toda su biología. De hecho, aunque la estimación de volumen en saurópodos varía en forma significativa según el cálculo, la presencia de sacos aéreos vertebrales y pulmonares en saurópodos habría representado un claro aumento de volumen pero, contrariamente, una reducción en la masa corporal.

A la vez, su sistema pulmonar con sacos aéreos explica sin margen de dudas lo evidenciado por los cortes histológicos de huesos: que las tasas de crecimiento de los saurópodos eran veloces y que eran endotérmicos o por lo menos intermedios en su estrategia metabólica.

La distribución geográfica de los dinosaurios es coherente también con su endotermia ya que muchos de ellos habitaban zonas bastante frías, como la Antártida (parte de Gondwana). Durante el Jurásico, el terópodo *Cryolophosaurus* vivió en la Antártida, ubicada entonces como hoy en el polo sur que si bien no estaba congelado y mantenía densos bosques, las temperaturas, comparables a los bosques andinopatagónicos, descenderían mucho en invierno. Este terópodo cazador seguramente merodeaba grupos de saurópodos herbívoros.

Otra forma de evaluar la endotermia es analizar la estructura de los huesos. Los animales de sangre fría que viven en climas con estaciones marcadas, muestran en sus huesos anillos de crecimiento anual muy marcados. Algunos dinosaurios tienen en sus huesos anillos de crecimiento poco marcados y muestran una abundante cantidad de vasos sanguíneos que se asocian al crecimiento rápido y a la endotermia. Una comparación entre la estructura de los huesos de las aves modernas y aves fósiles como las enantiornites, sin embargo, mostró notables diferencias. La velocidad de crecimiento de las crías de los distintos dinosaurios mostró resultados intermedios, como se mencionó más arriba. El resultado general es que crecían a gran velocidad hasta un punto dado, y luego seguían creciendo pero más lentamente.

Otro punto de vista, iniciado principalmente por Bakker, ha llevado a analizar la ecología de los tetrápodos fósiles. La relación entre la cantidad de presas y predadores varía según la composición de los ecosistemas por animales de sangre fría o caliente. Mientras que entre animales de sangre fría la proporción es 4-a-10 (predador-a-presa), en sangre caliente es 4-a-100. No

Marcas en el terreno

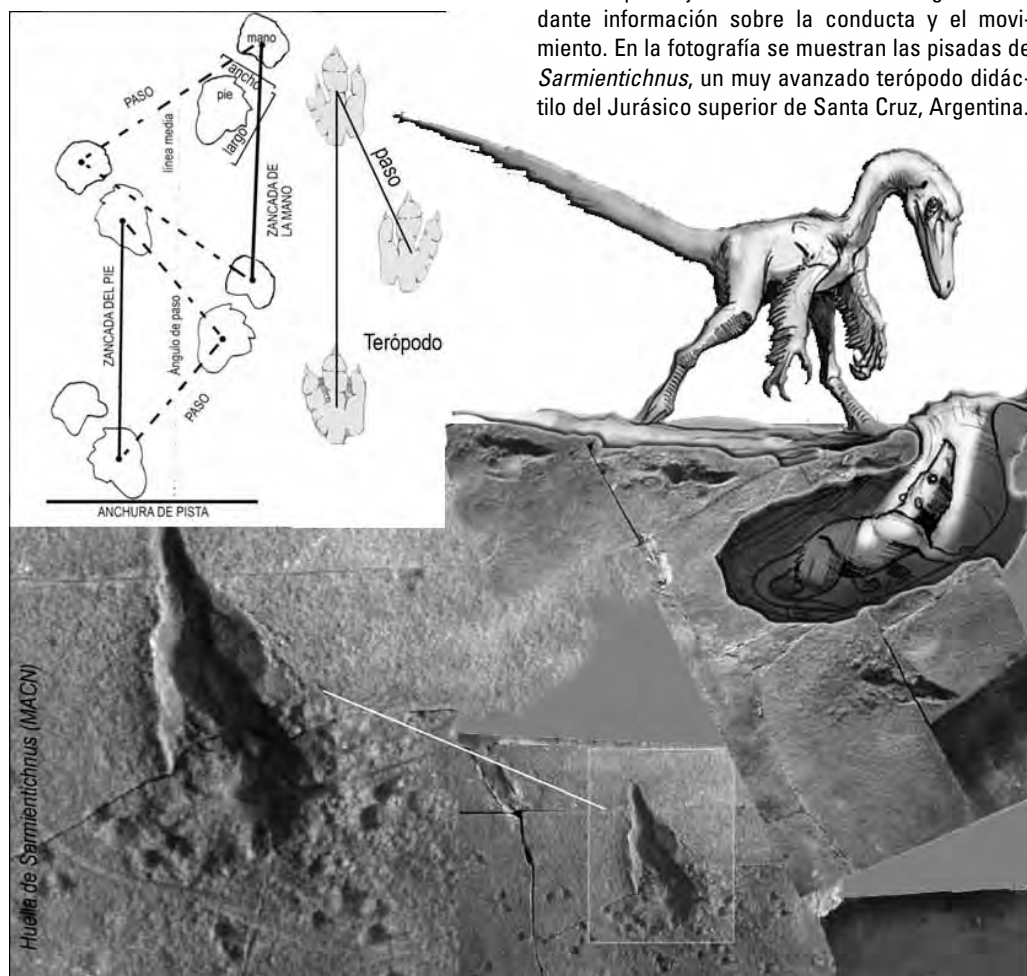
En este apartado nos ocupamos de las marcas que dejó la vida en su paso por el terreno. Los ejemplos expuestos aquí corresponden a evidencias producidas por dinosaurios, pero existen de muchos otros grupos de animales y plantas. Las hojas dejan impresos detalles si el grano del sedimento es suficientemente fino. Muchos invertebrados y algunos vertebrados dejan pozos y túneles que se rellenan de un material diferente y pueden ser así reconocidos.

Las icnitas o pisadas fósiles (Fig. 12.9).

Estas marcas se caracterizan por el paso, la

zancada y otras magnitudes que se puedan medir en el fósil. La forma de la icnita ofrece información sobre el tipo y tamaño del animal, sobre las características del terreno, la posición y la forma de moverse, si estaba caminando o corriendo, si era perseguido, etc. Los animales cuadrúpedos dejan trazas de las patas delanteras y traseras y normalmente las pisadas son de cinco dedos. Sin embargo, entre los dinosaurios saurópodos, los titanosaurios carecían de dedos y su mano muestra una forma de media luna.

La separación entre las pisadas anteriores y





12.10. Los arquitectos Giovanni Ríos Cordero y Omar Medina Ramírez, ambos parte de grupos bolivianos de amigos de la paleontología (FOSILBOL y SOCIUPA), mostrando huellas de saurópodos titanosaurios en Toro Toro, Bolivia.

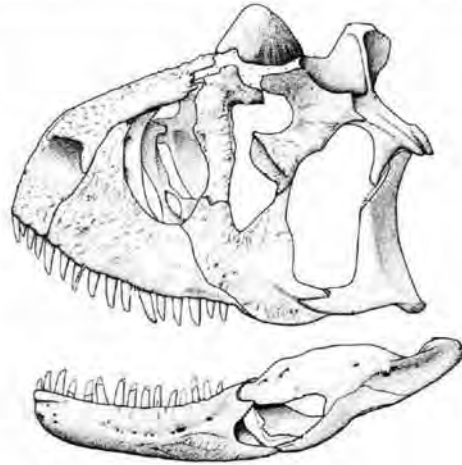
posteriores nos habla de la longitud entre la cintura anterior y posterior, lo que se relaciona con el largo del individuo.

Los terópodos, que eran bípedos, solo dejan marcas de las patas posteriores, las cuales tienen tres dedos bien desarrollados y los otros, muy reducidos, no suelen dejar marcas.

Para que una pisada se conserve debe ser realizada sobre un terreno blando (húmedo como la arena o el barro) y luego debe ser tapada con rapidez por un material con una composición o densidad distinta. El peso del animal puede quedar en evidencia en las subimpresiones, alteraciones que



12.11. Huella de dinosaurio saurópodo hallada por el autor en la margen ribereña del Embalse E.R. México, en las cercanías de El Chocón, durante una bajante del lago en el año 2000. Puede observarse el círculo mayor (marca del pie) y el semicírculo más pequeño por encima (de la mano). El pequeño círculo negro es la tapa de la máquina de fotos (5 cm).

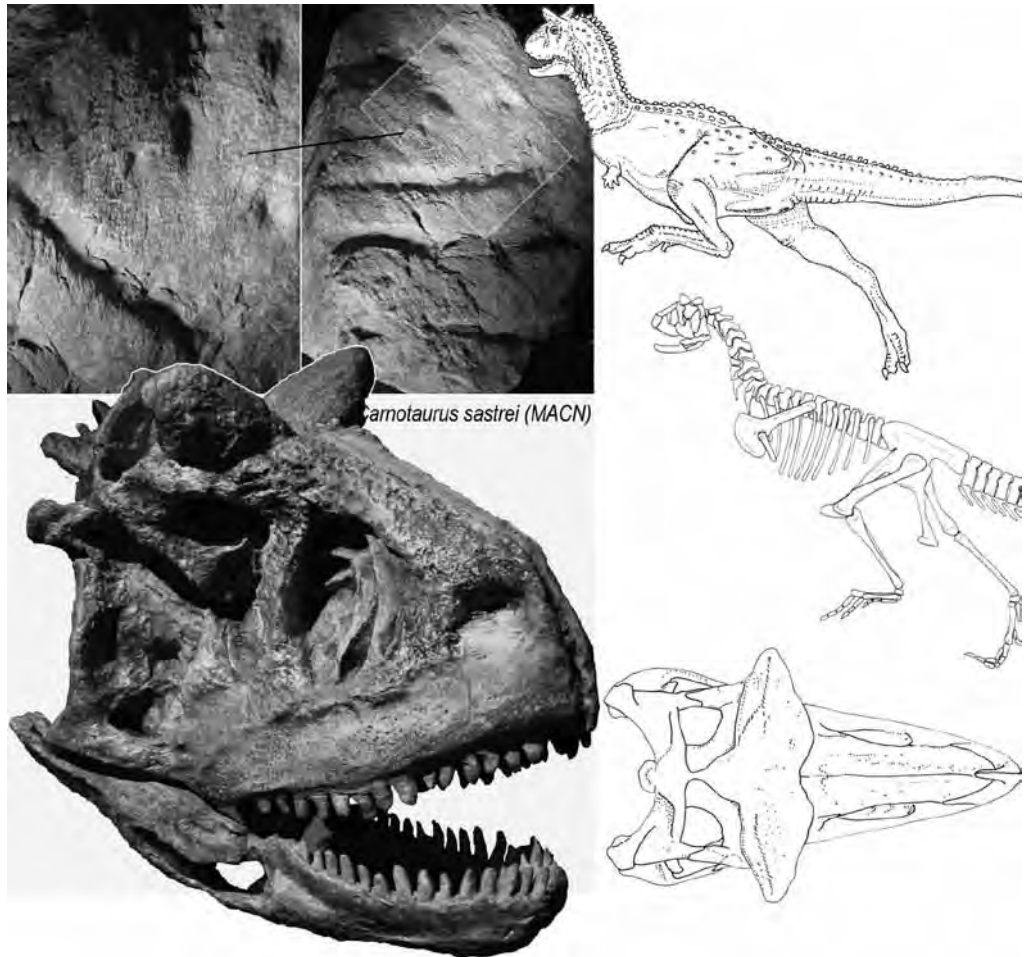


12.12. Reconstrucción del dinosaurio carnívoro *Carnotaurus sastrei*, del grupo de los abelisáuridos, máximos predadores en el hemisferio sur hacia fines del Cretácico. Nótese la cornamenta sobre los ojos, los brazos minúsculos (la situación inversa a la ocurrida en el grupo que dio origen a las aves) y el cuerpo robusto. La reconstrucción es parte de la exhibición del Parque Cretácico (Sucre, Bolivia), realizada por los "paleoartistas" Jorge Blanco, Santiago Drueta, José Luis Gómez, Jorge González y Carlos Papolio (en orden alfabético), y dirigida por uno de los autores (S.A.).

se dejan en capas de sedimento debajo de la huella real. Un animal liviano puede no dejar subimpresiones. En huellas bien preservadas pueden quedar las marcas de la piel de la planta del pie. Además, la capa superior que tapó a la huella, puede, al despegarse, dejarnos tanto una imagen positiva como negativa de la pisada.

Cuando la cantidad de huellas es grande puede

obtenerse información interesante sobre la conducta del grupo o la composición de la población. En 1985 se presentó un grupo de huellas que mostraba cómo un dinosaurio que caminaba, al comenzar a llover se detuvo, se agachó a resguardo de unas plantas y luego de que paró la lluvia prosiguió su camino. Lo sorprendente es que puede deducirse que buscaba refugio ante la lluvia, ya que las gotas



12.13. La marcas del cuero de *Carnotaurus sastrei*, una vista de su cráneo (réplica) y su esqueleto)

de lluvia quedaron grabadas en las huellas viejas, pero no en las posteriores a la detención.

Los yacimientos de huellas de dinosaurios han permitido saber que se movían en pares o manadas y se ha llegado a conjeturar que los adultos reunían a los jóvenes en el centro para preservarlos del ataque de los predadores. En Toro Toro, Bolivia, existe un campo de pisadas que muestra a un grupo de 6 saurópodos adultos y 3 jóvenes que se mueven en un frente. También pueden verse las orlas de barro petrificado dejadas por el paso de un saurópodo (Fig. 12.10).

En Cal Orck'o, Sucre, el rastro de un terópodo apodado "Johnny Walker", exhibe el record mundial de preservación de una caminata continua de terópodo: 347 metros, a lo largo de los cuales

esquiva una zona donde las patas de los saurópodos en el barro dejaron un incómodo barreal. Lamentablemente, una parte del registro se perdió para siempre en octubre de 2008, al derrumbarse 600 metros cuadrados del sector que lo contenía. El mismo fue causado por un pequeño sismo sumado a la actividad de la lluvia y el fuerte debilitamiento resultante de las perforaciones y explosiones realizadas por la fábrica de cemento, demasiado próximas a la base de la pared.

Otro grupo de pisadas, en muchos lugares superpuestas, muestran a 32 terópodos (cazadores) medianos que seguían la misma dirección. También hay casos de anquilosaurios corriendo o un terópodo rengueando.

Normalmente, este tipo de rastros entregan

buena información. Cuando se estudiaron las icnitas asignadas a hadrosaurios se ha podido verificar que el movimiento era cuadrúpedo y de baja velocidad. La longitud del paso era corta, cerca de un cuarto de la longitud del cuerpo. Las pisadas posteriores eran mayores a las anteriores, lo que sugiere que apoyaban la mayoría del peso en la cintura pélvica y que podían moverse en forma bípeda cuando era necesario, por ejemplo durante la huida de un cazador. La separación entre las huellas izquierdas y derechas era muy cerrada, lo que sugiere la postura vertical de las patas.

Teniendo en cuenta otros indicadores, como los nidos y la acumulación de huesos, es posible afirmar que la mayoría de los dinosaurios eran gregarios. También, se han encontrado rastros de manadas que seguían la línea costera en lo que puede ser una migración estacional. Sus yacimientos en Norteamérica han sido llamados "Autopistas de Dinosaurios". No solo los dinosaurios dejaban marcas allí. Pueden también hallarse patas de cocodrilos y, en otros lugares, como Santa Cruz, Argentina, las de pequeños mamíferos como *Ameghinichnus*.

El cuero de *Carnotaurus sastrei*

Este terópodo de 70 Ma de antigüedad fue encontrado en Chubut, Argentina. Tenía unos ocho metros de largo y más de 3.000 kg de peso. Es reconocido porque el cráneo muestra protuberancias hacia los costados que en vida terminaban en cuernos y quizás se utilizaban para la lucha (o rituales). Como el cráneo de este dinosaurio se halla bastante deformado por la presión de los sedimentos y la desarticulación de los huesos (Fig. 12.12), las primeras reconstrucciones lo mostraban mirando hacia los costados. Sin embargo, a partir de la retrodeformación del cráneo realizada por Jorge González, se ha postulado que sus ojos miraban hacia el frente, como en los tiranosaurios pero no en todos los dinosaurios, lo que ofrecería una buena visión binocular tridimensional, una ventaja al cazar.

Cuando se estudió la fuerza de la mandíbula mediante un modelo y tomografía computada, sin embargo, se encontró que la fuerza de sus mandíbulas debería haber sido comparativamente inferior a la de muchos carnívoros actuales.

El cuello y el tórax muestran notables particularidades. Las vértebras evidencian la conexión de músculos cruzados como en las aves actuales, lo que le otorgaba una mejor capacidad de movimiento lateral (rápido y preciso). Las patas traseras se han considerado como largas y delgadas, lo que sugiere un animal corredor. No obstante, solo parte de las mismas fue hallada, por lo que *Carnotaurus* puede haber sido bastante más bajo y robusto, como lo sugieren las reconstrucciones más recientes, el resto de sus huesos y otros abelisaurios conocidos (Fig. 12.12).

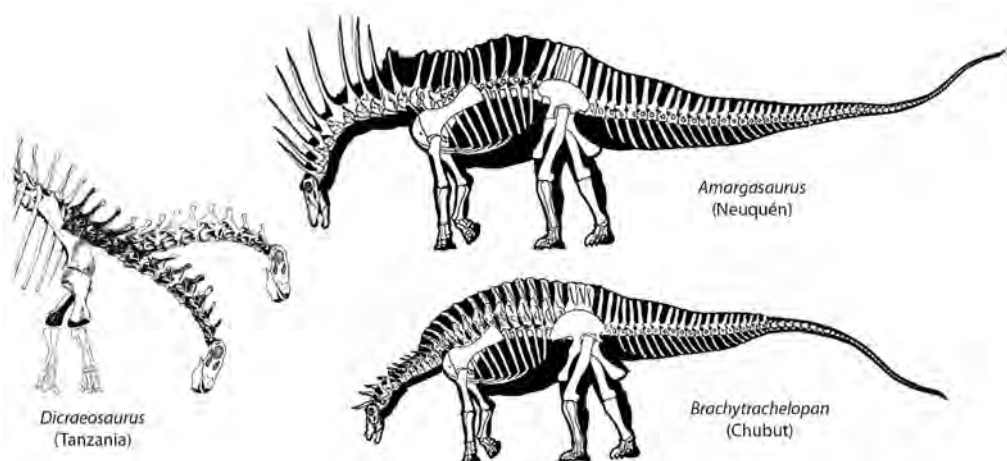
Los brazos se hallaban atrofiados. Aunque el húmero es corto, era robusto y funcional. Por otro lado, el radio y la ulna son muy pequeños, por lo que el antebrazo era casi inexistente. La mano consta de dedos reducidos a pequeños botones óseos aunque una reconstrucción muestra que uno de los metatarsianos podría haber funcionado como espolón. Pero lo que más nos interesa en este punto es que quedaron marcas del cuero (Fig. 12.13) del *Carnotaurus*. El cuerpo fue hallado en la misma posición en que murió (articulado y casi completo) y con las marcas del cuero debajo del lado derecho. El cuero muestra que no tenía plumas. Destacamos esto porque las plumas aparecen en las marcas dejadas por muchos terópodos, algunos cercanos a las aves. En cambio *Carnotaurus* muestra una piel que era áspera y gruesa, corrugada y con osteodermos y prominencias que se hacían más notables hacia la altura de la columna vertebral.

Algunas investigaciones concluyeron en que el patrón de escamas y osteodermos de *Carnotaurus* es semejante al de los camaleones, por lo que podría haber sido mimético.

obstante, es peligroso inferir la cantidad de individuos en base a la cantidad de fósiles encontrados, dada la condición fragmentaria del registro fósil. Para quienes sostienen esta hipótesis de estudio, la relación de individuos se aproxima a una relación de sangre caliente.

La postura y el movimiento pueden ser también indicadores del metabolismo y, de hecho, fueron el primer argumento en este sentido, desarrollado por Bakker a

partir de los estudios originales de su director, John Ostrom (1928-2005). Los terópodos eran animales con movimientos bípedos y rápidos; capaces de desarrollar una caza activa y prolongada. En el otro extremo, los grandes saurópodos parecen haberse movido en forma mucho más conservadora, pero recientes estudios muestran que los dos grupos de saurópodos del Cretácico superior (100-65 Ma), los rebauisauridos y los titanos-



12.14. Los dicreosáuridos fueron extraños dinosaurios saurópodos espinosos que habitaron las tierras del hemisferio sur entre fines del Jurásico y comienzos del Cretácico, durante el establecimiento de vastos desiertos, como el Botucatú. Mientras algunos investigadores suponen que sus altas espinas eran defensivas, otros piensan que daban estructura a una joroba con reservas gracias a la cual se aventuraban al cruce de los desiertos. Mientras que en *Amargasaurus* apuntan hacia atrás, en *Brachytrachelopan*, menos conocido, son mas cortas y apuntan hacia delante. En ambos casos, podrían pastar (claro que no pasto, sino helechos) con el cuello protegido.

saurios, presentaban diferentes estrategias que daban a su cuerpo una agilidad de la que no gozaban sus ancestros. En ambos casos los huesos se hicieron más livianos y las articulaciones entre las vértebras ganaron libertad en sus capacidades de movimiento.

En el medio, en algunos dinosaurios se observan estrategias alternativas. La estructura de la columna vertebral de ciertos dinosaurios (como *Spinosaurus*) muestra algunas semejanzas superficiales con las del sinápsido *Dimetrodon*. En ambos casos, una columna vertebral con largas espinas elevando una vela se ha interpretado como un mecanismo de termorregulación.

Junto a *Spinosaurus* vivía también el iguanodonte *Ouranosaurus* y el saurópodo *Rebbachisaurus*, todos ellos poseedores de altas espinas dorsales en las vértebras, que han sido alternativamente interpretadas como velas o como portadoras de reservas como las presentes en los camellos y bisontes. Este mecanismo les permitiría afrontar largas travesías por un vasto desierto que, originado antes de la separación del Atlántico y escindido en un sector sudamericano (llamado Botucatú) y su contraparte africana (el Pre-Sahara), constituían gran parte del territorio aún luego de la formación del océano Atlántico.

Difiriendo, saurópodos dicreosáuridos como *Amargasaurus* (de La Amarga, Neuquén, Argentina en Fig. 12.14) y *Brachytrachelopan* (de Chubut), presentan

agudas puntas cuya interpretación es más confusa. Tal vez una estrategia defensiva o de exhibición.

El desarrollo cerebral es a veces considerado como una prueba de endotermia, ya que un cerebro muy desarrollado, al menos en el caso de los mamíferos, evidencia inteligencia y por ello vida activa.

No obstante, los cerebros de los dinosaurios no pueden ser comparados en forma directa con los de los mamíferos sino con los reptilesavianos, ya que en ambos grupos de amniotas, separados hace casi 300 Ma, el desarrollo y estructura son radicalmente diferentes.

Comparando entre dinosaurios, resulta claro que los más pesados tenían un cerebro relativamente más pequeño, comparable al de los cocodrilos actuales. Sin embargo, algunos terópodos tenían cerebros muy desarrollados, probablemente en relación con el tipo de alimentación. Para cazar se requiere una actividad mayor que la de los herbívoros, lo que implica cerebros más grandes y complejos. *Troodon* es el dinosaurio con el coeficiente de encefalización más alto dentro de su grupo de dinosaurios, cercano al de un avestruz, aunque menor a la mayor parte de las aves.

El paleontólogo Dale Russell propuso que a partir de dinosaurios como éste podrían haber surgido los "dinosauroides", dinosaurios de un grado de inteligencia elevado que tal vez hubieran podido desarrollar en algún momento una cultura comparable a la de los homínidos.

En el anexo a este capítulo analizamos la conducta reproductiva y la estrategia de cuidado de los huevos y las crías.

Existen evidencias de que algunos dinosaurios empollaban (los relacionados con las aves) y que el cuidado de las crías estaba muy difundido (en los ornitópodos y tal vez en saurópodos). Estas actividades son comúnmente relacionadas con animales sociales de elevado metabolismo.

En resumen, la endotermia de los dinosaurios parece estar apoyada por varias líneas de razonamiento, aunque debieron tener diferencias de grado y forma en los diferentes grupos.

2.3. El estilo de vida

El estilo de vida de los dinosaurios se supone hoy más activo de lo que se pensaba un siglo atrás. La postura de las patas debajo del cuerpo les daba una movilidad mayor que a muchos de los reptiles vivientes. En el capítulo 10 hemos analizado la evolución de la postura en distintos amniotas y la de los primeros dinosaurios.

Los dinosaurios no son los primeros animales que vivieron en grupos o interactuaban en sociedad. Sin embargo, son los que más información han aportado dada la abundancia de sus fósiles. Se conocen evidencias de su movimiento migratorio en manadas, de la probable protección de los adultos a los juveniles, de zonas de nidificación grupal, etc. Relacionado con estos aspectos hemos preparado el apartado "Marcas en el terreno".

Entre las pruebas de gregarismo podemos mencionar un hallazgo inusual de 1981 en Montana. A raíz de una fuerte erupción volcánica en el Cretácico murió una gran manada de hadrosaurios conocidos como *Maiasaura* (similares a *Kritosaurus*). Los cerca de 10.000 ejemplares variaban desde pichones de una docena de centímetros hasta jóvenes de 3,6 metros y adultos de 7,6 metros lo que prueba la existencia de grandes manadas con miembros de diferentes edades.

Si fuera posible saber algo sobre la diferenciación entre sexos, si poseían colores, como se comunicaban, la estructura espacial de la población, etc., estaríamos mejor preparados para responder cuestiones acerca de la conducta que usaban para resolver sus conflictos.

A la vez, la diferenciación sexual puede decirnos mucho sobre rituales. Sin embargo, no es común obtener información respecto a diferencias que sean asignables a los sexos, ya que salvo en casos donde marcadas crestas o cuernos señalen a uno de los sexos, las diferencias sólo responden al tamaño o la coloración, y quién es el más grande es algo variable en las especies de reptiles,

aunque no es raro que sea la hembra. Tampoco se dispone de datos sobre la coloración de los animales extintos, salvo aquellos que convivieron con los humanos.

La comunicación

De entre todos los modos de comunicación, la visual y la auditiva son las más fáciles de explorar.

En la vida natural, gran parte del tiempo es invertido en la vigilancia del entorno, mientras que la lucha se resuelve en pocos segundos. La clave de la seguridad se encuentra entonces en los sentidos.

Con respecto a la visión, aunque en muchos casos los cráneos fósiles han sido distorsionados por la presión de los sedimentos, es posible estimar la posición exacta de los ojos. Los cazadores tenían cierta visión binocular (ojos de frente). En los herbívoros, los ojos están a los costados, lo que les brinda mejor cobertura visual, pero no pueden apreciar la estereoscopia. Esto es coherente con lo que observamos en las aves vivientes.

Aunque la estructura del cerebro no da muchas pistas acerca del tipo de visión, la mayor parte de los reptiles presentan la vista como uno de los sentidos más desarrollados merced al gran aumento de la base del cerebro medio (mesencéfalo). Adicionalmente, considerando los "duelos de colores" de los camaleones y la poderosa visión de las aves, es casi imposible pensar en que los dinosaurios no poseyeran una vista excepcional y en colores. Incluso, es posible que su espectro de recepción visual incluyera el ultravioleta. Se sabe que muchos grupos de aves pueden ver el ultravioleta.

Estudios realizados por la ornitóloga García en 2006 muestran fotopigmentos adicionales en algunas aves, en particular en los machos, junto con aceites que amplían su sensibilidad visual (320 a 700 Nm) comparada a la humana (400 a 700 Nm), por lo que parte de su coloración es invisible a los humanos. Parte de ello pudo darse entre los dinosaurios no avianos.

Se han formulado numerosas hipótesis sobre la facultad de emitir sonidos en los dinosaurios. Mientras que en los cocodrilos los sonidos son muy limitados, los dinosaurios vivientes, las aves, se muestran expertos en la comunicación sonora y su oído sencillo, surgido entre los diápsidos, es capaz de recibir una amplísima variedad de estímulos.

Por ejemplo, muchos hadrosaurios tenían crestas en el cráneo con un espacio de aire que podría haber contribuido a emitir sonidos más profundos. Tengamos presente que el órgano que permite el canto en las aves (la siringe) evolucionó probablemente hace unos 70 Ma, pero otras estructuras comparables pudieron desarrollarse en paralelo en otros linajes cercanos.

Un estudio de la estructura de los huesos del oído

interno en algunos dinosaurios reveló que sólo podían escuchar sonidos de muy baja frecuencia. Si emitían sonidos es probable que fueran gritos de baja frecuencia.

El estudio mediante moldes, de la cavidad del cráneo que contenía al cerebro, ha permitido estudiar su estructura. Así, pudo notarse el buen desarrollo de los lóbulos visuales en contraste con los pequeños bulbos olfatorios, que muestran un pobre desarrollo del olfato similar a las aves, aunque en estas hay casos especiales como los buitres, con excelente olfato, por lo que no puede generalizarse. Además, los bulbos olfatorios de *Tyrannosaurus* son muy grandes (Fig. 12.15).

El volumen del cerebro en relación con el cuerpo da cuenta del coeficiente de encefalización (capítulo 14), que se maximiza en el grupo de los “raptores”, por lo que es posible que fueran más inteligentes que otros dinosaurios. Sin embargo, extrapolar esto con el grado de inteligencia es un paso riesgoso ya que para ello debiera estudiarse la densidad de plegamiento de la corteza que no suele quedar representada en el molde del cráneo. Por ejemplo, recordemos que los hombres de Neanderthal (*Homo neanderthalensis*) tenían un volumen cerebral más grande que el de nuestra propia especie (*Homo sapiens*) pero no tenemos modo de saber si estos parientes nuestros eran o no más inteligentes que nosotros. Aunque lo fueran, lo cierto es que las circunstancias en las que vivieron no les permitieron un desarrollo cultural y tecnológico como el nuestro.

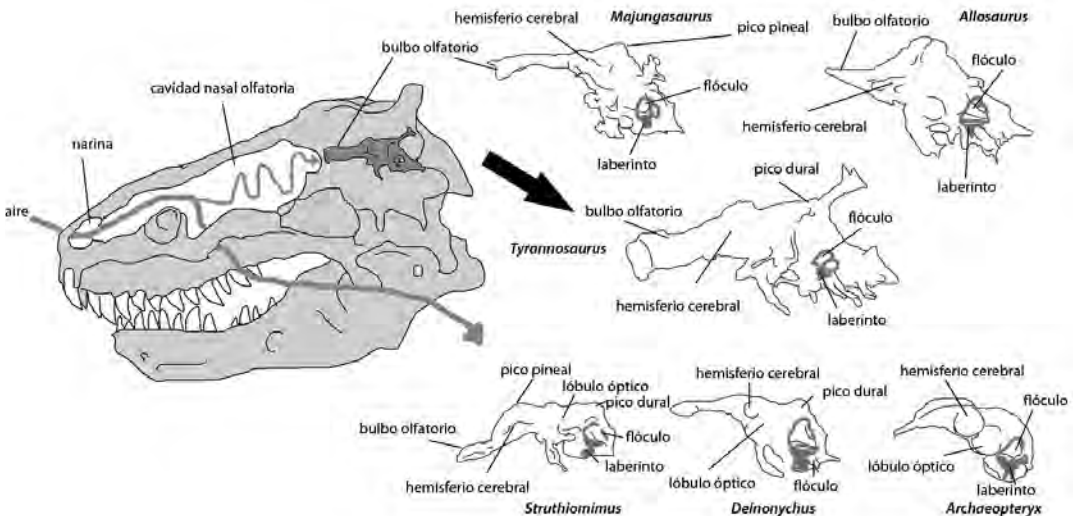
La mayor parte de los vertebrados son capaces de detectar el campo magnético terrestre, lo que en el caso de las aves es importante en las migraciones. Es altamente posible que esta capacidad estuviera presente entre los dinosaurios no avianos.

Dino-comportamiento: La conducta agonística y el apaciguamiento

Los etólogos utilizan el término “conducta agonística” (del griego, combatiente) donde incluyen todas las conductas relacionadas con la lucha, agresión, defensa, sumisión y huida.

La agresividad no tiene límites claros. Se define como agresión a la acción ofensiva que obliga al otro a abandonar lo que tiene o trata de conseguir. La agresividad se contrapone con el costo de su utilización. Un comportamiento agresivo tiene tres costos: el costo energético (lo que se invierte en realizarlo), el costo de riesgo (posibilidad de salir lastimado o muerto) y el costo de oportunidad (mide la relación entre dos comportamientos alternativos). No es cuestión de imaginar a los dinosaurios siendo agresivos innecesariamente. Los dinosaurios no eran monstruos de pesadilla, eran tan solo animales.

Probablemente, los dinosaurios cazadores hayan tenido territorios de muchos kilómetros cuadrados. Los herbívoros, en cambio, se moverían en un rango menor (excepto, claro está, al migrar). En los animales gregarios la agresividad se sublima y desaparece y la distancia



12.15. Moldes craneanos de distintos dinosaurios reconstruidos a partir de tomografías. Nótese los grandes bulbos olfatorios de *Tyrannosaurus* y los grandes hemisferios cerebrales y lóbulos ópticos de *Archaeopteryx*. En la sección del cráneo de *Tyrannosaurus* se aprecia el ingreso del aire y su derivación respiratoria hacia la tráquea y olfatoria a través de la cámara nasal. Modificado de Witmer y Ridgely (2009).

individual se reduce al mínimo. Así lo prueban las evidencias de migraciones o de reproducción en colonias como las de *Maiasaura* donde la distancia entre los nidos es exactamente la de un individuo adulto. Esto significa que los nidos estaban a la distancia mínima posible y seguramente cualquier cola u hocico que pasara ese límite sería ferozmente reprendido por el defensor del anillo, tal como ocurre con las aves súlidas y sus anillos de guano.

Cuando los individuos se separan en pequeños grupos o familias, la agresividad aparece nuevamente.

La conducta agonística tiene innumerables pruebas entre los dinosaurios. Muchas provienen de mordeduras en los huesos realizadas por congéneres, como en el abelisaurio *Majungasaurus*. Algunas veces las heridas inflingidas han logrado cicatrizar y el animal murió por otras causas mucho después, como las presentes en Sue, un famoso *Tyrannosaurus rex* y, de hecho, las costillas rotas y sanadas en vida que muestra el terópodo *Carnotaurus*, de la Patagonia argentina.

Si no lo dicen sus huesos, lo dirán sus parientes

Sabemos certeramente que todos los animales actuales sienten el dolor. Sin embargo, lo ocultan como una herramienta que impide que el adversario conozca esta debilidad. En la naturaleza, los débiles suelen vivir menos. Temple Grandin en su libro "*Interpretar a los animales*" sostiene que los animales sienten tanto dolor como los humanos, pero que el sufrimiento es mucho menor. Sería esa la razón por la cual no muestran el estado de desgracia en que se encuentran. Paralelamente, introduce la idea de que el miedo sería peor que el dolor, pero que los animales están generalmente capacitados para no asustarse más de lo prudente.

Los dinosaurios y los grupos de animales actuales debieron tener conductas similares ya que las mismas están presentes en todos los grupos de tetrápodos, que se aislaron genéticamente en diferentes etapas de la Historia Natural. La observación de las especies existentes entrega valiosa información para imaginar la conducta de los extintos. Los artistas que dibujan la conducta de los dinosaurios utilizan esta técnica.

Hay una extensa gama de causas de estrés (estresores) en los animales. Entre ellos se hallan la huida frustrada (por ejemplo, en época de incubación en los oviraptores del Gobi o de crianza en los *Maiasaura*, los adultos están atados a los hijos), la superpoblación (que lleva al enfrentamiento entre poblaciones menores cercanas), las condiciones climáticas adversas (la sequía, frío o calor extremo), etc. En relación a esto, se dio el desarrollo de armas que reducen el grado de estrés. Por ejemplo, la postura de **apaciguamiento** (consistente

en inclinar la cabeza o exponer partes vitales como el cuello) permite minimizar los estímulos de terror sin la necesidad de huir. Esta postura es común a las aves y mamíferos, y por ello es posible suponer que también lo era en los dinosaurios. Lo detallaremos al estudiar la ritualización (Fig. 12.16).

La agresión se parece mucho más a la contraofensiva de una presa, originada en el terror, que al ataque de un predador. Animales de menor tamaño, como los iguanodontes, podían realizar un ataque simulado al predador intentando que se retire del territorio de cría. Sin embargo, la principal amenaza para una especie no es la relación cazador-presa, que ejerce un estrés menor y pasajero, sino la competencia por los mismos recursos ejercida por ellos mismos o una especie afín.

Una categoría interesante del comportamiento combativo es la reacción crítica. Ocurre cuando el más débil se encuentra en situación de no poder huir y tampoco puede esperar una gracia del más fuerte. Entonces, la presa lucha en vez de huir y la agresividad llega a un máximo. En este punto se pueden recordar las sentencias de Sun Tse (general chino al que se le atribuye el celebre libro "*El arte de la guerra*"), que aconseja no rodear al enemigo por los cuatro costados, ya que luchará hasta la muerte.

Muchos animales evitan la lucha mediante estrategias que los hacen "desaparecer". Se puede pasar inadvertido usando colores miméticos, permaneciendo inactivo o integrándose en grandes grupos (el anonimato de la multitud). El mimetismo se combina con la conducta de permanecer inmóviles, ya que el movimiento llama la atención. Solo se huye en situaciones de máxima necesidad. Es posible que muchas especies de dinosaurios tuvieran un bien desarrollado mimetismo, pero no podemos saberlo.

Otra forma de "desaparecer" es la formación de colonias. Casi con seguridad la primera organización social, antes incluso que la familia, fue la "multitud anónima". Se ha podido medir que la tasa de éxito en la caza de un ave rapaz disminuye con el aumento de la cantidad de miembros en la bandada víctima. La masa reacciona en forma conjunta y el predador pierde contacto con un individuo en particular, sufriendo el "dilema del predador", que por no decidir a quien perseguir, pierde a todos. Algunos grupos de animales reaccionan a una amenaza con un desbande desordenado; otros siguen movimientos en masa como olas y otras lo hacen en grupos pequeños y con afinidad familiar.

Los campos de huellas de dinosaurios en distintos lugares del mundo muestran, en muchos casos, caminatas o corridas sincronizadas, donde los individuos mantienen la distancia entre ellos.

La ritualización

La lucha entre animales puede dividirse en dos fases: el enfrentamiento preliminar y el contacto físico. La prolongación de la primera fase por un largo tiempo se transformó evolutivamente en los rituales de combate. Para el enfrentamiento preliminar, los duelistas disponen de herramientas que los llevan a dirimir el altercado sin contacto físico. Por ejemplo, algunos dinosaurios poseen vistosas crestas en el cráneo que podrían haberse útil en la lucha o, que siendo usadas durante una exhibición, podrían inhibir al atacante. Esto podría aplicarse también perfectamente a las espinas del cuello de *Amargasaurus* (Fig. 12.14), los cuernos y crestas de los ceratopsios. El carnívoro *Carnotaurus* (Fig. 12.12), poseía un cuello poderoso que parece haber sido óptimo para un combate de cornadas. Sin embargo, aunque el único ejemplar conocido poseía algunas costillas rotas en vida, no sabemos si eran definitivamente usados en la defensa, la cacería o como parte de un ritual de lucha.

A principios del siglo XX se encontró que ciertas pautas se transformaban en ceremonias simbólicas y se les dio el nombre de ritualizaciones. La ritualización se basa en los siguientes aspectos básicos:

- El ritual parte de patrones de conducta conocidos, pero con variantes profundas de forma y énfasis, por lo cual se conoce como emancipación.
- Cambios de umbral y frecuencia convierten el patrón de conducta en un ritual. Sólo serán eficaces las señales claras, fuertes y duraderas.
- La ritualización deberá ser prolongada, lo que mostrará su efectividad a largo plazo.

Uno de los rituales más elementales es el ritual de **apaciguamiento**. Su accionar suprime o reduce el ataque en aquellas situaciones donde la huida es desven-



12.16. La ritualización se encuentra muy desarrollada en las aves y es posible que lo haya estado también en los dinosaurios no avianos. Aquí, se representa a un grupo de jóvenes del ornitópodo *Gasparinisaura* mostrándose y exhibiendo el cuello ante el líder de la bandada (al frente). La postura de apaciguamiento reduce el estrés y favorece la convivencia



12.17. Riña entre dos alvarezsáuridos. Es posible que en la mayoría de los casos no pasara de la ostentación de plumajes o un par de saltos usando sus espolones.

tajosa. Por ejemplo, no resultaría conveniente para un pequeño *Gasparinisaura* huir de un competidor vencedor si vive dentro de una bandada o colonia. Sería exponerse a caer en la boca de algún predador oportunista como un cocodrilo peirosáurido.

También, durante el tiempo previo al cortejo de apareamiento, los individuos intentan reducir las conductas hostiles del congénere. Cuando se estudia la conducta de muchos animales vivientes, se observa que la hembra muestra su disponibilidad para aparearse mediante una postura que incluye la cabeza baja, demostrando así su falta de agresividad. Curiosamente, la postura de amenaza y de apaciguamiento pueden derivar de un mismo movimiento; la cabeza levantada (amenaza) o la cabeza agachada (apaciguamiento). La ausencia generalizada de crestas o cornamenta en la hembra contribuye a enfatizar esta actitud.

La selección natural ha favorecido las conductas tendientes a mantener unido al grupo, evitando las heridas. El apaciguamiento reduce el estrés y le permite al individuo sumiso permanecer en el grupo (Fig. 12.16).

Todo el complejo proceso de la ritualización se sustenta sobre la premisa de "extender los tiempos". Prolongar lo más posible la situación permite llegar a que uno de los contendientes se retire sin luchar. Cuanto más prolongado pueda ser el combate, más ritual se torna. Es lógico suponer que los dinosaurios poseían rituales que permitían reducir el daño y participaban de ellos las estructuras y los colores. Es más difícil interpretar cuales serían en cada caso. Es posible que (por ejemplo en los alvarezsáuridos como *Patagonykus*) comenzaran su disputa con una exhibición de plumas de colores y/o copetes, que luego pasara a

saltos y golpes con los peligrosos espolones, pero que finalizara en golpes sin contacto hasta la retirada del vencido (Fig. 12.17).

2.4. La extinción de los dinosaurios

Hace 65 Ma la mayoría de los grupos de dinosaurios se extinguieron, excepto las aves. Lo sabemos ya que no existen restos de dinosaurios no-avianos por encima del umbral K-T (como se conocía al límite de las capas geológicas entre el período Cretácico y el Cenozoico o Terciario) o KP (como se lo conoce actualmente, por ser el límite entre dos períodos: Cretácico y Paleógeno). El momento de la extinción se halla identificado por una fina capa de iridio y seguido por el “pico de helechos”, una capa donde las esporas de estas plantas pteridofitas son muy abundantes.

Como desencadenante de la extinción en masa del Cretácico se han acusado al impacto de un meteorito y al vulcanismo (en el anexo al capítulo 1 se tratan de detalle estos aspectos). Sin embargo, para la extinción particular de los dinosaurios, pudieron influir algunas otras causas.

Algunos propusieron que el dominio de los dinosaurios se encontraría en retroceso para el momento de la extinción abrupta. Sin embargo, un grupo de ellos, las aves, son aun hoy los tetrápodos con el mayor número de especies.

Varios tetrápodos marinos muestran también evidencias de declive, como los mosasaurios y plesiosaurios. Los ictiosaurios, en cambio, se debilitaron como grupo y se extinguieron, decenas de millones de años antes del final del Cretácico.

Se ha propuesto también que la competencia con otros grupos de vertebrados dificultó la vida de los dinosaurios. Sin embargo, es difícil saber cuáles serían éstos, ya que los mamíferos siempre acompañaron a los dinosaurios y las aves son solo un grupo de ellos que poco podría haber afectado la existencia de los otros.

Algunos piensan que lo que los afectó habría sido la diversificación de las plantas con flor y los insectos. Quienes estudian los fósiles conservados en ámbar han probado la existencia de varias enfermedades que eran propagadas por los insectos de aquella época. Sin embargo, los dinosaurios coexistieron con aquellos insectos durante toda su historia y con las angiospermas durante no menos de 70 millones de años, tiempo de sobra para que pasara la “alergia”.

Además, es muy posible que algunos grupos de dinosaurios fueran agentes fundamentales en la distribución de las plantas con flores, junto a los vientos húmedos procedentes de la apertura del Océano Atlántico.

El inglés Arthur Smith Woodward propuso en 1909 en una conferencia en la British Association for the Advancement of Science, que los dinosaurios se hicieron “seniles genéticamente”. La evidencia de su propuesta fue el crecimiento desmesurado y la pérdida dentaria en muchos dinosaurios, factores que, por supuesto, no indican más que especializaciones.

Es de destacar que el paleobiólogo estonio Alexander Audova (1929), rechazó la propuesta de Smith Woodward sobre la “senilidad racial” acusando, en cambio, a una fuerte variación ambiental.

El clima del Cretácico fue bastante benigno (sin variaciones profundas entre la noche y el día o entre estaciones), aunque más marcado que el Jurásico. No obstante, una generalización de esta magnitud para un período que duró 80 Ma, es aún más grotesca que decir, “desde que nació, básicamente no llovió”. Es imposible generalizar climáticamente un lapso tan vasto como el Cretácico.

Al final del período, sin embargo, se produjeron cambios climáticos importantes aunque de corta duración, ya que el período siguiente, el Paleoceno, fue también muy cálido. ¿Pudo este cambio climático debilitar a los dinosaurios? Si los dinosaurios eran de sangre caliente, serían quizás menos resistentes al frío que otros reptiles actuales (tortugas y cocodrilos) que sobrevivieron a la extinción en masa. Pero como hemos visto, algunos linajes de dinosaurios vivían dentro del círculo polar antártico, en regiones donde helaba durante el invierno.

En 1911, el paleontólogo y espía húngaro Barón Ferenc Nopcsa (1877-1933) propuso que la rápida extinción de los dinosaurios fue causada por un incremento en la función de la hipófisis, cuyo mal funcionamiento causa en los humanos gigantismo por exceso de crecimiento del cartílago y una baja actividad sexual (1911).

Otras propuestas en los años '20 incluyeron la de Jakoulev, por enfriamiento climático; la de Moodie por descenso del nivel del mar; la de Wieland, porque los mamíferos se comían sus huevos y la de Muller, por el vulcanismo. Lo cierto es que el final del Cretácico fue un momento de recambio para muchos grupos de animales y plantas.

Algunos apuntan a la dispersión de virus y agentes patógenos al contactarse continentes que se hallaban hasta entonces aislados, como Norte y Sudamérica, y África y Europa. De hecho, en las heces de los dinosaurios se encontraron patógenos de parásitos intestinales. ¿Pudieron los dinosaurios no tolerar los nuevos parásitos? Difícil, para empezar, pues la coexistencia entre los parásitos y sus hospedadores es un mecanismo complejo que conlleva millones de años. Además, por supuesto, esto no explica la simultánea extinción

de los plesiosaurios y mosasaurios (lagartos marinos), amonites (moluscos cefalópodos) y benitales (plantas parientes de las cicas).

El estudio de las sucesivas extinciones a lo largo de la historia de la vida ha permitido reconocer que, en muchos casos, el evento de extinción no ocurre ligado a una catástrofe, aunque ésta haya existido, sino algún tiempo después. Por ello, fue llamada por David Jablonski "la extinción del día después". Sus causas se atribuyen principalmente a que los sobrevivientes a una catástrofe natural como el vulcanismo, la caída de un asteroide o una era glaciaria, corresponden a grupos escasos, responsables del ulterior poblamiento de la región. Por ello, el ADN que portan consiste, mayormente, en una repetición del de sus vecinos, y sus capacidades para resistir a las enfermedades son entonces similares.

¿Cómo se llega a la falta de diversidad genética? Una de las causas es cuando la población se salva por los pelos de una extinción y los individuos restantes son todos hijos de unos pocos sobrevivientes que además eran parientes entre sí. Esto ha ocurrido con las poblaciones del tuatara (*Sphenodon*) en Nueva Zelanda y de algunas especies (salvadas por los humanos) del borde de la extinción (causada por los humanos), como los búfalos en las praderas norteamericanas o los venados de las pampas en Argentina.

Sorprendentemente, los restos muchísimo más modernos de mamuts recuperados congelados en el círculo polar ártico han aportado información interesante.

El análisis de ADN a partir de fósiles está muy cuestionado por la posibilidad de contaminación y además la información obtenida es escasa. En el caso de material "fresco" como el de los mamuts, se ha logrado

obtener ADN mitocondrial muy seguro empaquetado en el centro de los pelos. La queratina que forma el pelo es un efectivo retardante para el ataque de las bacterias al momento de morir el animal. De esta forma se ha logrado estudiar cerca de 10 especímenes en el rango desde 50 a 10 mil años de antigüedad.

El estudio de éste ADN permitió observar que existían sólo dos líneas de ADN levemente divergentes por su aislamiento hace 50.000 años. Una de esas líneas se extinguió hace 40.000 años y la otra perduró hasta hace 10.000 años. Cuando los seres humanos comenzaron a depredarlos ya estaban seriamente afectados por la falta de diversidad genética. ¿Podría pensarse en una situación similar en algunos tipos de dinosaurios hacia el final de Cretácico?

¿Pasaron los dinosaurios por un "cuello de botella"? ¿Les ocurrió algún fenómeno grave antes de su extinción definitiva hace 65 millones de años?

En 1980, Louis W. Alvarez, Walter Alvarez, Frank Asaro y Helen V. Michel, propusieron que el impacto de un asteroide había sido el causante de la extinción del límite KP. En aquel momento la teoría permaneció rodeada de escepticismo pues implicaba un retorno a un catastrofismo casi bíblico que había sido dejado atrás con el gradualismo geológico de Hutton y Lyell, que impregnara el nacimiento del gradualismo biológico de Darwin. Diez años después, con el hallazgo del cráter de Chixculub, Yucatán, la teoría tomó solidez y se afianzó en el conocimiento. No obstante, hace apenas unos años, se descubrió que el impacto había ocurrido en realidad 300.000 años antes de la extinción. ¿Pudo ser éste el cuello de botella para ellos, por lo que ante el segundo impacto se extinguirían la mayor parte de sus linajes y sólo las aves se salvaron por los pelos?

Anexo: La evolución en acción

Conducta reproductiva y cuidado parental. Parte I: La reproducción de los dinosaurios.

Este tema está dividido en dos anexos; el primero está dedicado a las evidencias dejadas por los nidos de los dinosaurios. El segundo anexo, en el capítulo 13, se dedica a la evolución de la complejidad reproductiva de las aves.

Las aves se caracterizan por el cuidado que le dedican al nido, centro de toda la actividad social de la pareja. ¿Fueron los dinosaurios también padres tan esforzados?

El comportamiento en los dinosaurios es conocido a partir de nidos fósiles de varias especies, que se asemejan a los de los cocodrilos y las aves más primitivas; son solo huecos abiertos en la tierra. Sin embargo, mientras el cuidado del nido por parte de las aves es muy superior al de otros reptiles, el comportamiento de los dinosaurios está en duda y probablemente no fue uniforme.

Basados en el período de incubación de cocodrilos y aves, es de suponer que los dinosaurios tendrían un período de incubación entre 60 a 90 días.

Los reptiles, incluyendo algunas aves, hacen sus nidos construyendo un hueco en el terreno. Una alternativa (cocodrilos) es hacer una depresión en el suelo donde se colocan los huevos y cubrirlos con vegetación. Nidos parecidos se observan en los dinosaurios (Fig. 12.18).

Los cocodrilos no producen calor corporal y no pueden transferirles calor a los huevos, así que utilizan el calor de la vegetación que se pudre y el sol. Los huevos son cubiertos y abandonados. La incubación de los huevos lleva entre dos y tres meses. Las tortugas hacen un hueco en la tierra donde depositan los huevos y luego lo tapan con tierra. No existe ningún cuidado de los mismos. La suerte dará cuenta de las crías.

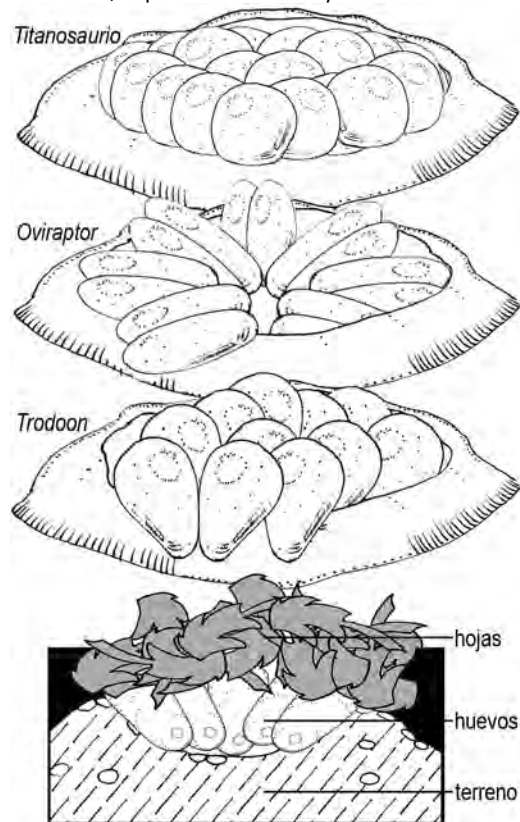
Por otra parte, dado que los dinosaurios no avianos comparten más con las aves que con los cocodrilos, es entendible que la norma sea empollar, lo cual ha quedado en evidencia en el caso de los oviraptoros del desierto del Gobi, Mongolia. No obstante, esto es impensable para las especies grandes.

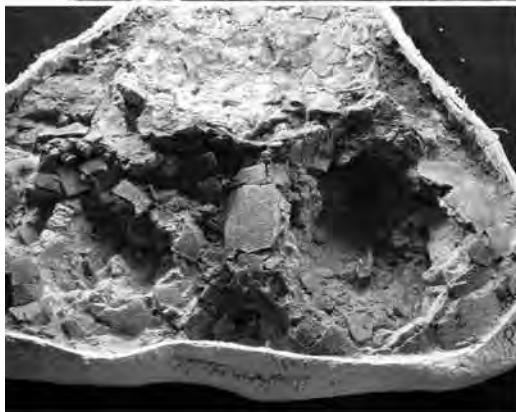
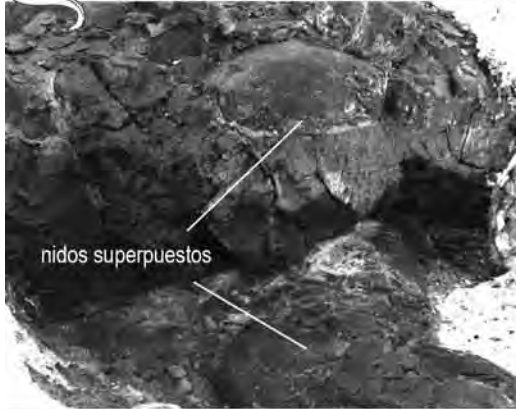
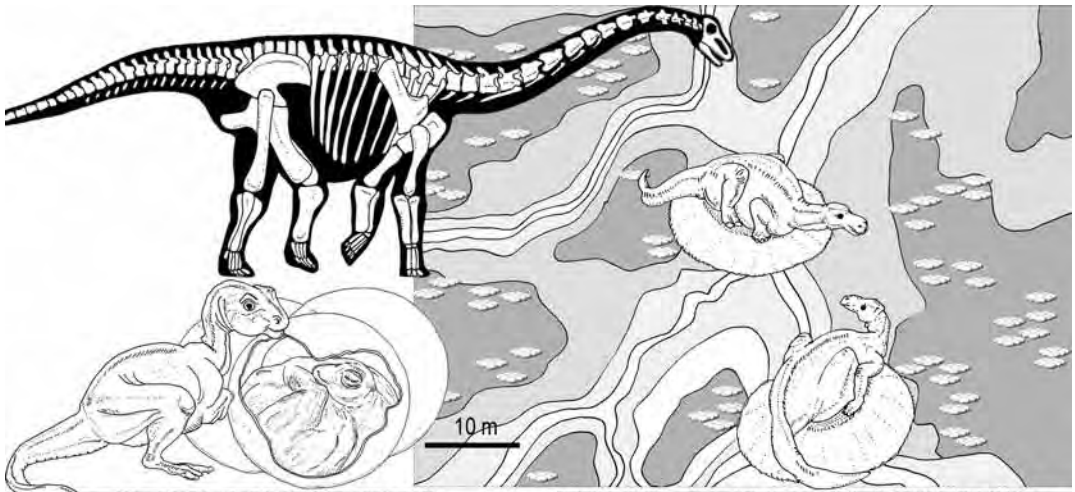
El caso de los aucatitanes

Esta historia sucedió hace 80 Ma en la actual Patagonia, más precisamente en Auca Mahuida (Neuquén, Argentina). Los protagonistas fueron una colonia de titanosaurios, dinosaurios cuadrúpedos her-

bívoros (Fig. 12.19) del Auca Mahuida, que llamaremos informalmente "aucatitanes", acompañados por un predador conocido como *Aucasaurus garridoi* (un pariente

12.18. El nido de los dinosaurios era construido como un hueco o elevación en el suelo, tal cual como lo hacen los patos, las aves actuales de linajes más antiguos. La forma de los huevos y la colocación dice mucho sobre la postura. En *Oviraptor* los huevos son cilíndricos y se han puesto de a pares en forma circular. En los titanosaurios los huevos son esferas y en *Trodoon* son con forma de pera. Es probable que *Oviraptor* empollara los huevos. Pero los titanosaurios no lo hacían. En este caso podrían tapan la postura con vegetales que eliminan calor al pudrirse o simplemente, si se encuentran en un terreno que transmite el calor solar, depositar los huevos y cubrirlos con tierra.





12.19. La nidificación de los aucatitanes en Auca Mahuida (Neuquén, Argentina). El plano de distribución de nidos en el terreno muestra la cercanía, normal entre los nidos del hadrosaurio norteamericano *Maiasara*. Debajo, se observan dos nidos de aucatitanes superpuestos de distinta temporada y los huevos con restos de piel y huesos de los embriones. Los nidos y huevos fueron expuestos en el Museo Argentino de Ciencias Naturales y corresponden a la colección del Museo Carmen Funes de Plaza Huincul.



del *Carnotaurus* en la Fig. 12.7, 12.12, 12.13). Los restos fósiles incluyen el campo de nidos de una manada. Estos son los ingredientes para una historia de ternura y sangre.

Debido a la cantidad elevada de huevos en cada nido, a la abundancia de nidos en el campo y la evidencia de que volvían anual o bienalmente al lugar, es muy posible que anidaran cerca de una zona de alimentación abundante. En aquel entonces, la zona de los hallazgos se mantenía seca la mayoría del año y con suficiente irradiación solar que ofrecía buenas condiciones para los nidos no atendidos. Se ubicaba cerca de un río que irrigaba al área proveyendo de alimentos cercanos. Ocasionalmente, las fuertes lluvias hacían desbordar los cauces de agua; entonces los nidos eran inundados y tapados, interrumpiendo el desarrollo de los pichones e iniciando el proceso de fosilización que nos permite verlos hoy.

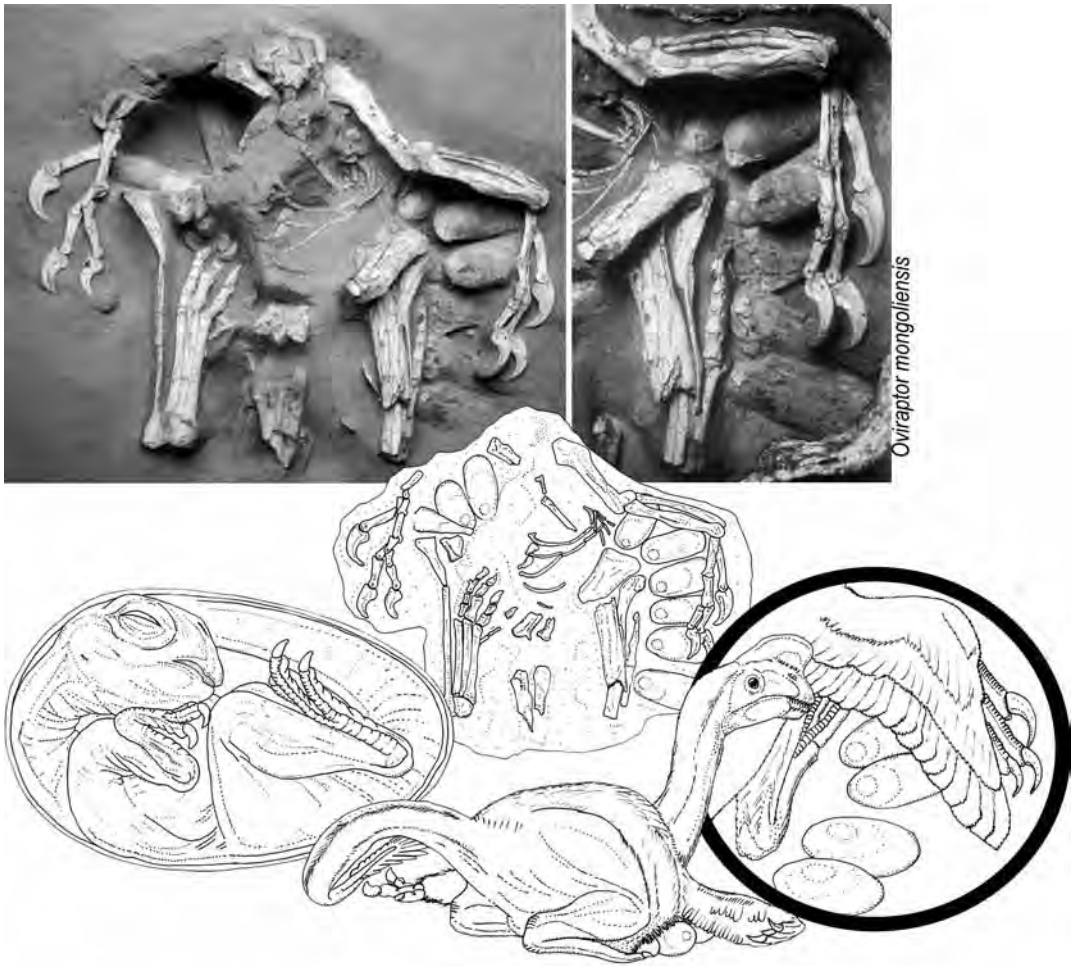
Al estudiar el terreno es posible observar la elevada concentración de nidos y de huevos por nido. Algunos de los huevos conservan en su interior los huesos fosilizados del embrión y las marcas de la piel.

Estos aucatitanes poseían, como los adultos, un lomo cubierto de placas y nódulos óseos. En los adultos, estas placas crecían hasta formar unas tortas redondeadas de 12-30 cm de diámetro mientras que en las crías eran círculos de pocos milímetros. En los adultos, donde el material óseo de las vértebras era esponjoso, había cavidades que podrían haber estado rellenas de grasa y que servirían como reserva energética. Otros sostienen que el relleno era aire y formaba parte del sistema respiratorio.

En este lugar de nidificación se reunían centenares de hembras de aucatitanes. La zona de nidificación era usada en forma periódica, probablemente anual, registrándose varios niveles superpuestos de nidos. La densidad de esta nidificación grupal, con separación de algunos metros entre nidos, prueba que algunos dinosaurios mostraban costumbres similares a las aves actuales, como los flamencos o las súlidas.

Las amplias caderas de los titanosaurios y la espalda arqueada podrían haber permitido a las hembras apoyar casi todo su peso en los pesados miembros posteriores y cavar con los anteriores en forma de pala, merced a la

12.20. Réplicas de *Mussaurus patagonicus* juvenil (arriba) y de un adulto (debajo), encontrado cerca del nido, expuestos en el MACN. El adulto mide unos 5 m y pesaría 120 kg. La cercanía del adulto hace suponer que el mismo se encontraba cerca del nido en lo que sería una prueba de cuidado parental de las crías.



12.21. Este *Oviraptor mongoliensis* fue sepultado en el actual desierto de Gobi en Mongolia cuando se encontraba sentado sobre el nido cuidando de los huevos. Se reproduce el estado de cómo se encontró el fósil, donde los huevos ocupan un círculo debajo del animal. Son una prueba del cuidado parental en dinosaurios.

fuerza de los músculos insertos en el antebrazo, mejor desarrollado que el de otros saurópodos.

Luego pondrían sus huevos en estos nidos formados por depresiones con barreras laterales. Por la cercanía entre nidos es casi imposible que empollaran los huevos como lo hacen las aves, pero quizás los cubrirían con vegetación para que el calor de los vegetales en putrefacción mantuviera la temperatura elevada.

Los huevos eran esféricos, de entre 13 y 15 cm de diámetro con 800 cm³ de volumen. Se los observa colocados en nidos que contienen entre 15 a 34 huevos y se encuentran miles en un área de un kilómetro cuadrado. La ausencia de huevos rotos o partes sueltas sugiere que cada nidada fue puesta por una sola hembra, quizás en una sola sentada, para luego taparlo y apartarse del área.

La nidificación en grupo estuviera muy difundida entre tipos similares de dinosaurios gregarios.

Es probable que la construcción de nidos se produjera desde el centro del área hacia la periferia en la medida que llegaban grupos de hembras al lugar. De esta forma, los espacios centrales eran los más codiciados, debido a que eran los últimos en ser depredados. Es posible que las pérdidas de crías fueran cuantiosas en el primer año de vida.

Este tipo de nidificación también tiene sus costos debido a que los miembros que nidifican en el perímetro están más expuestos y la agrupación permite la propagación de enfermedades con facilidad. Las colonias densas dentro de territorios limitados aportan, a cambio, beneficios como ambientes de alta calidad y escasos, además

de un incremento en la seguridad mediante la defensa colectiva ante los predadores.

En Auca Mahuida no se observa la presencia de restos de jóvenes recién nacidos, lo que hace suponer que cuando las crías nacían se apartaban de la zona de nidos y se dirigían a una zona de alimentación. Los jóvenes debían ser altamente precoces para moverse sin colaboración materna a poco de nacer y deberían haber tendido apenas unos 30 cm de longitud con no más de 500 g de peso. El crecimiento posterior los llevaría a alcanzar las 7 toneladas cuando fueran adultos (con 7 años de vida).

Cuando se compara la probable reproducción de estos aucatitanes con los actuales flamencos, podemos observar algunas similitudes. En los flamencos, los jóvenes son cuidados en un único grupo a cargo de algunos adultos, pero el crecimiento de las aves es muy rápido (un par de meses). En los dinosaurios no-avianos, a pesar de que su crecimiento era veloz, seguramente llevaba algunos años y requeriría del cuidado paternal. Es de imaginar que la madre y las crías deberían tener alguna forma de reconocimiento.

Quizás un caso extremo en esta línea de razonamiento es el grupo de fósiles del ornitomisio *Psittacosaurus* reportado en China. En solo medio metro cuadrado de superficie se agrupan 34 jóvenes con un adulto. Aunque han sido agrupados por fuerzas externas luego de muertos, es una prueba del cuidado parental posterior al nacimiento, ya que es evidente que se hallaban muy cerca.

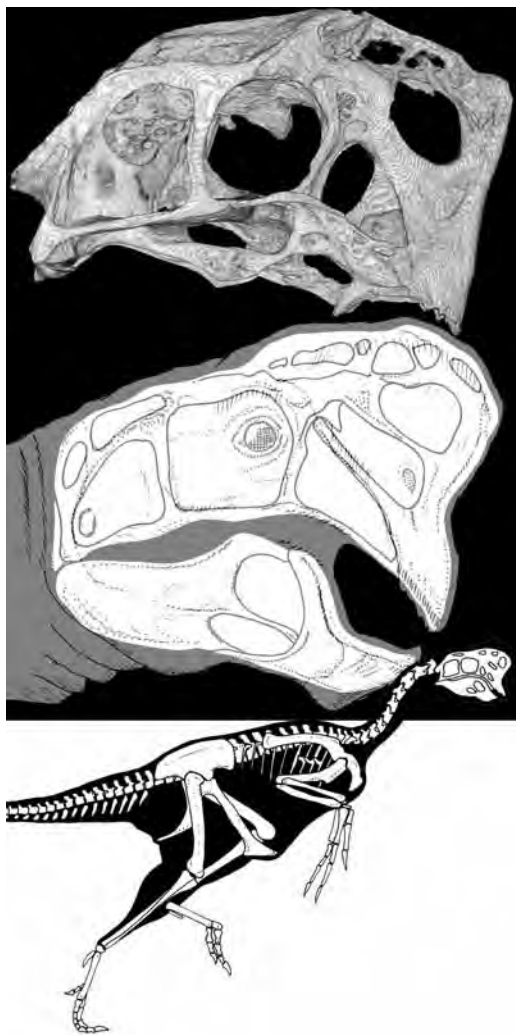
El caso de *Mussaurus patagonicus*

Este prosaurópodo de 215 Ma de antigüedad fue hallado a fines de los años '70 en la Patagonia austral (Fig. 12.20). Vivió al inicio de la evolución de los dinosaurios y unos 140 Ma antes que el caso de los aucatitanes anteriores. Se encontró un nido con dos huevos sin eclosionar y varios especímenes juveniles de entre 20 y 40 cm de largo. Las crías muestran un cráneo corto y alto y con grandes órbitas oculares, todas características que señalan a miembros muy precoces.

Los adultos, encontrados cerca del nido, miden unos 5 m y pesarían 120 kg. La distribución hace suponer que este adulto se encontraba cuidando a las crías. Además es posible que ellas no nacieran todas a la vez y que permanecieran en el nido recibiendo alimentos de los padres por un tiempo. Al menos en este ejemplo.

El caso del *Big Mama*

El nombre de *Oviraptor* surge de fósiles encontrados en 1923 por Roy Chapman Andrews, paleontólogo del American Museum of Nueva York cuya vida aventurera diera origen al personaje de Indiana Jones. En aquel material, dado que tanto un *Protoceratops* como el



12.22. Cráneo y esqueleto del *Oviraptor mongoliensis*, donde se observa un pico similar a las aves. *Oviraptor* estaba lejanamente emparentado con las aves. No pertenece a esa línea evolutiva.

Oviraptor se encontraban junto a un nido con huevos, el paleontólogo interpretó que el nido estaba siendo predado por *Oviraptor*, mientras el *Protoceratops* lo defendía. Sin embargo, gracias a la nueva evidencia es posible afirmar que el *Oviraptor* era el encargado del cuidado parental de los huevos, invirtiendo la interpretación anterior.

Las pruebas indican que un *Oviraptor mongoliensis* adulto fue sepultado cuando se encontraba sentado sobre el nido empollando los huevos (Fig. 12.21 y 12.22). Cuando se observa el estado en que se encontró el fósil

se comprueba que los huevos ocupan un círculo debajo del animal. El nido contenía unos 22 huevos cilíndricos de 18x6 cm. Por la distribución en que se encuentran se ha supuesto que eran puestos de a pares, en forma secuencial para mantener la geometría circular y quizás con diferencia de horas completaban toda la nidada (los cocodrilos pueden poner entre 20 y 80 huevos en una hora). Es difícil suponer que se puede lograr una geometría perfecta en la ubicación de los huevos con posturas diferentes en varios días.

Estos dinosaurios debieron usar ambos oviductos para producir huevos, pero las aves restringieron el uso a un solo oviducto, reduciendo el peso, lo que debió también facilitar los inicios del vuelo. Las aves hacen rotar la posición de los huevos en el nido para que el embrión no se pegue a la cáscara, pero probablemente ni los aucatitanes ni *Oviraptor* pudieran hacerlo, en el primer caso porque el nido no estaba atendido y en el segundo debido a la ubicación geométrica de los huevos. Por ello, es probable que la estructura interna del huevo en los dinosaurios no-avianos fuera algo diferente.

Oviraptor pertenece a un vasto grupo de terópodos conocidos como oviraptorosaurios, que se dividen en familias. Ya hemos hablado de los oviraptóridos y pasaremos de largo por sus parientes cercanos los avimímidos y cenagnátidos para detenernos un momento en los caudiptéridos, los más semejantes a las aves. En particular, *Caudipteryx*, que significa "cola emplumada", y vivió a principios del Cretácico, en Asia, presenta un fuerte pico sin dientes, semejante al de un loro, así como una cola corta emplumada y brazos con alas de más de 20 cm rematadas por plumas con barbas y raquis. Sin embargo, no era un ave ni su pariente más cercano, ¡Era un oviraptorosaurio!

Aunque no se encuentran dentro del grupo de las aves ni muy cercanamente relacionados, tiene algunas características similares. Por ejemplo, el tórax es rígido con costillas unidas mediante uncinado y tiene un pico sin dientes. La forma del pico ha motivado la hipótesis que lo usaban para abrir huevos (de allí el nombre de "raptor de huevos"), hipótesis que ha cambiado por el uso del pico para la apertura de la concha de moluscos. Hoy sabemos, de todos modos, que no todo necesita tener una función en la naturaleza.

Como la posición de "Big Mama" sugiere que empollaban los huevos, las plumas serían de especial utilidad para mantener el calor de la postura. Quizás disponían de parches para la transferencia de calor como

en las aves y, por supuesto, eran de sangre caliente. Por supuesto, no hay pruebas concluyentes, pudiendo tratarse solo de una postura de protección en el nido más que de empolle. Sin embargo, esto deja en evidencia que la postura de empolle, como tantas características que hemos dado como "propias de las aves", es anterior a las aves modernas.

El caso de *Troodon*

Otro ejemplo de empolle en los dinosaurios corresponde a restos de un *Troodon formosus* encontrado en Montana, Estados Unidos. La información disponible no es concluyente, ya que diferentes investigadores interpretaron cosas diversas. El nido de *Troodon* muestra que ponía los huevos de a pares y lo cubrían probablemente con el cuerpo. Se ha observado una combinación entre las características que utilizan los cocodrilos y las aves.

Como en los cocodrilos, *Troodon* tendría ambos ovarios funcionales, los huevos serían similares y los jóvenes precoces. Como en las aves los huevos son largos y asimétricos, elaborarían un huevo en cada oviducto por vez (pero cada postura sería de dos huevos), los nidos eran abiertos como en las aves más antiguas y debido a varias evidencias, harían el empolle de los huevos.

En el nido se ha reconocido al embrión dentro del huevo y restos del adulto que podría estar empollando en forma directa. La postura de los huevos indica que se colocaban de a dos a la vez, en varias posturas sucesivas.

Troodon vivió hace 74 Ma. Era pequeño, de 1,5 m de largo y 45 kg de peso, pero tenía el cerebro más grande de los dinosaurios comparado al tamaño del cuerpo. *Troodon* es considerado el dinosaurio de mayor probabilidad de una alta inteligencia, por las marcas del cerebro dejadas en el cráneo. Los ojos eran grandes y delanteros, lo que sugiere vista tridimensional y actividad nocturna o al menos crepuscular. Los miembros eran largos y delgados, lo que supone era un corredor rápido.

Sus dientes eran cortos y anchos, con bordes dentados (*Troodon* significa "diente que hierde"). Su dieta pudo consistir de animales más pequeños. Sus brazos eran largos y se plegaban hacia atrás como en las aves. Como todos los dinosaurios terópodos, eran digitígrados y, aunque poseían garras en todos los dedos del pie, la del dedo segundo era especialmente grande y era probablemente levantada para correr. Como se encuentra emparentado con dinosaurios que poseían plumas, se piensa que él también las tenía.

A diferencia de otros tetrápodos que han explorado los cielos mediante distintos pliegues y extensiones de su piel, la clave del éxito de las aves en el dominio del vuelo se halla en las plumas, una pieza única en el desarrollo evolutivo. Esta innovación habría sido fundamental como una estrategia de aislamiento del medio ambiente. Evidencias indirectas sugieren que distintos tipos de plumas estarían ya presentes entre los primeros dinosaurios... o aún antes. Desde hace al menos 150 Ma, las plumas contribuyeron a sustentar el vuelo. Ellas permiten una variedad de alternativas durante el vuelo, pero además son la llave para comprender la evolución de las costumbres de empole y crianza de la prole. Las relaciones complejas en las parejas reproductivas han sido llevadas al extremo por las aves.

13

Las aves inventan la belleza

1. Origen y evolución

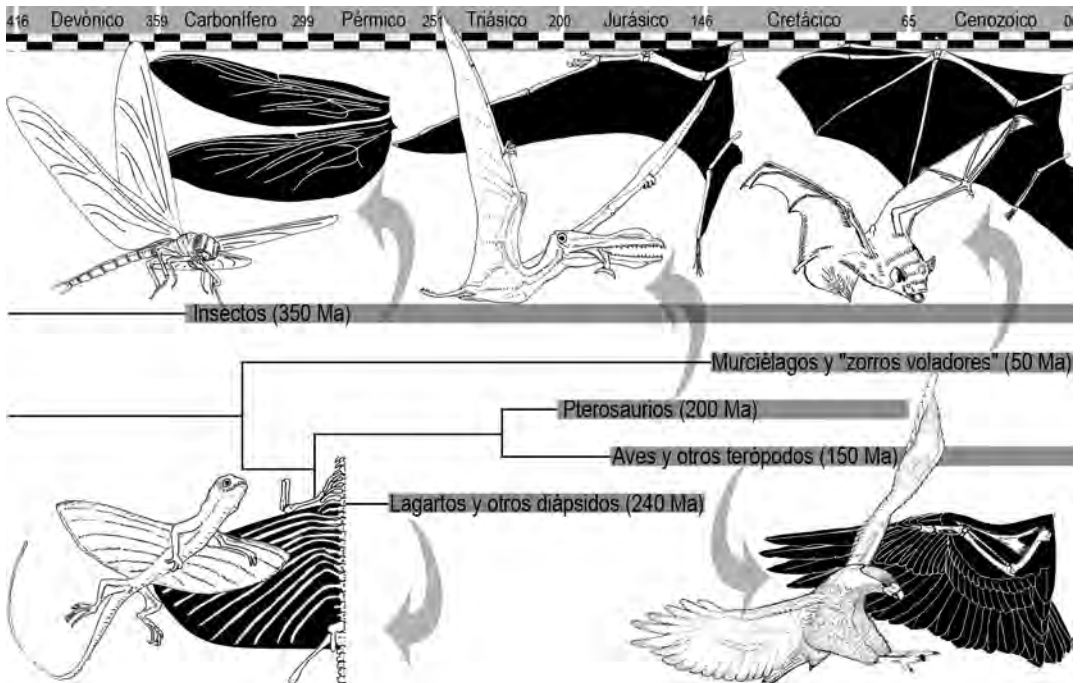
1.1. Antes de las aves

En al menos cuatro oportunidades los animales desarrollaron las habilidades para volar (Fig. 13.1). La primera ocurrió entre los invertebrados, que desarrollaron el vuelo hace 350 Ma. Las otras tres corresponden a los vertebrados. Por un lado, entre los reptiles se des-

tacon los pterosaurios, que existieron hace entre 200 y 65 Ma; algunos dinosaurios raptores que probablemente volaran muy poco; las aves, que iniciaron su evolución hace más de 150 Ma y finalmente los murciélagos y zorros voladores hace unos 50 Ma. Por otro lado, entre los primeros diápsidos existieron formas de alas articuladas cuyas capacidades de vuelo ignoramos.

Ya habíamos mencionado a los avicéfalos celurosau-

13.1. En al menos cuatro diferentes oportunidades se generó la capacidad de volar. Las aves son el caso más espectacular por la diversidad que han logrado y, visualmente, por las plumas.



rávidos del Pérmico (capítulo 10), con *Coelurosauravus* y *Longisquama*. También debemos mencionar a los kuehneosáuridos, un grupo ligado a los primeros lepidosauromorfos que volaban sobre las cabezas de los primeros dinosaurios a fines del Triásico.

Se conocen al paracaidista *Kuehneosaurus* y al planeador *Kuehneosuchus*, de Inglaterra, y a *Icarosaurus* y *Rhabdopelix*, de EEUU. En algunos tipos de lepidosaurios como los lagartos, la extensión de las costillas creó una superficie fija de sustentación que les permitía planear entre los árboles. A ellos no los consideramos como verdaderos voladores.

Las aves se originaron entre los reptiles arcosaurios por lo que su linaje se separó del nuestro, los mamíferos, hace unos 320 Ma. Al igual que nosotros no dejamos de ser mamíferos por ser humanos, las aves no dejan de ser reptiles por ser aves. Entonces, ¿Qué son las aves?, Son un grupo de dinosaurios que, como terópodos del linaje de los raptores, heredaron huesos huecos (Fig. 13.12), fúrcula (clavículas fusionadas), plumas, costillas con procesos uncinados, cuello en "S", buena visión, un eficiente sistema respiratorio integrado con sacos aéreos, un corazón de cuatro cámaras, una excreción con economía del agua y un buche donde almacenan piedras o muelen comida. Otras características que nos aseguran que las aves son reptiles son las patas y dedos de las aves, que tienen escamas córneas y uñas como otros reptiles.

Gracias a todas estas características y en particular al desarrollo de plumas grandes, reducción de la cola y desarrollo del esternón, adquirieron la capacidad de volar. En su evolución continua desde mediados del Mesozoico han adquirido una variedad y diversidad espectacular, que los ha llevado a ser los tetrápodos modernos con mayor número de especies.

Existen sacos aéreos conectados al sistema respiratorio en todas las aves y también se ve algo comparable en otros reptiles como los camaleones, que así pueden inflarse asustando a sus oponentes. Además, se evidencian en forma indirecta en muchos arcosaurios fósiles. Las aves ponen huevos de un tipo casi indistinguible de los de otros reptiles. Los pichones de ambos eclosionan por medio de un "diente de eclosión" o carúncula que disponen en el pico al momento de nacer y que luego pierden. En los ojos tienen una estructura con forma de peine (o pecten, que oxigena el interior del ojo) y una membrana nictitante (que limpia como un párpado, pero es semitransparente). Existen, además, semejanzas en los glóbulos rojos y en la hemoglobina de la sangre.

A pesar de que se ha insistido en que las aves serían muy diferentes del resto de los dinosaurios, muchas de esas diferencias, se originan en nuestro desconocimien-

to de los linajes extintos de dinosaurios. Por ejemplo, aunque muchos reptiles modernos crecen toda la vida, disminuyendo luego el ritmo con la edad; tanto las aves como muchos dinosaurios crecían muy rápido, alcanzando en pocas semanas el tamaño del adulto.

Los estudios más recientes nos dicen que la mayor parte de los linajes de dinosaurios se originaron en forma explosiva durante el Triásico superior. Como dijo el célebre paleontólogo argentino José Bonaparte. "Para el Jurásico ya se había inventado todo, pibe" (1998).

Hace 240 Ma, a partir de sus exitosos precursores dinosauriomorfos de distribución mundial, se originaron los dinosaurios, un grupo de reptiles arcosaurios. Los dinosaurios heredaron las patas verticales respecto del cuerpo, lo que les quitaba solidez pero les permitía una mejor movilidad. Dentro de los dinosaurios, los terópodos y algunos ornitisquios mantuvieron la postura bípeda, aunque siempre con la columna vertebral relativamente horizontal, un bipedismo muy distinto al de "columna vertical" desarrollado luego en los primates hominoideos. Los brazos, en cambio, eran utilizados en la caza, manipulación de alimentos o quizás para preparar árboles.

Aunque las plumas cobertoras se hallan presentes en distintos grupos de dinosaurios e incluso es posible que estuvieran presentes en otros arcosaurios anteriores a ellos, las verdaderas plumas de vuelo sólo se hallan presentes en las aves y unos pocos dinosaurios relacionados a ellas. Lo cierto es que hace 150 Ma un grupo de terópodos poseía plumas de vuelo que les permitían planear y, en el término de algunos millones de años, estuvieron en condiciones de realizar un vuelo batido comparable al de los entonces reyes del aire, los pterosaurios.

Una abultada carga de pruebas ha permitido durante las últimas décadas asegurar esta hipótesis sobre el origen de las aves, mostrando que ellas no son otra cosa que un linaje de dinosaurios carnívoros del grupo de los manirráptores. Serían, según el paleontólogo Luis Chiappe, "dinosaurios glorificados".

Una hipótesis alternativa señala que las aves se habrían originado de otros reptiles arcosaurios, pequeños y arborícolas, parientes lejanos de los cocodrilos, sin pasar por los dinosaurios. No obstante, esta teoría no cuenta con fósiles que la apoyen y solo se ha presentado como objeción a la teoría del origen dinosauriano.

En el descubrimiento del origen de los linajes, lo menos importante es la antigüedad. Esto es así porque dado que los fósiles son naturalmente escasos, el hecho de que encontremos a un organismo fosilizado en rocas de una antigüedad determinada no indica que ese animal haya vivido sólo en ese momento o que su grupo

recién se originara. Por el contrario, muestra que tras haberse originado y esparcido por un área vasta, llegó a ser lo suficientemente exitoso como para que su población ascendiera a millones de individuos, lo que le dio la oportunidad de quedar fosilizado.

Es decir que, para cuando *Archaeopteryx* vivió, hace 150 Ma en Alemania, las primeras aves, originadas como mínimo 30 Ma antes, ya se habían dispersado por muchos lugares del mundo.

Sin embargo, parientes de sus propios ancestros seguían vivos y exitosos, incluso en la misma área.

Del mismo modo en que nosotros podemos disfrutar aún (tal vez no por mucho tiempo más) de parientes cercanos a nuestros ancestros como el chimpancé, el gorila y el orangután, las aves convivieron con pequeños dinosaurios carnívoros relacionados con los que las originaron mucho antes.

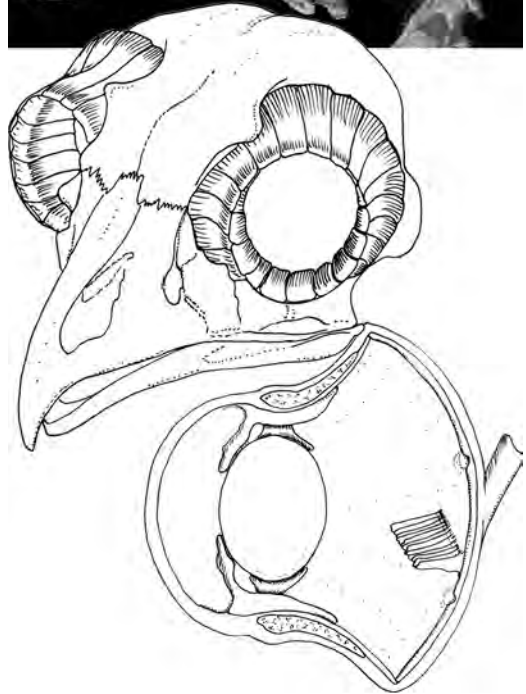
Entre ellos se encuentra *Compsognathus*. Este pequeño carnívoro, popularizado en la película Parque Jurásico, vivió en Europa en lo que era el borde continental entre Laurasia y el Mar de Tethys, hace 150 Ma.

Compsognathus longipes

Este pequeño dinosaurio terópodo era un carnívoro bípedo de un metro de longitud y no más de 3 kg de peso. No está cercanamente emparentado con las aves ya que no es un deinonico-saurio, es decir, un "raptor". Sin embargo, observarlo en detalle permite saber cómo eran estos dinosaurios pequeños que se hallan menos emparentados con las primeras aves. Además, ayuda a comprender que el origen de las aves se relaciona con integrantes de pequeño tamaño del linaje de los terópodos, así como los mamíferos nos originamos a partir de integrantes de pequeño tamaño del linaje de los cinodontes. En *Compsognathus*, el cráneo era alargado y las aberturas oculares amplias, acordes a ojos eran proporcionalmente grandes como los de las aves (Fig. 13.2). Tenía dientes pequeños y afilados, que muestran un borde aserrado en la parte posterior de la mandíbula, lo que sugiere una dieta carnívora e insectívora (Fig. 13.4). Gracias a restos fósiles hallados en el estómago se confirmó la dieta, formada por restos de lagartos pequeños. Como estos restos estaban en una sola pieza, se supone que eran tragados enteros y a gran velocidad.

Los dedos de las patas traseras eran largos y la cola funcionaba como contrapeso durante la carrera. Sus largos brazos terminaban en tres dedos con garras que le permitían asegurar presas movedizas.

Simulaciones en computadora indican que podía alcanzar una velocidad máxima superior a 60 km/h. Es probable que acelerara hasta recorrer 100 metros en 6

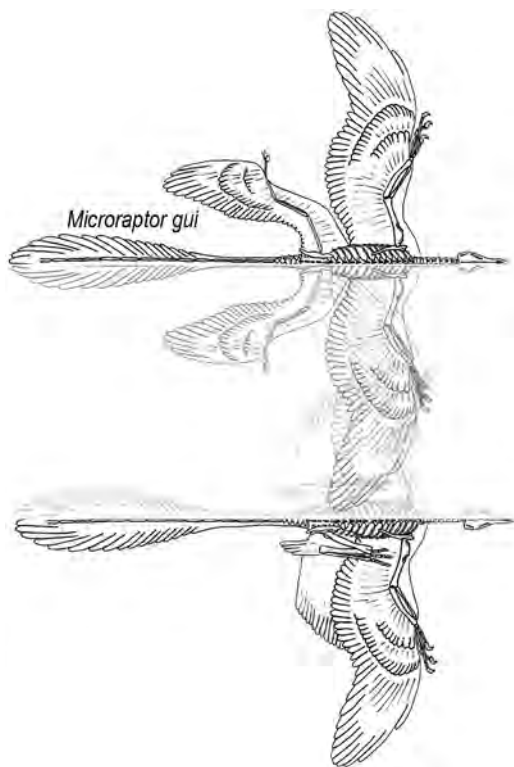


13.2. La visión extrema. Los dinosaurios tenían probablemente una vista privilegiada, que fue heredada y tal vez mejorada por las aves. Algunas aves desarrollaron ojos que permiten una excepcional visión. El anillo esclerótico es un indicador de la forma del ojo y la capacidad de ampliación de la imagen como una lente teleobjetivo.

segundos y así alcanzar a sus presas, los lagartos, en la carrera.

De acuerdo a la evidencia aportada por restos de otros dinosaurios emparentados con *Compsognathus*, se puede suponer que poseían los dos oviductos activos y que los huevos eran puestos de a pares. A diferencia de las aves actuales, que solo mantienen activo un oviducto, el izquierdo.

Siendo una especie cercana al emplumado dinosaurio chino *Sinosauropteryx prima*, se ha supuesto que



13.3. *Microraptor gui* se encontró en China, donde vivió hace 125 Ma. Mide 77 cm de longitud y 1 kg de peso. Pero lo que distingue a *Microraptor* es tener doce plumas primarias en las alas y catorce primarias en las patas. Las plumas son asimétricas lo que indica que eran usadas para el vuelo. En la reconstrucción original se propuso que las patas estaban extendidas detrás del animal (arriba) con lo que se extenderían las plumas del ala y la pata en la misma superficie. Una reconstrucción posterior (abajo) propone que la pata iba plegada debajo del ave, de manera que formaba un segundo plano similar a los biplanos de principios del siglo xx.

Compsognathus también debe haber estado cubierto con plumas filiformes, semejantes a pelos, que aislaban todo su cuerpo.

Estas proto plumas han sido halladas también en otros dinosaurios no-avianos como el pequeño tiranosauroido *Dilong* y el terizinosauroido *Beipiaosaurus*. Otras formas, en cambio, muestran plumas más semejantes a las de la mayoría de las aves, como las que se ven en *Sinornithosaurus*, el "raptor volador" *Microraptor* y el ovirraptor *Caudipteryx*.

Las aves se hallan entre un grupo de raptores que

logró dominar el vuelo. Sin embargo, ellas no fueron las únicas. Como es lógico suponer, muchos de sus parientes cercanos poseían algunas o casi todas sus características y, de hecho, podrían haber originado un linaje volador tanto como ellas. Algunos investigadores piensan que, de hecho, muchos de los conocidos raptores como *Velociraptor* tuvieron ancestros voladores pero, al hacerse muy grandes y sufrir algunas reversiones como la readquisición de una cola larga, volvieron a su modo de vida terrestre.

Aunque se ha postulado que la evolución no puede retroceder, hoy sabemos que la acción de los genes inhibidores pueden aparentar un retroceso. Por ejemplo, si existe un gen que inhibe el desarrollo de dientes en las aves y ese gen luego desaparece por una mutación, los dientes volverían a aparecer de golpe en el linaje como si jamás se hubieran ido.

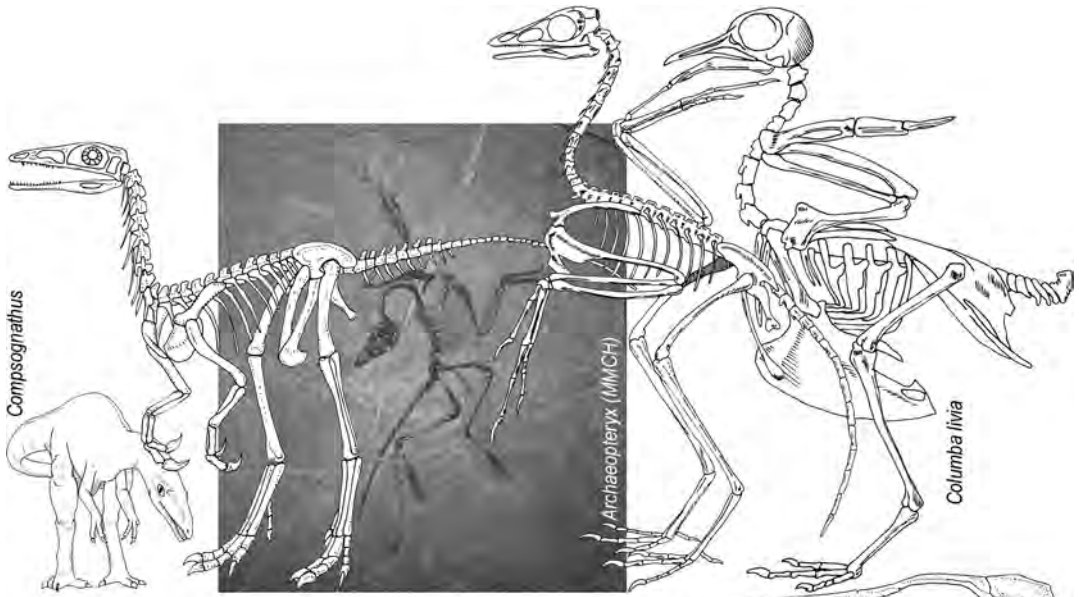
En particular, entre los raptores del sur (o unenlaginos), destacan el pequeño volador *Rahonavis*, de Madagascar, confundido durante mucho tiempo con un ave, y el extraño *Buitreraptor*, un raptor probablemente piscívoro cuyos largos brazos le habrían permitido extender sus saltos y salvar obstáculos planeando, tanto como hacerse sombra para pescar. Otros unenlaginos mostraban diferencias, incluso entre sí, como el gigante *Austroraptor* que, como todo gran terópodo, tenía brazos pequeños.

Entre los primeros raptores voladores se destaca el pequeño *Microraptor gui*, de China (Fig. 13.3). A diferencia de las aves actuales que utilizan sólo dos alas, este bien preservado raptor tenía plumas de vuelo en las cuatro patas. Es posible que esta característica se hallara más difundida de lo que conocemos, porque es rara la preservación de plumas. No obstante, los que la poseían se extinguieron, ya sea por un cambio ambiental en la región que habitaban, o por la gran extinción de fines del Cretácico.

Hallazgos recientes nos permitieron conocer a *Anchiornis huxleyi*. Este pequeño dinosaurio carnívoro, de apenas 34 cm de largo y unos 110 gramos de peso, es el pariente conocido más cercano a las aves. Vivió hace 120 Ma en Liaoning, China. No solo tenía vértebras neumáticas sino que además poseía el tipo de articulación típico de las aves (heterocelia) y los huesos de su muñeca permitían el plegado de sus grandes manos sobre el antebrazo.

Archaeopteryx lithographica

Los frágiles huesos de *Archaeopteryx* estuvieron a punto de ser confundidos con los de cualquier otro dinosaurio carnívoro, tal es su similitud ósea, pero la cuidadosa preparación dejó ver las marcas de las plumas.



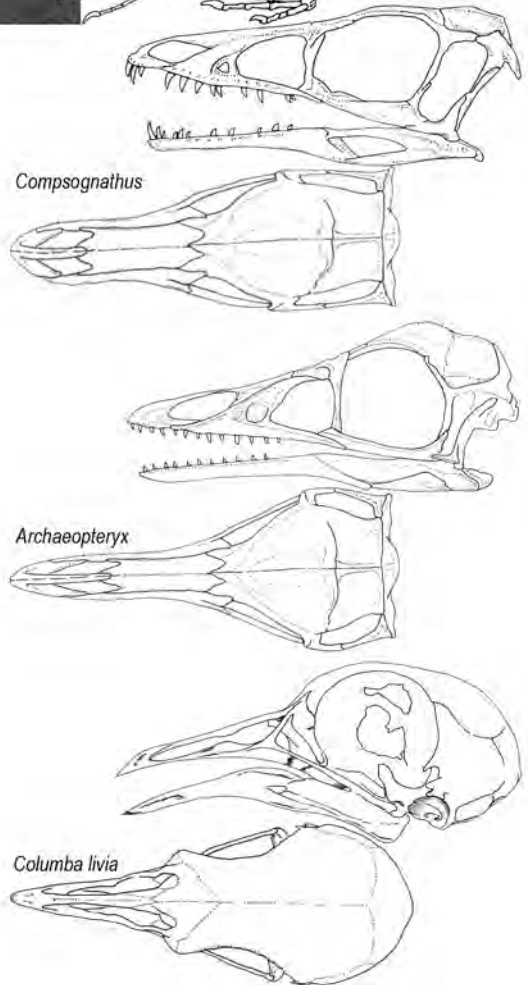
13.4. Comparación entre los esqueletos de *Compsognathus*, *Archaeopteryx* y *Columba livia*. El primero es un dinosaurio terópodo no-aviano, al segundo es considerado como la primera ave y la última es la paloma moderna. Las principales diferencias observables se encuentran en la evolución del ala, la pelvis, la cola y las plumas.

Aunque originalmente estudiado en detalle por Hermann von Meyer en 1861, su importancia se catapultó al catalizar las controversias de evolucionistas y creacionistas entre su re-estudio por Richard Owen y en 1868 por el zoólogo darwinista Thomas Henry Huxley. Tras todo ello, *Archaeopteryx* mantuvo hasta hoy el título de “primer ave” (Fig. 13.4).

El primer ejemplar fue encontrado en capas de una fina roca caliza litográfica en la cantera de Solnhofen, Alemania. La dureza y finura de la caliza donde fueron fosilizados, formada por la acumulación de millones de caparzones microscópicos de coccolitofóridos, ha permitido conservar detalles microscópicos de las plumas, por ello sabemos que las plumas de *Archaeopteryx* eran iguales a las de las aves actuales.

Este dinosaurio tenía un tamaño algo mayor al de una paloma grande y sus rasgos eran intermedios entre los dinosaurios terópodos pequeños y las aves modernas.

Al estudiarlo, Huxley lo consideró con mucha justicia “eslabón perdido”. Hoy sabemos, sin embargo, que los “eslabones perdidos” no existen, porque la vida no es



una cadena sino un complejo y entramado arbusto, y *Archaeopteryx* es la rama que conocemos más cercana a la que dio origen a las aves, pero no es ella misma.

En el cráneo, *Archaeopteryx* tiene mandíbulas con dientes (Fig. 13.4), mientras que las aves actuales tienen un pico (similar a una uña) que recubre el hueso de las mandíbulas. *Archaeopteryx* posee costillas delgadas, pero en las aves actuales y algunos dinosaurios carnívoros como los ovirraptores, las tienen aplanadas con extensiones (procesos uncinados) que las unen entre sí dándole mayor rigidez.

Archaeopteryx no tiene en el esternón una quilla donde anclar fuertes músculos. Por ello es que los músculos de vuelo deberían ser rudimentarios y es probable que no pudiera volar en forma activa (aleteando), aunque tendría facilidad para planeos de corto alcance.

Archaeopteryx tenía en el ala tres dedos con garras, lo que permitiría aferrarse a las ramas de los árboles o atrapar insectos. En las aves actuales se han reducido los dedos y han perdido las uñas en las alas. Sin embargo, el hoacín (*Opisthocomus hoatzin*) un ave del norte de Sudamérica, presenta también uñas vestigiales que utiliza para trepar por las ramas. Es más, los ñandúes presentan un dedo con garra en medio del ala capaz de lastimar cuando da un aletazo.

Como todos los dinosaurios carnívoros tenían huesos huecos (Fig. 13.12), lo mismo se supone para *Archaeopteryx*, pero no se ha confirmado ya que ninguno de sus huesos tenía quiebres.

Los miembros posteriores y la pelvis similar a la de otros dinosaurios terópodos sugieren que podría ser un buen corredor.

El pubis se desarrolla como en casi todos los raptores, en especial los del hemisferio sur, directamente hacia abajo, es decir, que se hallaba en una postura intermedia entre la de los saurisquios típicos, dirigido hacia delante, y la de las aves, hacia atrás, replegado sobre el isquion (Fig. 13.5).

La cola estaba formada por una larga serie de vértebras en lugar de la cola mínima de las aves. Por las impresiones en la caliza, se sabe que las plumas de la cola se encontraban por pares en cada vértebra (una a cada lado), cuando en las aves modernas son un ramillete (normalmente de doce plumas) que sale en abanico desde el extremo de la cola (el pigostilo). Estas doce plumas estarían representando a las correspondientes seis vértebras unificadas.

1.2. La dispersión de las aves

Durante fines del siglo XX y principios del presente, China y Argentina han provisto una parte muy importante de la evidencia sobre dinosaurios del período Cretácico.

Entre los restos hallados y estudiados se destacan fósiles de numerosos grupos de aves. Muchas no serían buenas voladoras, lo que apoya la hipótesis que las plumas son anteriores al vuelo.

Estas primeras aves, la mayoría con dientes, se diversificaron en abundancia por todo el mundo. Hace unos 115 Ma aparecen en el registro fósil las aves con caracteres modernos. Para aquel momento, estaban presentes casi todas las adaptaciones que muestran las aves actuales. En el período desde 100 Ma hasta 50 Ma aparecieron todos los órdenes de aves que llegaron a nuestros días (Fig. 13.5).

Grupos extintos

Durante el Cretácico se desarrollaron varios grupos de aves hoy extintos. Desde *Archaeopteryx* hasta el origen de las aves modernas la evolución del grupo incorporó distintos tipos de alas que permitieron distintas posibilidades de vuelo y formas de vida, a la vez que fueron siendo más exitosas las manos con menos dedos. El desarrollo de un esternón robusto y una quilla permitieron la fijación y el aumento de la musculatura usada en el vuelo activo. En relación al vuelo, muchos desarrollaron una cintura pélvica fuertemente fusionada a las vértebras formando un sinsacro mientras que las formas de cola más corta, reducida en un pigostilo, desarrollaban una mayor maniobrabilidad y menor peso.

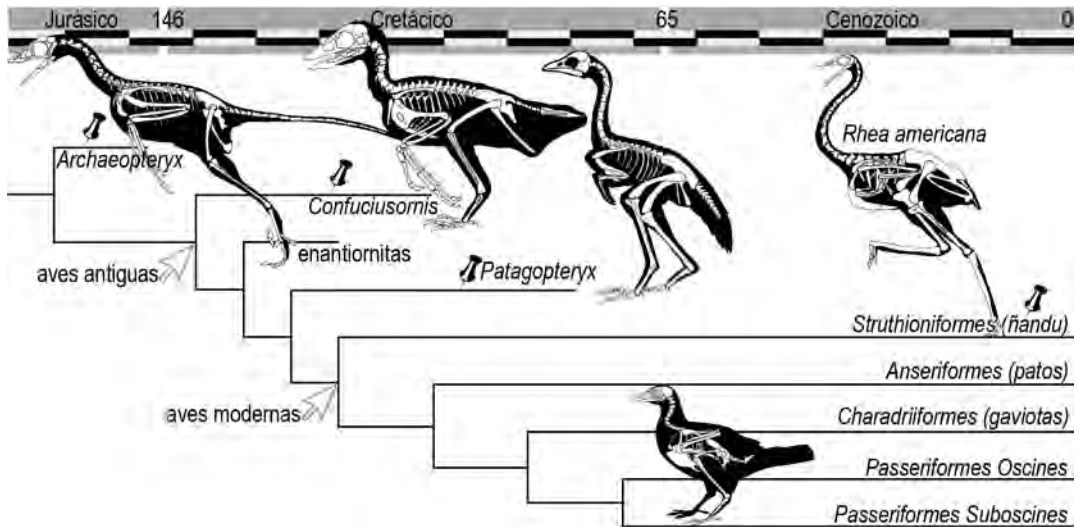
Aunque las primeras aves poseían dientes, e incluso muchas aves del Terciario siguieron manteniéndolos, ningún ave actual los conserva.

El primer grupo de aves más derivadas que *Archaeopteryx* son las confuciusornítidas. *Confuciusornis* (Fig. 13.5) es posterior a *Archaeopteryx*, y fue encontrada en Liaoning, China, en lajas de una antigüedad de 120 Ma. Esta ave, que incluye un gran número de especímenes, posee una cola corta de cinco vértebras fusionadas, mayor a un pigostilo. Su pico carece de dientes, como en las aves modernas.

De los dos tipos hallados, se supone que el macho es el que mostraba dos plumas largas en la cola, mientras que la hembra no las tendría. Esto podría evidenciar el primer caso bien documentado de dimorfismo sexual típico entre las aves (ver anexo a este capítulo).

Las enantiornitas son un grupo de aves muy diversificadas y de distribución global en el Cretácico, que han sido halladas por primera vez en Argentina. Aunque su gran diversidad y éxito las hace difíciles de caracterizar, su rasgo más llamativo es la disposición inusual de su cintura pectoral, con los huesos correspondientes, la escápula y coracoides, en una posición opuesta a la de las demás aves.

Aunque sus manos con garras y pico dentado han



13.5. Continuando la radiación evolutiva del reptil arcosaurio *Lagosuchus* y sus parientes los dinosaurios como *Compsognathus*, el dinosaurio carnívoro *Archaeopteryx* es considerado la primera ave. En sus tiempos se originó la diversificación de un gran grupo de aves que en el Cretácico dio origen a las aves modernas, hoy agrupadas en unos treinta órdenes..

hecho que se las considere como aves “primitivas”, el hallazgo de formas como *Longipteryx*, con costillas uncinadas, esternón bien desarrollado y álulas, ha cambiado nuestra visión de estas aves.

Las enantiornitas más antiguas provienen del Cretácico inferior de Las Hoyas, España, con las formas *Noguerornis* e *Iberomesornis*, y Liaoning, China, con *Eoenantiornis*. *Iberomesornis romerali*, apenas mayor que un gorrión, poseía una cola corta con pigostilo. Las patas de *Iberomesornis* eran prénsiles, con tres dedos hacia adelante y uno hacia atrás, por lo que presumiblemente era arborícola. Dado que las últimas conocidas provienen del Cretácico final de Norteamérica, son otras posibles víctimas de la extinción hace 65 Ma. El grupo logró una impresionante diversidad de formas y tan sólo en El Brete, Salta, Argentina, se han colectado la buceadora *Yungavolucris brevipedalis*; la vadeadora (patas largas y delgadas) *Lectavis breticola*; y las voladoras de gran tamaño *Soroavisaurus australis* y *Enantiornis leali*, la última de más de 1,20 metros de envergadura.

Entre las aves algo más modernas, puede observarse también una amplia diversidad de formas que incluyen buceadoras (como las herperornitiformes), voladoras costeras (como las ictiornitiformes) y terrestres de alas atrofiadas (como las patagoptéridas).

Entre las últimas, *Patagopteryx deferrariisi* se encontró en Patagonia en rocas de hace unos 83 Ma de anti-

güedad (Fig. 13.7). Sorprendentemente, fue hallada en lo que era el predio del estacionamiento de la Universidad del Comahue, en la ciudad de Neuquén, Argentina, un pequeño yacimiento que, aunque proveedor de notables descubrimientos, no ha sido preservado. A pesar de que originalmente se pensó que podía relacionarse con los ñandúes y avestruces, esto se descartó luego y se confirmó que su grupo se habría extinguido en el Cretácico. Una particularidad es que, aunque tenía el tamaño de una gallina, no podía volar y claramente descendía de aves voladoras.

Un aspecto interesante de las primeras aves es la velocidad de crecimiento. Estudiando el crecimiento de los huesos mediante cortes histológicos, se dedujo que alcanzaban la madurez al cabo de un período de veinte semanas. Este tiempo resulta mayor que el de las aves actuales (cuatro a ocho semanas), pero menor que el de los dinosaurios emparentados con las aves. Por otro lado, algunos embriones fósiles de aves enantiornitas (como *Gobipteryx* del Cretácico de Mongolia), presentan huesos del ala osificados lo que sería una indicación de que quizás podían moverse o volar precozmente, al momento de nacer. De esta forma, el cuerpo del ave invertiría toda la energía en el vuelo más que en crecer y su tamaño sería pequeño. Una retención del tamaño pequeño pero con capacidad de vuelo en aves modernas podría explicar la evolución del exitoso grupo de los Passeriformes.

Los Fororacos

A medida que Gondwana se fue fragmentando, sus distintos continentes-isla se aislaron entre sí y sus componentes faunísticos y florísticos se hicieron únicos. Eso le pasó a Australia, donde un grupo de aves, las moas, perdieron completamente sus alas y hasta los huesos de sus brazos y se convirtieron en gigantescas granívoras. Unos parientes de los gansos, las dromeornítidas se hicieron también gigantescas. Sus grandes picos indujeron durante un tiempo a los paleontólogos a considerarlas erróneamente como cazadoras, en competencia con los mayores marsupiales carnívoros australianos: los tilacoleónidos. Lo mismo ocurrió en Madagascar, donde las epiornítidas (*Aepyornis maximus*), paleognatas herbívoras gigantes, alcanzaron los cuatro metros de altura.

En las islas que iban conformando lo que se llamaría Europa, se destacaron también grandes aves, parientes monstruosos de los gansos (como *Gastornis*), mientras que sus análogos norteamericanas, las *Diatryma* alcanzaban los tres metros de altura. Si bien se pensaba originalmente que eran predatoras, hoy se sabe que en realidad eran enormes y pacíficos parientes primitivos de los gansos. En Sudamérica, no obstante, las cosas fueron muy distintas.

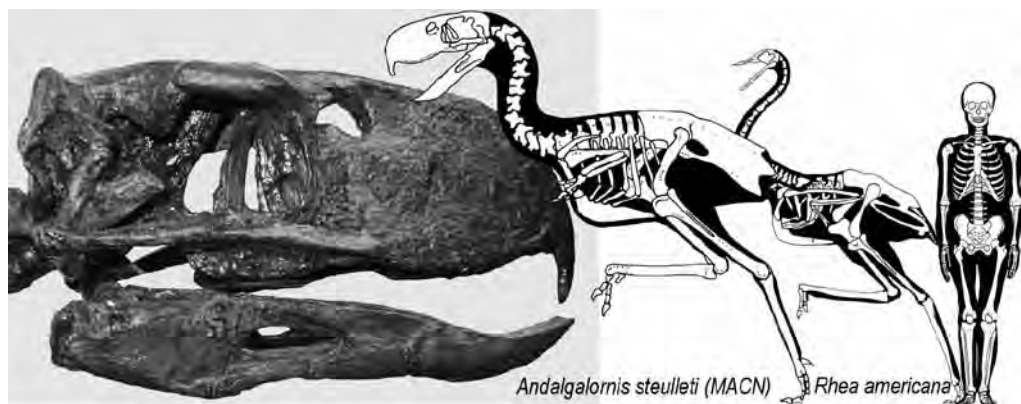
Así como el aislamiento total de Australia a fines del Cretácico produjo circunstancias y formas de vida únicas, Sudamérica, tras una breve conexión con Norteamérica y tras la separación de Australia, y posteriormente de la Antártida, progresó como un continente-isla, tal vez uno de los más grandes que jamás existieron.

El conjunto faunístico que portaba, completamente distinto al de otras masas continentales, se diferenció en esa región formada por Sudamérica y la Antártida. Finalmente, la separación de ambas masas (con la apertura del Pasaje de Drake hace 36 Ma entre el Eoceno tardío y el Oligoceno) aisló completamente a Sudamérica por un lapso de alrededor de 33 Ma, hasta hace apenas unos 3 Ma. Las situaciones ecológicas y zonas adaptativas que se generaron son difíciles de evaluar con modelos comparables a los de nuestros días (actualistas), por lo que debemos recurrir a otros para este gran continente-isla.

Como ejemplo, durante el Pleistoceno temprano, la isla de Cuba se encontraba aislada del continente, y en su ambiente desprovisto de carnívoros terrestres, el rol de grandes carnívoros fue ocupado por aves carnívoras y carroñeras, registrándose al menos un águila gigante, un buitre del tamaño de un cóndor y cuatro especies de búhos gigantes. Entre estos últimos, *Ornimegalonyx oteroi*, además de medir algo más de un metro de altura, había perdido la capacidad de volar. Sin embargo, Cuba no es el mejor ejemplo de lo que ocurría en América del Sur, pues la pequeña isla, densamente poblada de vegetación, carecía seguramente del extenso bioma de pastizales cuya vegetación abrasiva favoreció la evolución de pastadores, donde los dientes crecían continuamente (hipsodoncia). Los espacios abiertos favorecieron la aparición de pastadores veloces en los que los dedos se redujeron a uno solo (monodactilia), como la que mantienen hoy los caballos. Entonces, la monodactilia estaba presente en notoungulados y litopternos veloces como *Thoatherium*.

Como en Cuba, muchas de las zonas adaptativas no ocupadas por los mamíferos fueron ocupadas por las aves. Si bien hubo también gigantescos “paleogansos” (como *Brontornis*, otrora considerada la más grande de las aves carnívoras terrestres) y se desarrollaron ampliamente las *Ratites* (grupo que aun subsiste, como el ñandú en Argentina alimentándose de granos en las pampas y la Patagonia) muchas otras aves aprovecharon la zona adaptativa de los carnívoros.

En Sudamérica, el grupo de aves que tomó esa oportunidad fue el de los fororacos, parte del grupo actual de las Gruiformes (Fig. 13.6), que han demostrado a lo largo de la evolución una recurrente tendencia a perder su capacidad de vuelo. Esta característica estaría ligada a la retención a lo largo de su evolución de características propias de un pichón de otras aves (pedomorfofosis) evidenciadas en las enormes cabezas y patas de las fororrácidas, así como en su tamaño general y la drástica reducción (u ontogenéticamente hablando, la aún no conformación) de los caracteres anatómicos ligados al aparato de vuelo. Así, un fororaco se parece más a un pollito gigante que a un ave adulta.



13.6. *Andalgalornis steulleti*, un ave forrroca, no voladora y cazadora extinta del Cenozoico, comparada con un ñandú y un humano.

Los forrrocos eran aves de escasa o nula capacidad de vuelo y de gran tamaño (0,50 a 2,5 m de altura y un peso de entre 30 y 400 kg). Todo esto habría posibilitado la mencionada ocupación de una zona adaptativa relativamente similar a la dejada vacante por los terópodos cretácicos.

La mayor parte de los forrrocos eran predadores y muy buenos corredores (cursoriales) y los índices de capacidad atlética (ICA) estimados para ellos permiten comparar su locomoción con la de las ratites, como el ñandú, el avestruz y el casuario.

En general, los forrrocos (o forrroácidas) incluyen a las psilopterinas, predadoras cursoriales con capacidad limitada de vuelo (como *Psilopterus* de Arroyo Chasicó y *Procarriama* de Catamarca, Argentina), las forrrocinas, predadoras en general veloces (como *Phorusrhacos*, *Kelenken*, *Andalgalornis*, Fig. 13.6, y *Titanis*) a pesadas (como *Onactornis* del Mioceno Superior), con alas casi inexistentes, y las fisornitinas, pesadas graviportales (como *Physornis* y *Paraphysornis* del Mioceno Inferior de Brasil).

La división en grupos responde principalmente a la estructura del cráneo y su gracilidad. Un grupo ostenta un cráneo angosto y alto, capaz de soportar tensiones en todos los sentidos (principalmente verticales). Este tipo de cráneo era capaz de generar una fuerte mordedura vertical sin desplazamientos laterales, típica de los cazadores carnívoros. Los huesos de las patas presentaban una estructura acorde a una carrera prolongada con giros abruptos, lo que configura un comportamiento de predador activo. Los integrantes más pequeños de este grupo

podrían haber llegado a tener un vuelo de corta distancia.

El otro tipo de cráneo es más ancho que alto y las mediciones biomecánicas subrayan una resistencia igual en todas direcciones. Es una característica de los carroñeros que rompen la presa mediante fuertes golpes laterales. A la vez, sus patas robustas no muestran capacidades para la carrera, de acuerdo al comportamiento oportunista y no cazador de los carroñeros, que no persiguen a sus presas.

Los parientes vivientes de los forrrocos son las chuñas o ceriomas, que incluyen a los géneros *Chunga* y *Carriama*, utilizadas aún en el noroeste argentino como valientes guardianes de las casas y limpiadoras de ratones y serpientes.

Dos grupos de aves relacionadas, las psilopterinas y hermosiornitinas, han sido consideradas alternativamente como forrrocos ágiles o como chuñas pesadas. Las psilopterinas, incluyen a aves poco voladoras que vivieron entre el Paleoceno y el Mioceno (como *Palaeopsilopterus itaboraiensis* del Paleoceno Superior de Brasil y *Psilopterus colzecus* del Mioceno Superior). Pero tal vez las más gigantescas de las chuñas hayan sido las hermosiornitinas, poderosas y no voladoras, como *Hermosiornis australis*, *H. rapax* y *H. milneedwardsi* (de Chapadmalal).

Como era de esperarse de acuerdo a la distribución continental de entonces, restos de forrrocos han sido hallados también en la Antártida, en rocas de la Formación La Meseta (40 Ma), apenas anteriores al enfriamiento de la Antártida por activación de la Corriente Circunpolar.

Otros supuestos fororracos provenientes de Europa como *Aenigmavis sapaea* del Eoceno Medio (49 Ma) de Messel, Alemania y *Ameghinornis*, del límite Eoceno-Oligoceno de Quercy, Francia, probablemente no representen sino convergencias evolutivas de otros grupos de aves.

Algunos autores han hablado de una verdadera competencia entre las aves fororrácidas y los grandes marsupiales carnívoros sudamericanos (boriénidos), al punto que la expresión más gigantesca de los boriénidos habría sido limitada por competencia con los tres grupos de aves fororrácidas. Según esos autores, estas aves, con su apogeo en la edad Santacrucesense (Mioceno temprano), habrían desplazado totalmente para la edad Montehermosense (ver tabla en la contratapa del libro) a los boriénidos del bioma de los grandes pastizales sudamericanos, sobreviviendo algunos de ellos en las zonas más densamente arboladas. Allí, un grupo marsupiales carnívoros arborícolas, los hatliacinos, se hallarían a resguardo en los parches boscosos. Otros marsupiales carnívoros, los protilicinos y borienas, completamente terrestres y carnívoros especializados, entrarían en franca competencia con los fororracos.

Otros autores han sostenido que aves terrestres como las fororrácidas o incluso las ratites sólo pudieron subsistir y evolucionar en América del Sur gracias a la no existencia de predadores placentarios y a la 'inferioridad' de los predadores marsupiales. Sin embargo, esta especulación rápidamente tropieza con el éxito de los avestruces en África o la misma existencia actual de las ratites en América del Sur. Tal como fuera notado por el paleontólogo norteamericano George G. Simpson (1902-1984) en su libro 'Aislamiento Espléndido' (1980): "...Muchos de los boriénidos que vivieron entre estas aves por muchos millones de años eran altamente predadores..."

Dado que su desaparición coincide con el ingreso de los mamíferos carnívoros placentarios desde el hemisferio norte, se ha dicho que la competencia las perjudicó. De nuevo, Simpson dijo que: "...Las fororrácidas...eran probablemente mas capaces de matar que de ser muertas por los mamíferos". Y de hecho, al menos una de ellas, *Titanis walleri*, una emigrante sureña hallada en Florida, Estados Unidos, convivió plenamente hace dos millones de años con carnívoros placentarios.

Los fororracos vivieron durante aproximada-

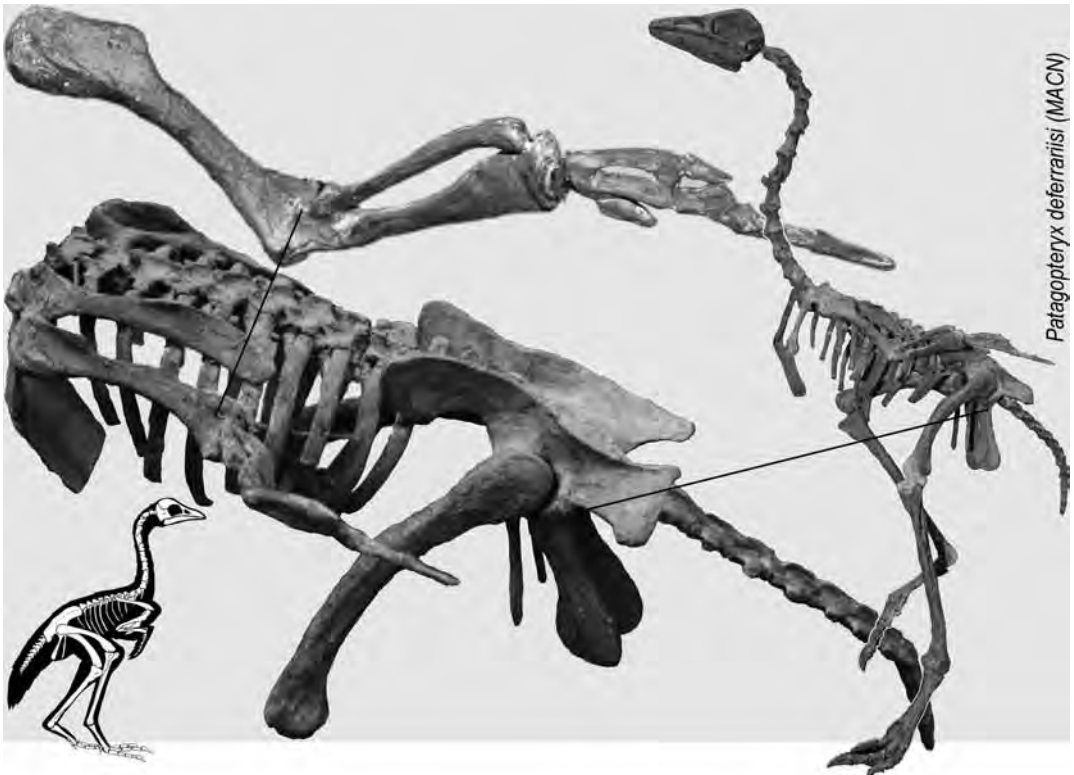
mente 50 Ma, entre el Eoceno temprano (Edad Mamífero Casamayorensis) y el Plioceno, hace apenas entre cuatro y dos millones de años. A lo largo de ese tiempo se diversificaron en muchos géneros pero dado que solo se han preservado materiales muy fragmentarios, en Argentina sólo se conoce una veintena de especies.

Los marsupiales carnívoros como las borienas y sus parientes, vivieron entre el Paleoceno y el Plioceno, durante unos 55 Ma. Esto nos dice que, más allá de las circunstancias adaptativas de ambos grupos, convivieron durante al menos 50 Ma. Pero no estuvieron solos.

En América del Sur, la zona adaptativa de los grandes carnívoros terrestres, habría sido ocupada por boriénidos y fororrácidas, así como por integrantes algo más lentos, como las gigantes serpientes madtsóidas y los cocodrilos terrestres sebécidos.

Según Hickman (*Principios Integrales de Zoología*) la competición es el efecto producido por cierto grado de solapamiento en los nichos ecológicos de dos poblaciones de una misma comunidad, de manera que ambas dependen de la misma fuente de alimentos, refugio, u otros recursos. Curtis (*Biología*) dice que la competencia es la interacción entre organismos que emplean un mismo recurso limitado, y que la competencia suele ser máxima entre especies que están en el mismo nivel trófico y más intensa mientras más semejantes sean. Por otro lado, el principio de exclusión competitiva (o de Gause) sostiene que si dos especies compiten por el mismo recurso limitado, una de las dos será más eficiente para utilizar este recurso o controlar su acceso a él, de modo que eventualmente elimina a la otra en situaciones en que ambas ocurren juntas.

Las aves fororrácidas o fororracos constituían el predador veloz por excelencia. Sus miembros posteriores, a diferencia de los *Diatryma* del Hemisferio Norte (emparentados con los gansos) y las pesadas 'moas' (de hasta 350 kg.), eran aptos para la carrera. Además, sus picos poderosos las convertían en el candidato ideal, para compartir el ambiente con los marsupiales carnívoros mediante una adecuada división de las "zonas adaptativas" (nichos para grupos mayores que las especies, según Van Valen, 1971). Esto demuestra que, por sus grandes diferencias con los marsupiales carnívoros boriénidos, probablemente no compitieran con ellos.



13.7. *Patagopteryx deferrariisi* de una antigüedad de 80 Ma fue encontrado en Neuquén, Argentina. Es un caso inequívoco de un ave que desciende de ancestros voladores pero ha perdido la capacidad de volar. *Patagopteryx* se encuentra dentro del grupo que originó a las aves modernas pero su descendencia directa se extinguió en el Cretácico. No se halla ligada a las ratites como el avestruz y el ñandú. Se observan detalles del ala, la cintura y el tórax. La cola muestra un pigostilo en el extremo.

El origen y clasificación de las aves modernas

Muchos linajes de aves del Cretácico se extinguieron con los dinosaurios no-avianos hace 65 Ma, pero otros lograron superarlo. Por un tiempo se pensó que el único linaje de aves sobrevivientes a este límite era el de las aves que vivían en la transición entre el mar y el territorio costero, debido a que era el único con fósiles reconocidos. Esto había motivado la teoría de una diversificación explosiva durante el Cenozoico que llevó a los treinta órdenes (193 familias) de aves vivientes.

Sin embargo, recientes descubrimientos de fósiles y el aporte del reloj molecular han aportado pruebas para sostener que muchos linajes de aves lograron transitar a través del límite de 65 Ma. O, lo que es lo mismo, que las aves actuales derivan de grupos más antiguos, originados en una época en la que convivieron y diversificaron sus zonas adaptativas con las mencionadas aves enantiornitas y los pterosaurios. De hecho, es evidente que las grandes diferencias existentes entre muchos de

los órdenes de aves actuales son demasiado grandes como para haberse originado de un linaje único hace 65 Ma. Los estudios de ADN llevan la edad de las aves modernas a 125 Ma, mediados del Cretácico inferior y a 20 el número de órdenes que habrían superado la barrera de los 65 Ma.

Las aves pueden agruparse de distintos modos. Una agrupación artificial llama arqueornitas a las extintas y neornitas a las modernas. En realidad, aunque no sea válido agrupar a las extintas solo por haberse extinto, sí podemos hallar un ancestro común y una relación de parentesco entre las neornitas.

Estas últimas se agrupan en las paleognatas (Paleognathae, con paladar de tipo antiguo) y las neognatas (Neognathae, con paladar moderno), entre las que se incluye a la gran mayoría de las aves. De ellas, más de la mitad de las especies (5700 sobre 9700) se hallan incluidas en uno solo de los órdenes vivientes: el de los Passeriformes (los pájaros). Así, los pájaros se habrían

Argentavis, la magnífica

Tal como los pterosaurios lo demostraron hace 200 Ma, el vuelo exige liviandad pero a la vez buena estructura. Un peso elevado dificulta o impide totalmente la capacidad de volar. Valga como ejemplo que una de las aves voladoras más pesadas que viven hoy, el cóndor andino (*Vultur gryphus*) pesa unos 15 kg, lo que marcaba un supuesto límite de las aves voladoras (Fig. 13.8).

Sin embargo, en 1981, los cálculos se descalabraron cuando los huesos de *Argentavis*, un ave gigante extinta, fueron descubiertos por personal del Museo de La Plata. *Argentavis magnificens*

vivió hace unos 6 Ma y sus restos fueron encontrados en La Pampa y Catamarca, Argentina.

Se estima que tenía una envergadura de alas de 7 metros, con 8 m² de superficie y un peso superior a los 70 kg. La biomecánica aun no puede explicar cómo volaba o si era capaz de despegar desde tierra.

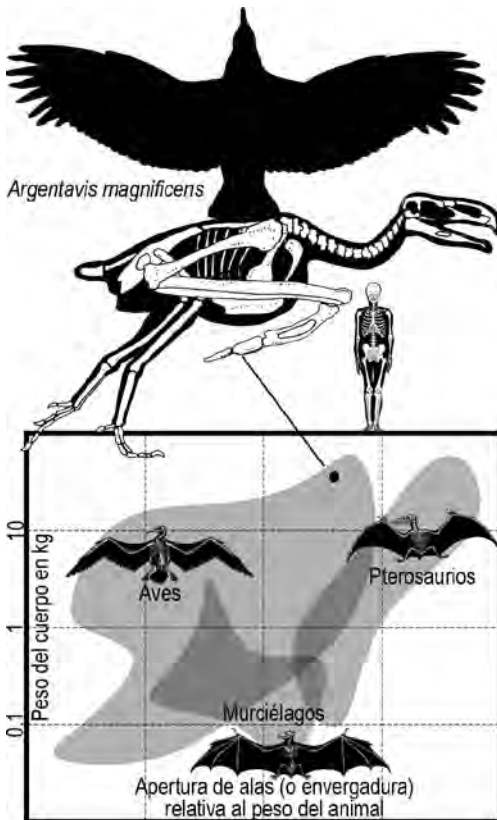
En realidad, *Argentavis* no es un caso aislado. Pertenece a un grupo muy conocido de grandes aves extintas, cuyos representantes más conocidos son los *Teratornis*, buitres numerosos, con cientos de especímenes conocidos, colectados en el famoso "Rancho La Brea", cerca de Los Ángeles (California).

Hace unos pocos millones de años, el Rancho La Brea era un conjunto de pozos llenos de brea natural mezclada con tierra que en la época lluviosa se llenaban con una delgada capa de agua de lluvia en superficie, que no se mezclaba con el material de abajo. Cuando los animales se acercaban a tomar agua quedaban empantanados y agobiados por los esfuerzos por salir. Luego se acercaban los cazadores y después los carroñeros, corriendo todos la misma suerte.

En unos 100 años de trabajo paleontológico se han encontrado 250.000 fósiles de 650 especies de animales y plantas. Basados en esta copiosa información se ha llegado a conocer muy bien a los integrantes de este ecosistema fósil y, en definitiva, a los parientes y posibles hábitos de nuestra *Argentavis*.

Argentavis vivió, nació, se alimentó, se reprodujo y voló. Eso es un hecho. Si encontramos sus fósiles es porque no eran muy raras, eran de una especie exitosa que tuvo un papel en el ecosistema pampeano. Así que el problema para entender cómo volaba es solo nuestro. *Argentavis* no tuvo problemas para volar. Ella simplemente, volaba.

Ahora bien, con el peso y envergadura mencionados, el despegue y vuelo son difíciles de explicar. Se ha calculado que para un vuelo activo, el aleteo hubiera necesitado unos 600 watts de energía, pero solo se podrían generar unos 170 w con la potencia muscular. Por ello, el único modo de volar habría sido aprovechando los fuertes vientos que provenían desde la Cordillera de los Andes y cruzaban la región pampeana hasta la costa. Los cálculos sobre un modelo indican también que para poder elevarse



13.8. *Argentavis magnificens* es el ave voladora extinta más grande que se conoce. El peso del cuerpo se encuentra en el límite probable de vuelo. Solo los pterosaurios pudieron llegar a un peso similar y con envergadura de alas mayor.

requería unos 40 km/h de velocidad relativa respecto del aire, pero como no podrían correr debido a su estructura física y peso, *Argentavis* no hubiera podido alzar el vuelo en condiciones de viento calmo.

Además, una vez en el aire, los problemas no estaban resueltos. *Argentavis* podía ascender usando corrientes térmicas para reducir el aleteo, pero con los fuertes vientos necesarios para la partida, las corrientes térmicas se formarían con una inclinación hacia el este, llevando al ave siempre en una misma dirección y obligándola a volver planeando en dirección contraria al viento. Para poder hacerlo era necesaria una mayor carga alar (es decir, más peso en la zona de las alas).

Basándose en extrapolaciones a partir de las aves rapaces actuales, se supone que de haber sido un ave cazadora, *Argentavis* requeriría un dominio territorial de más de 500 km². Por ello se estima que no era cazadora y que se trataba de un ave carroñera

(necrófaga). Para ello, volaría muy alto siguiendo el movimiento de otras aves carroñeras menores para detectar los cadáveres en tierra. Se estima que su metabolismo habría necesitado entre 5 y 10 kg de carne al día.

Los restos de mamíferos encontrados en el mismo yacimiento hacen referencia a una región similar a una sabana de clima subtropical con una estación seca. Era sin duda, el ambiente adecuado para un ave que aprovecha las corrientes térmicas en verano, pero no permite la vida durante las cuatro estaciones. Probablemente estaría obligada a hacer migraciones de corto alcance para anidar en las montañas andinas donde encontraría vientos todo el año. Este es hoy el hábitat de los cóndores. Trabajando con datos de aves actuales y extrapolándolos se ha sugerido, además, que la postura sería de un huevo cada dos años, con un peso de un kilo por huevo.

originado, según el reloj molecular, hace unos 70 Ma, probablemente en algún lugar de los continentes del sur, restos de la ya fragmentada Gondwana, y de allí se propagaron al resto del planeta. Este orden se caracteriza por poseer patas prnsiles, que les permiten sostenerse en ramas, así como una estructura particular de su glándula uropigial.

Se subdivide a los pájaros según el desarrollo de su órgano de canto (la siringe) en oscines, los maestros del canto, con unas 4500 especies, y los suboscines, con una siringe menos desarrollada y consecuentemente un canto menos atractivo (para los parámetros humanos, claro). Los suboscines se han diversificado con enorme éxito en el neotrópico (Sudamérica) donde existen 1.100 de las 1.150 especies del planeta.

Encontrar las relaciones evolutivas entre los grupos de aves siempre ha sido complejo y el trabajo dista mucho de concluir. Lamentablemente, los análisis genéticos son en muchos casos ambiguos y deben sumarse a un gran número de observaciones e indicios sutiles, basados en ciertas estructuras físicas, patrones de conducta o la evidencia bioquímica que puede indicar que ciertos grupos son o no cercanos entre sí y provienen de un ancestro común.

Las primeras clasificaciones en la antigüedad, agrupaban a las aves de acuerdo con características morfológicas observables (patas, pico y hábitos). Hrabanus Maurus (784-856), Arzobispo de Mainz, teólogo y pedagogo, escribió en su famosa enciclopedia *De rerum naturis* (Sobre la Naturaleza de las Cosas) siete capítulos

sobre animales incluyendo "De avibus", sobre los distintos tipos de aves. Pero fue el viajero y boticario francés Pierre Belon (1517-1564), quien comparó la anatomía externa e interna de las aves, clasificando a las mismas por tamaño, forma y hábitat.

En el Renacimiento, las aves eran clasificadas de manera muy genérica en: zancudas, rapaces, gallináceas, palmeadas y pájaros (los actuales Passeriformes). Este esquema fue seguido por Lamarck, Buffon y Cuvier.

Además el descubrimiento del nuevo mundo y la inclusión de múltiples especies nuevas pedían un ordenamiento riguroso más que un modo de desentrañar parentesco. El médico y botánico español Francisco Hernández (1514-1578), de Toledo, que viajó por América durante tres años con un geógrafo y dos botánicos, escribió una obra de 38 volúmenes donde describía 230 especies de aves, incluyendo sus nombres en nahuatl. De un modo semejante, el naturalista y cartógrafo español Félix de Azara (1742-1821), que criticaba a Buffon por no incluir las especies americanas y opositor al fijismo de las especies, realizó una obra fundamental para la zoología de Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay. No obstante, sus descripciones y sus especies no fueron tenidas en cuenta por hallarse descritas con nombres guaraníes en lugar de latinizados.

Luego, el ya mencionado John Ray, defensor de la clasificación por grupos naturales (parentesco) separó a los murciélagos de las aves.

La teoría evolutiva de Darwin, revolucionó la con-

cepción de la clasificación biológica y obligó a encontrar el parentesco para describir las relaciones evolutivas. Entonces, los ornitólogos empezaron a estudiar con esmero toda fuente de evidencia para lograr desentrañar el parentesco: estructuras internas, plumajes, huesos, conducta y, desde fines del siglo XX, la bioquímica (ADN y proteínas).

La clasificación más usada en ornitología hasta hace poco, fue la propuesta por Alexander Wetmore (1886-1978), quien durante décadas recopiló la información disponible sobre anatomía, fisiología, ecología, distribución y fósiles. Esta clasificación se ha modificado por investigaciones recientes con nuevas herramientas. Sin embargo, la mayor parte de los taxones de Wetmore son grupos naturales, reflejando la buena percepción de ese autor en cuanto a las relaciones evolutivas de los grupos.

El conocimiento de la historia de las aves es limitado debido a que sus fósiles, livianos y frágiles son de difícil conservación. La documentación paleontológica posee registros de escasas especies de aves y muchos se refieren a fragmentos que dejan mucho trabajo a la intuición y la deducción. Sin embargo, el descubrimiento de localidades donde se preservan preferentemente vertebrados pequeños, como Liaoning, en China y Solnhofen, en Alemania, ha abierto grandes portales al entendimiento de sus relaciones evolutivas.

Sobre la evolución de las aves en los últimos tiempos, disponemos de algunos fósiles de animales magníficos: los fororacos y la descomunal *Argentavis* que comentamos en sendos apartados adjuntos.

2. La evolución en acción

2.1. El origen de las plumas y el vuelo

La particularidad más llamativa de las aves son las plumas. Si bien la capacidad de volar está presente en otros grupos de animales, las plumas son hoy una exclusividad de las aves. El conocimiento de la evolución de las plumas está aun incompleto debido a la falta de fósiles que muestren etapas intermedias en forma convincente. Las plumas de *Archaeopteryx*, como las de los terópodos *Sinornithosaurus*, el raptor volador *Microraptor* y el ovirraptor *Caudipteryx*, son similares a las de las aves actuales.

De acuerdo con observaciones recientes, se sabe que las plumas surgieron con una estructura parecida a pelos. Éstos, observados en dinosaurios encontrados en Liaoning, China, muestran múltiples filamentos salientes desde un mismo extremo. Este tipo de protoplumas eran comunes, pero otras formas adoptaron la estructura

plana gracias a las bárbulas que funcionan como ganchos entre estos pelos.

Es evidente que las plumas precedieron a las aves y, a la vez, que el germen de una estructura cobertora compleja precedió incluso a los dinosaurios. Se han propuesto hipótesis variadas para explicar el surgimiento de una estructura tan compleja como las plumas.

Considerando que los dinosaurios han sido hijos del rigor y que su evolución se vio favorecida o “empujada” por el desértico clima del Triásico, es posible que un mecanismo de control de la temperatura como lo sería una especie de plumón aislante haya sido una carta ventajosa.

Primero, la selección favoreció la existencia de plumones de aislamiento, luego jugó con el atractivo apareciendo colores y en algunos casos penachos, copetes y otros accesorios “paleo-fashion”.

Más tarde, en los dinosaurios que poseían huesos huecos y otras características ya citadas, la selección natural favoreció a quienes disponían de plumas aerodinámicas (útiles para el planeo) y las que en conjunto entregaran una superficie ligera, flexible y resistente (que facilitarían el vuelo). Por supuesto, los demás dinosaurios siguieron disfrutando de las otras ventajas de las plumas, pero ellos no sobrevivieron a la extinción para mostrárnoslo.

Con esto vemos que es más convincente y sencilla (más “parsimoniosa”) la idea de que una protopluma haya tenido primero una aplicación diferente y que se haya utilizado para el vuelo más tarde. Este cambio de uso en una estructura se conoce como exaptación.

Las aves actuales muestran muchos tipos de plumas, que según su estructura pueden clasificarse en plumones (cálamo chico), filoplumas (de raquis largo, formando solo un mechón de barbas), plumas ornamentales (importantes para la reproducción), cilios (plumas delgadas), vibrisas (de percepción, asociadas a terminaciones nerviosas, en general alrededor de la boca), y polvoplúmulas (con descamación del epitelio, evita que la pluma se moje).

Las plumas son el más eficiente recubrimiento que existe en los animales para conservar el calor, lo que nos queda claro en el uso que les damos en camperas, acolchados y bolsas de dormir. Esta característica les confiere dos ventajas en distintas aplicaciones: la termorregulación del cuerpo del ave y la protección del huevo, hipótesis que nos deja en la puerta del “origen del cuidado parental”, que es tratado en el anexo a este capítulo.

Las plumas permiten conservar el calor en las aves (son los organismos de más elevado metabolismo interno) ya que otorgan una capa de aislamiento térmico.



13.9. El origen del vuelo puede explicarse mediante la hipótesis arbórea (tirarse desde los árboles planeando) o mediante la hipótesis cursorial (correr o saltar para atrapar insectos o planear saltando desde pendientes). Lo más probable es una combinación de diversas costumbres.

co mediante aire estanco entre la piel y la superficie. Además, las plumas vuelven impermeable la superficie corporal generando una capa aislante que repele el agua. Las plumas permiten también la flotación, incrementando el volumen sin aumentar el peso, y permitiendo a las aves reposar sobre el agua.

Aunque es poco probable que esta última utilidad haya sido de importancia en el origen de las plumas, sí lo sería en la evolución de las aves acuáticas. Otra utilidad adicional es la coloración del plumaje que actúa como diferenciador sexual o camuflaje para “perdersé” en el medioambiente.

Aunque las características que permiten a las aves volar son físicas, las hipótesis de cómo las aves aprendieron a volar están íntimamente ligadas a la conducta y al ambiente.

Existen dos hipótesis que explican el origen del vuelo en arcosaurios con todas las características necesarias para implementarlo: la hipótesis arborícola (o “del árbol hacia abajo”) y la cursorial (o “del suelo hacia arriba”) (Fig. 13.9).

La hipótesis arborícola dice que el vuelo se habría iniciado como un planeo a partir de saltos desde árboles. El hallazgo de *Microraptor* (Fig. 13.3) refuerza esta hipótesis, pero este pequeño raptor volador no era un ave. La explicación requiere la existencia de ancestros arborícolas y explica al vuelo como originado desde el planeo paracaidista, a través de saltos de rama en rama que da mayor distancia de planeo a quienes presenten una mayor superficie de sustentación. Este escenario es muy razonable para murciélagos y pterosaurios, pues en sus fases tempranas usaban la gravedad para volar sin necesitar poderosos músculos de vuelo.

La hipótesis cursorial, en cambio, propone que las aves llegaron a volar a partir de una modificación de la carrera. Fue propuesta por Willinston (1879). Nopcsa agregó que debían haber tenido una cola larga y Ostrom que debían ser endotérmicos.

En este marco, los ancestros de las aves habrían sido corredores veloces y el vuelo activo habría surgido en relación a la carrera veloz. El golpe de ala se habría originado a partir de una actividad no voladora, como la captura de alimento, incremento de velocidad o extensión del salto. Esta hipótesis se ajusta a que las plumas ya existían y no se desarrollaron en relación al planeo. Algunas de las aves han recuperado sus capacidades corredoras, mientras que otras las han cambiado por el salto o la caminata.

Existen dos variantes de la hipótesis cursorial: Una implica una carrera en la cual se vería favorecido el agitar las alas, ya sea con el fin de atrapar insectos o de incrementar la velocidad. La otra resalta la costumbre de moverse mediante saltos y trepar planos inclinados que impulsaron planeos de corta distancia.

Seguramente, estas dicotomías son falsas, ya que podrían haber tenido conductas que incluían diferentes actividades, correr, saltar, trepar y planear. Lo cierto es que la selección natural terminó favoreciendo a aquellas aves que disponían de plumas aerodinámicas, que les permitían planear mejor y escapar a depredadores tanto como perseguir y cazar a las presas con mayor facilidad.

De hecho, si lo pensamos nuevamente, en terópodos corredores altamente cursoriales (como los deinonico-saurios) los brazos alcanzan proporciones descomunales, a tal punto que representarían normalmente un importante estorbo para un desplazamiento veloz. Sin embar-

go, en terópodos que basan sus estrategias de caza en la agilidad y la velocidad, es de fundamental importancia considerar la aerodinámica.

Dentro de la hipótesis cursorial, distintos autores han postulado diferentes actitudes con respecto al modo de portar los brazos, incluyendo llevarlos colgando hacia delante, con los codos flexionados, o aleteando lateralmente como una forma de ejercer control sobre la dirección de carrera y proveer así capacidad de propulsión con aceleración, que, al combinarse con la sustentación provista por amplias alas habría llevado al despegue y al vuelo directamente a partir de la carrera.

Cualquiera de estos modos representa un quiebre de la aerodinámica natural del cuerpo del corredor y por ello, un elemento de resistencia al viento, cuya consecuencia no sería la aceleración sino una pérdida de velocidad. De hecho, el ñandú corre con las alas plegadas, pero ocasionalmente realiza repentinos pliegues y despliegues de sus cortas alas, quebrando su aerodinámica y contribuyendo a efectuar rápidos cambios de rumbo, conocidos como 'gambeteo', típico de este animal. Este movimiento es necesario dada la ausencia de una larga cola con que controlar un viraje rápido, y es llevado a cabo con un fin muy concreto: la huida y la desorientación de sus perseguidores. Es entonces una carrera de evasión.

En terópodos cazadores, la actitud de los brazos estaría acorde con un objetivo muy distinto: la carrera en línea recta en procura de su presa. Así, los brazos, único punto de resistencia al viento en sus cuerpos increíblemente fusiformes en vista dorsal, deben haber sido bien controlados para evitar una pérdida de estabilidad o una desaceleración.

Según la interpretación del paleoartista argentino Jorge A. González, una vista dorsal del cuerpo de un *Velociraptor* mostraría no sólo una aerodinámica fusiforme, sino el abrupto corte de ella representado por los brazos. En ese contexto, si careciera de brazos, su cuerpo cortarían el aire como una navaja. Sólo los largos y delgados miembros posteriores representarían una imprescindible pérdida de la aerodinámica, minimizados por su condición digitigrada, reducida a dos dedos en este linaje (y en *Struthio*) y funcionalmente a uno en el terópodo jurásico *Sarmientichnus* (Fig. 12.9).

Los brazos son un estorbo aerodinámico, como lo serían grandes espejos retrovisores en un fórmula 1. En grandes terópodos, los brazos experimentaron una gran reducción y es posible que hayan desaparecido en algunos.

En los parientes de las aves, dueños de largos brazos, tan largos como las piernas, las manos experimentaron una alometría, es decir un cambio relativo de

las partes con respecto al tamaño total (como nuestra cabeza, que crece más lentamente que el resto del cuerpo, y por ello los bebés nos parecen cabezones), que las hipertrofió. En *Anchiornis*, la mano es de una vez y media el tamaño del fémur (el hueso más largo del cuerpo). A diferencia del cuento "Las manos que crecen", de Julio Cortázar, donde el personaje quiere amputárselas, la modificación no ha sido letal para estos terópodos. Si esta modificación hubiera aparecido en terópodos comunes, el uso de esas manos habría sido incompatible con la vida, y es posible que los individuos con estas modificaciones se hubieran extinto. Sin embargo, el incremento de las manos dado en combinación con una muñeca que permitiera doblarlas, cambiaría la historia del linaje. Esto se debe a la posesión de un pequeño hueso de la muñeca, el semilunar (formado por la fusión de los carpales distales 2 y 3) que permite el pliegue de la mano sobre el antebrazo, que a la vez se cierra contra el húmero, y retirándose este hacia atrás. En conjunto, toda la unidad que constituye el brazo puede plegarse contra el cuerpo haciéndose así lo menos conspicuo posible. En un cuerpo emplumado, el brazo podría literalmente desaparecer entre el plumaje del resto del cuerpo, confiriendo al animal un perfil aerodinámico perfecto.

Imaginemos entonces nuevamente a un *Velociraptor* corriendo. Con los brazos plegados al cuerpo, a no más de un metro de altura del piso, no ofrecería un aspecto demasiado impresionante, pero su cuerpo se ha tornado una 'máquina corredora' sumamente eficiente, donde la potencia empleada para la carrera es aprovechada casi en su totalidad, pues la fuerza de roce contra el piso y la resistencia del aire han sido reducidas al mínimo, y la respiración aviana le garantiza un máximo de oxígeno extraído. Su cuerpo es delgado y su largo cuello en 'S' hace mantener a sus ojos siempre a la misma altura, sin que la carrera distorsione la visión (como nos ocurre a nosotros). Rematado por el largo cráneo, no constituyen un elemento muy visible al acercarse a una potencial presa.

Aunque posiblemente las aves basales se alimentaran de insectos, estamos evaluando la utilidad de todo el aparato de vuelo en los ancestros carnívoros de las aves. Es posible que hubieran realizado la cacería coordinada de presas grandes.

En las águilas y otras aves carnívoras actuales, las patas constituyen el arma mediante la cual se efectúa la captura. Muchas veces, las rapaces aprovechan su impulso de vuelo para efectuar una cacería económica, mediante una acción de vuelo rasante y captura al paso. En otras ocasiones, el ave se 'arroja' contra el objeto a ser cazado, como se observa por ejemplo en el 'águila pescadora'.

En estas águilas, en el último tramo de acercamiento del vuelo en picada, la cabeza es llevada erguida, las alas son extendidas rectas hacia atrás y las patas se colocan hiperextendidas hacia la presa. La cola es doblada hacia atrás lo máximo posible, conformando prácticamente un ángulo de 90° con el resto de la columna vertebral. Es posible que sea este el equivalente más aproximado al raptor cayendo sobre su presa tras un largo salto. Sin embargo en ese momento, las alas son llevadas hacia atrás para ingresar al agua con mayor facilidad.

En terópodos no-avianos cazadores de grandes presas, la dinámica del porte y despliegue de los brazos sería similar. Tras una carrera efectuada en una trayectoria con un mínimo de virajes y constituida por una sumatoria de tramos rectos, al hallarse ya a pocos metros de su víctima, el 'raptor' efectuaría un nuevo paso, en el que se agacha acercando su pecho al piso (cuando un ave se dispone a despegar verticalmente, acerca su vientre). Los cuatro segmentos que conforman la pata se pliegan como un resorte y con un repentino salto alcanza el aire. Dado que el 'raptor' se hallaba en carrera, solo se agacha sobre el pie de adelante.

Con una explosión muscular, la pierna se estira impulsando al cuerpo hacia arriba y adelante. El pie que propulsó el salto queda extendido por detrás, mientras el otro se adelantó replegándose por debajo del cuerpo, preparándose para el contacto con el objetivo.

Simultáneamente, se desplegarían los brazos.

Es posible que cayera sobre la presa con un solo pie o, dado que una rapaz ataca con ambos, que el pie postergado se adelantara a los brazos. Éstos ubicados en dirección perpendicular al eje del cuerpo y con la posesión de plumas tras los brazos extendidos, posibilitaría cierta prolongación del salto por alguna distancia accesoría en una especie de planeo. La larga cola aportaría en ese momento el contrapeso necesario para mantener la estabilidad.

Hacia el final del salto, las manos abrirían su ángulo, quedando los dedos hacia delante y arriba, listos para la aprehensión. Las garras pedales quedarían algo elevadas por sobre el objetivo, como ocurre en 'gallos de riña', que saltan horizontalmente hacia su oponente.

Al llegar a este, las patas hundirían ambas garras raptoriales en el cuero mientras ambas zarpas, se aferrarían firmemente a la presa, empujándola y aprisionándola contra el piso.

Mientras que en una rapaz que ha obtenido su presa, el trabajo de despedazamiento queda para el pico, en los "raptores" lo efectuarían las manos que, provistas de garras cortantes.

En terópodos basales, las garras de los pies eran herramientas no demasiado filosas, sometidas a un

continuo desgaste contra el sustrato, como queda evidenciado por las icnitas registradas.

El desarrollo de una falange ungueal segunda de tipo retráctil, que habría permanecido elevada mientras el animal se desplazaba habría mantenido un óptimo estado para el corte, mientras que el peso del cuerpo era soportado por los dedos tercero y cuarto, que sufrían el desgaste.

2.2. ¿Cómo llegar cerca de los límites?

A lo largo de su historia y con un paquete de adaptaciones heredadas de los dinosaurios y de los primeros arcosaurios que colonizaron Pangea, los diferentes grupos de aves han logrado sobrevivir en ambientes y condiciones extremas. Hoy ocupan todo el planeta, tanto en forma permanente como estacional. ¿Cómo lo lograron?

La alimentación extrema

Algunos grupos de aves poseen especializaciones que les permiten alimentarse sin ser dañadas por el exceso del consumo de agua, azúcar o sal que proviene de su particular alimentación. La especialización se ha logrado hace millones de años. Así lo prueban los restos de aves marinas actuales y fósiles (Fig. 13.13), (con una alimentación excedida en sal) encontradas en el estómago de un ictiosaurio de 110 Ma o la coevolución durante el Cenozoico de las angiospermas (plantas con flor) con las aves Apodiformes (como el picaflor, que tiene una alimentación extrema en azúcar y agua).

Los seres humanos y muchas aves sucumbirían a la polidipsia (intoxicación por exceso de agua) antes de beber cantidades de agua cercana a su propia masa corporal. Sin embargo el picaflor, que se alimenta de néctar, puede beber entre cuatro y cinco veces su masa del cuerpo en néctar cada doce horas.

Una posible explicación de cómo manejan el problema de la alimentación con néctar, es que absorban solo una fracción mínima del agua, pasando el resto directamente a la cloaca. Pero este no es el caso. Para verificarlo, se inyectó néctar con tritio (un marcador radiactivo inofensivo) y se midió la declinación del marcador y la masa del cuerpo. El resultado fue que el picaflor absorbe el 80 % del agua en el aparato gastrointestinal.

Como el picaflor debe procesar casi toda el agua en los riñones, ciertas adaptaciones le permiten eliminar mucha agua. Se especula que la tasa con la cual los riñones procesan el agua debió imponer límites a la producción de energía. Es decir, no es la carencia del agua sino demasiada agua lo que limita las calorías que pueden consumir estas aves. Por ejemplo, cuando el picaflor debe soportar temperaturas frías, no pueden consumir suficiente energía para permanecer calientes

y mantener el peso, de forma que adopta un estado similar a la hibernación. Esto es muy poco común en las aves.

Otro problema es que el néctar floral está constituido en un 20-30 % por sacarosa. Si un humano consumiera la proporción de azúcar de la sangre de un picaflor, caería en un coma diabético. Pero estas aves no sufren de diabetes, pues a lo largo de su evolución desarrollaron un modo de controlarla. El saber como lo han logrado sería una valiosa información para conocer las formas de actuar en el ser humano.

Existen fósiles de picaflor como *Eurotrochilus inexpectatus*, de 29 Ma y apenas 4 cm de largo desde el pico a la cola, hallado en Messel, Alemania, en 2004 (Fig. 13.10). Presenta características de las alas y del pico iguales a las de los actuales. Hoy solo sobreviven en América, donde los fósiles más antiguos son de sólo 1 Ma. El reloj molecular, sin embargo, lleva a este orden a un origen cercano al final del Cretácico. La distribución de esas aves en Europa y su endemismo actual en América podría explicarse por competencia con otras aves o insectos sobre el mismo tipo de alimentación, pero también por un fuerte cambio climático, tal vez la "Grande Coupure", el enfriamiento de fines del Eoceno, que las eliminó en Europa y les permitió sobrevivir como un relictos en América. De hecho, muchas otras familias de aves de los bosques tropicales europeos y norteamericanos de aquellos tiempos sufrieron un evento de extinción. Algunas eran comunes a ambas regiones.

El problema de la concentración excesiva de sal está resuelto en las aves marinas. Los riñones son malos concentradores de solutos (iones de sodio, potasio y cloruros). Si un humano bebe agua de mar, que contiene cloruro de sodio, lo único que logra es intensificar la sed. Para excretar la sal mediante los riñones se necesita más agua, la cual se extrae del único medio disponible: los líquidos del cuerpo. Para peor, el agua de mar contiene sulfato de magnesio que produce diarrea.

Los humanos no podemos excedernos en la concentración de sal en la sangre a más del 1% del peso, lo que representa la tercera parte de la concentración de sal del agua de mar. Hay pocos organismos que pueden tolerar más del 6% ya que las membranas celulares se vuelven permeables o se desintegran.

En cocodrilos y quelonios marinos, existe una "glándula de la sal", una estructura que funciona a contracorriente del flujo sanguíneo eliminando sal por detrás del ojo o del pico.

El control de la salinidad en las aves marinas fue posible gracias a la evolución de esta glándula, que se aloja en depresiones craneanas encima de los ojos. Los

cráneos de algunas aves fósiles tienen depresiones craneanas similares, lo que indicaría la existencia de este tipo de glándulas (Fig. 13.13).

Esta glándula genera una solución con un 5% de sal (siendo más salada que las lágrimas y casi el doble del agua de mar). Si bien trabaja como un riñón, es mucho más simple pues solo elimina agua y sal. Además, funciona en forma intermitente. Cuando el nivel de sal en la sangre aumenta es detectado por el corazón, la información se lleva al cerebro y de allí a la glándula donde se libera acetilcolina. Esto inicia el bombeo de sal desde la sangre.

Las aves rapaces, con algunas excepciones, presentan esta adaptación, pero no está claro aun si su función es la misma que en las aves marinas. Por ejemplo, algunas aves que disponen de glándulas de sal las utilizan en caso de dietas abundantes en proteínas. En el avestruz, que vive en zonas desérticas, se activa esta glándula en respuesta a temperaturas elevadas.

En petreles y lagartos, la sal es expulsada como vapor, mientras que en pelícanos, gaviotas y tortugas, lo es como una gota muy salada. Esta adaptación en las aves es, obviamente, parte del bagaje heredado por ser reptiles, como queda en evidencia por su presencia tanto en dinosaurios no-avianos, como en reptiles marinos.

Las temperaturas extremas

Las aves se han convertido a lo largo de su evolución en extraordinarias máquinas metabólicas, las de mayor capacidad en la naturaleza; y esto cuenta en especial para las aves más pequeñas, las que se propagaron en la segunda mitad del Mesozoico.

La presión sanguínea de las aves es más alta que la de los mamíferos, y lo mismo ocurre con la temperatura corporal. Mientras que en los mamíferos tiene un promedio de 38° C, con un máximo en 41° C, la de las aves se halla entre 38 y 45° C con un promedio de 43° C.

El problema de las altas temperaturas internas es que la velocidad de las reacciones químicas se duplica cada vez que la temperatura se incrementa en 10° C, acercándose peligrosamente al límite de temperatura que pueden soportar los sistemas vitales de un vertebrado, es decir, por encima de los 45° C. A esta temperatura las proteínas empiezan a desnaturalizarse y deben ser reemplazadas. Por ejemplo, si a 40° C se requiere reemplazar menos del 10% de las proteínas diariamente, a 45° C este valor es del 25% y a 48° C es del 100%. Por encima de 46° C las proteínas se destruyen más rápido de lo que pueden reemplazarse. Así, la vida está restringida a una banda entre 0 y 45° C de temperatura interna.

Las altas tasas metabólicas se asocian con acelera-

dos procesos de oxidación y vidas cortas. Sin embargo, las aves viven mucho tiempo. Entre 1,5 y 2,5 veces más que los mamíferos equivalentes en tamaño.

Como en otros dinosaurios, las aves más grandes viven por más tiempo (decenas de años) que las más pequeñas (2 a 5 años). A la vez, su tasa de reproducción anual se encuentra invertida; corta vida significa alta tasa de reproducción. No se conoce aún como han logrado las aves el ajuste químico que les permite una elevada tasa metabólica y una larga vida a la vez, ya que en los dinosaurios no avianos tal vez no fuera así.

Los mamíferos contrarrestamos las altas temperaturas con el sudor generado por glándulas sudoríparas de la piel. Las aves disponen de otras herramientas para el control de la temperatura. Entre ellas no se halla la sudoración, ya que el linaje de los reptiles en general se caracteriza por el ahorro de agua y por poseer pocas glándulas, dispuestas en lugares restringidos. En todo caso, muestran muchas glándulas bucales, de tipo serosa (enzimática y venenosa) y pocas mucosas, así como glándulas olorosas en el mentón y dorsales, tras el ojo. De todos modos, la sudoración hubiera sido probablemente incompatible con la limpieza de las plumas, afectando la aerodinámica.

Las glándulas sudoríparas permiten a los mamíferos resistir temperaturas externas muy elevadas, con la única condición de disponer de agua suficiente para transpirar. Si se corta el suministro de agua, el mamífero consume agua metabolizada y el organismo colapsa.

Un ave, en cambio, incrementa el metabolismo y la ventilación del sistema respiratorio decenas de veces cuando pasa del reposo al vuelo activo. Por ejemplo, una paloma consume 0,5 kilocalorías/hora en reposo y 38 en vuelo. El vuelo y la alimentación producen exceso de calor que, en las aves, se elimina durante la respiración. Si la temperatura externa es muy alta prefieren no volar y permanecer en la sombra.

¿Qué ocurre cuando las temperaturas son bajas? Los mamíferos pueden tiritar, esconderse, y si nada de eso resulta, algunos hibernan y, los que podemos, nos abrigamos.

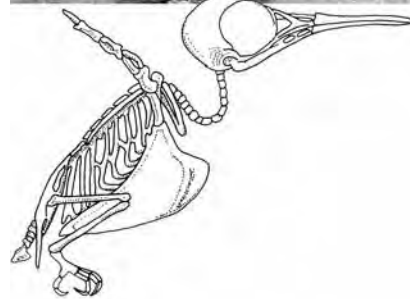
Las aves producen calor mediante el temblor o calentándose al sol. El temblor libera energía desde los músculos, sin producir movimiento. Esto se acompaña englobando el plumaje, lo que permite aumentar el volumen de separación entre el cuerpo y el exterior, atrapando el aire caliente que se libera desde el cuerpo. Sin embargo, cuando el frío es extremo, algunas pocas aves (picaflor y atajacaminos) entran en un estado de hipotermia. Desciende la temperatura corporal y la actividad metabólica, algo semejante al "torpor" en el que entran los mamíferos pequeños.



Picaflor cultura Nazca (MLP)



Eurotrochilus



13.10. Los fósiles más antiguos de los picaflores son los de *Eurotrochilus*, de 29 Ma. El picaflor fue utilizado por las culturas precolombinas de Sudamérica, como motivo decorativo en sus cerámicas

Para mantener el centro del cuerpo a altas temperaturas, las aves han reducido las exigencias sobre otras zonas. Un caso especial se da en las patas que están principalmente constituidas de huesos y una piel gruesa. Los músculos se conectan con el tarso mediante largos tendones.

Una red de capilares del sistema circulatorio forma en el muslo un denso sistema de contracorriente cono-

cida como red admirable o *rete mirabilis* (el nombre en latín que se usa desde hace 500 años). Este sistema lleva sangre en direcciones opuestas permitiendo el intercambio de calor de alta temperatura del extremo cercano al cuerpo y de baja temperatura en el cercano a las patas. Así, en las aves, las patas mantienen una temperatura menor que la del resto del cuerpo, lo que se ha comprobado también para grandes dinosaurios terópodos mediante el estudio de isótopos (Fig. 13.11).

Los isótopos de oxígeno (átomos de oxígeno de diversas masas, 18 y 16) se pueden extraer de sus huesos fosilizados. El cociente entre ambos a partir de muestras sacadas de los huesos fósiles correlaciona la gama de temperaturas en las cuales estos huesos crecieron mientras estaban vivos.

En el caso de los mega-carnívoros *Giganotosaurus* y *Tyrannosaurus*, se concluyó que ambos mantuvieron temperaturas del cuerpo constantes, como la mayoría de los animales de sangre caliente, pero además, que distintas partes del cuerpo mantenían distinta temperatura (heterotermia regional). En ambos dinosaurios, las vértebras eran los huesos más calientes (valores más bajos de O_{18}). Los valores de las costillas abdominales (gastralia) eran similares a los del fémur. A la vez, las costillas eran 2 a 4°C más frías que las vértebras. Los fémures mostraron ser 3 a 4°C más fríos que las vértebras y la tibia unos 4 a 5°C (Fig. 13.11).

Al estudiar la temperatura corporal de distintos tipos de dinosaurios, se comprobó que eran homeotermos tanto dinosaurios pequeños (20 a 150 kg) como individuos grandes (2000 a 4000 kg). También se concluyó que *Tyrannosaurus rex* era homeotermo pero no en virtud de su tamaño (gigantotermia), ya que estos dinosaurios no vivieron en un ambiente tan estable climáticamente, tal como ya se discutió en el capítulo anterior.

Una de las mejores estrategias que permitieron a los dinosaurios la conservación del calor es el plumaje. Pero el aislamiento térmico depende de un plumaje limpio e impermeable, ya que el agua tiene una alta conductividad térmica y los animales endotérmicos pueden perder mucho calor cuando se sumergen.

Los Pelecaniformes (Biguá y Aninga) tienen un plumaje que se humedece, lo que les permite hundirse con facilidad. A pesar de no ser impermeables, tienen una distribución casi mundial, en casi cualquier hábitat y no requieren mayor alimento que el resto de las aves para contrarrestar el frío del agua. Esto es posible gracias a que aprovechan una variante en la estructura de las plumas con una capa superficial externa que se humedece (y permite sumergirse) y una sección media altamente impermeable (que conserva el calor). Esto les permite balancear la flotabilidad y la termorregulación.

El vuelo extremo

El vuelo a grandes alturas tiene su encanto y sus problemas. Los parámetros que varían con la altura son la velocidad del viento; la temperatura del aire; la humedad; la concentración de oxígeno y la densidad del aire. La pérdida de agua mediante la respiración se incrementa por la altura debido a que decrece la humedad relativa. Las aves muestran adaptaciones fisiológicas, morfológicas y de conducta que les permiten volar a gran altura.

La clave más interesante se encuentra en el sistema respiratorio. Los mamíferos poseemos un sistema respiratorio completamente diferente al de las aves. En los mamíferos, el pulmón consiste en un árbol de tubos con millones de alvéolos. De hecho, los cerca de 300 millones de alvéolos de los pulmones humanos generan una superficie de 70 m² de área para el intercambio de gases.

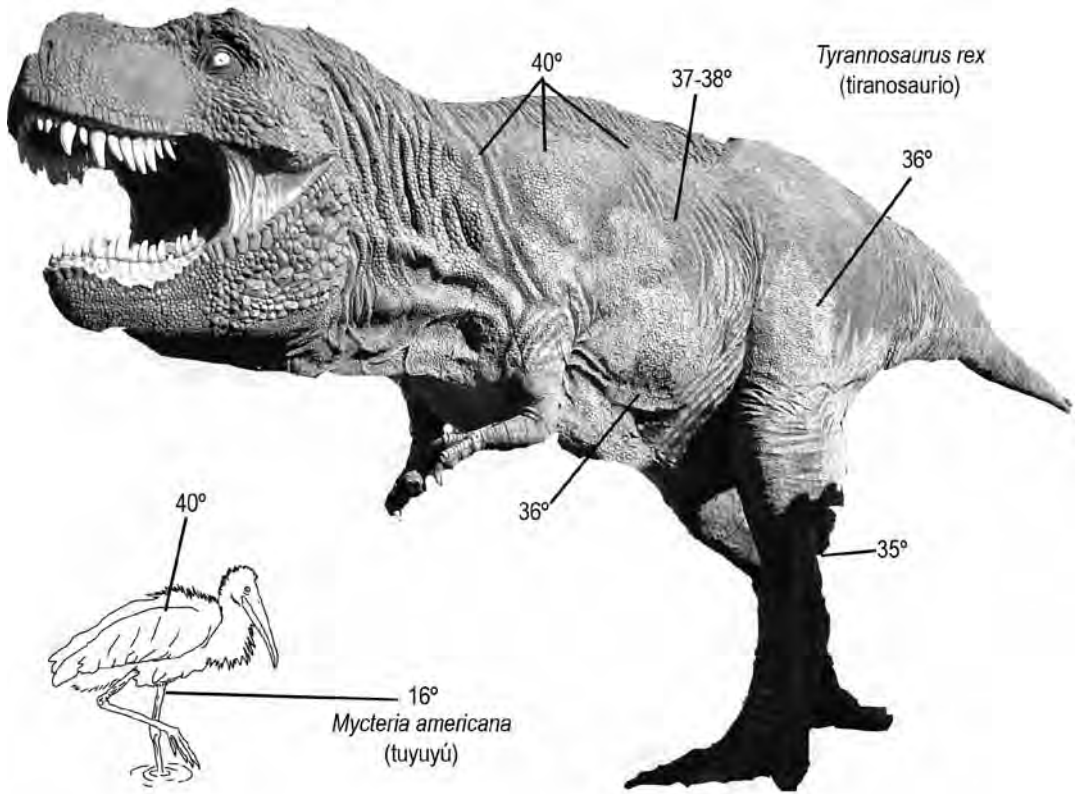
El pulmón de las aves es sustancialmente diferente. En lugar de ser plástico y flexible es casi rígido, y el aire, en vez de inflarlos y desinflarlos por la misma vía, circula en una única dirección sin retorno, con un extremo de entrada y otro de salida.

El sistema respiratorio de las aves se completa con los llamados sacos aéreos, en número de 6 a 12, que se encuentran conectadas con la entrada y la salida de los pulmones. Estos sacos se conectan también a varias de las oquedades de sus huesos huecos (Fig. 13.12) que además de aligerar el peso son parte del sistema respiratorio. También contribuyen a reducir el calor que produce el volar por el uso de los músculos alares, resultado de un metabolismo alto.

El sistema respiratorio aviano, o uno muy semejante que lo originó, se hallaba presente ya en dinosaurios terópodos como *Aerosteon*, así como en los saurópodos. Sin embargo, desconocemos si los ornitisquios lo poseían, ya que sus huesos no muestran un desarrollo tan vasto de oquedades y cámaras internas. Tampoco sabemos si un sistema semejante estaba presente en el sistema respiratorio de los pterosaurios, pero no sería descabellado.

Este tipo de sistema respiratorio con un intercambio gaseoso de alta eficacia fue la clave para que las aves lograran el dominio de las alturas. Hasta donde sabemos, sólo estos dinosaurios saurisquios han logrado un sistema respiratorio de este tipo. A la vez, ningún vertebrado que no fueran las aves o tal vez los azdárquidos, los más gigantescos pterosaurios conocidos, han logrado volar a grandes alturas. Aunque los murciélagos pueden volar eficazmente a pesar de su sistema respiratorio de mamífero, solo lo hacen a baja altura.

Dado que las aves comúnmente no hibernan, tal vez sea este sistema respiratorio lo que las salvó de la extinción.



13.11. Los mega-carnívoros como *Tyrannosaurus* eran homeotermos, pero con heterotermia regional. Aves como el tuyuyú mantienen una alta heterotermia con extremos entre 40 y 16°C. En el tiranosaurio, como este representado a tamaño natural en el Parque Cretácico (Sucre, Bolivia), desconocemos los valores absolutos de temperatura, pero sí las relaciones de temperatura entre las distintas partes del cuerpo. Así, partiendo de una temperatura de 40° para la región más caliente del cuerpo (vértebras y cabeza), como la del tuyuyú, podemos ver las diferencias con huesos menos calientes como las costillas, el femur, las gastralías (costillas abdominales) y la tibia.

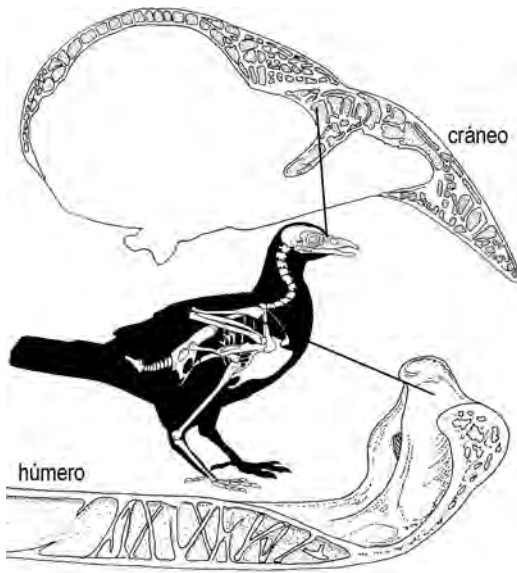
ción del Cretácico. Su capacidad para extraer oxígeno en exceso del aire, sumado a un tamaño pequeño que les permitió ocultarse, pudo salvarlas del descenso de la concentración de oxígeno durante la extinción de 65 Ma. Según el ornitólogo Alan Feduccia, las pocas aves del Cretácico habrían sido casi exterminadas y únicamente algunas aves costeras sobrevivientes, que tras la extinción habrían tenido una explosiva radiación adaptativa, desarrollaron todas las formas vivientes. Hoy sabemos que no es así, que numerosos representantes de los grupos de aves modernas ya volaban sobre la cabeza de los dinosaurios. De hecho, el hallazgo del antiguo anseriforme *Vegavis iaii*, pariente cercano de los patos, gansos, ocas y cisnes, muestra que existían entonces varios grupos de aves modernas.

Vegavis fue hallado en rocas cretácicas de la isla

Vega, en la Península Antártica. Lo interesante es que si ya había anseriformes, es porque ya habían aparecido las ratites (ñandúes, avestruces, casuarios y kiwis) y las galliformes (codornices, pavos, gallinas), que consecuentemente convivieron con el terópodo *Carnotaurus* y sobrevivieron a las consecuencias de la caída del asteroide.

Otra de las características fundamentales de las capacidades de vuelo de las aves se aprecia en su increíble maniobrabilidad. Esta no se hallaba en las primeras aves, como *Archaeopteryx* y *Confuciusornis*, pues carecían de álula.

El álula o "ala bastarda" es una adquisición de las aves ornitotoráceas. Consiste en unas pequeñas plumas sobre el borde anterior del ala que rompen la turbulencia generada por el ala misma. El álula se registró a partir



13.12. Las aves heredaron huesos huecos que aligeran el peso, les dan mayor resistencia y además, forman parte de sistema respiratorio.

de un *Eoalulavis*, hallada en el yacimiento de Las Hoyas, España, e indica la aparición de una elevada capacidad de maniobra durante el vuelo ya desde el Cretácico inferior. En *Microraptor gui*, unas plumas asociadas al primer dedo de la mano se interpretaron como convergentes al álula.

Las primeras ornitoráceas, como las enantiornitas tenían un tamaño pequeño y álula, por lo que eran diestras voladoras, pero a diferencia de las aves modernas, su cola no se disponía en abanico, las plumas de sus patas eran demasiado largas y sus músculos pectorales pequeños. Las primeras ornitoráceas tenían alas de forma elíptica, que les daba un vuelo versátil hace más de 100 Ma.

Las aves de tipo moderno, o neornitas incorporaron la cola en abanico y perdieron las plumas largas en las patas, ganando en habilidad aérea y control en el aterrizaje. En las modernas aves carinadas, los poderosos músculos pectorales se insertan a los lados de la quilla del esternón.

No sabemos en que momento las aves desarrollaron la capacidad de realizar vuelos de larga distancia, ya que esto requiere varias adaptaciones que lo permitan. Las más necesarias corresponden al acopio y ahorro de energía. El acopio se realiza en la grasa y el ahorro comprende estrategias de comportamiento diversas. Una de ellas es la de aprovechar las corrientes de aire

ascendente que se producen cuando el sol calienta el suelo. Se generan sobre manchas oscuras del terreno (vegetación que absorbe la luz solar o sectores con rocas). Entonces, las aves realizan un planeo ascendente dentro de una burbuja de aire que sube a una velocidad de unos cuatro metros por segundo. Esta estrategia era seguramente la aplicada por las grandes aves como el *Argentavis* (Fig. 13.8).

La segunda estrategia es utilizada durante el planeo sobre el mar. Las aves marinas usan los vientos sobre el océano para adquirir energía ya que en el mar no se producen las burbujas térmicas. El viento sobre el mar forma capas, donde la más cercana al agua tiene velocidad casi cero. La técnica consiste en el ascenso a contracorriente del viento y avanzar en el descenso a favor de la corriente de aire. El ave aumenta la velocidad cuando pierde altura, que luego invierte en ganar altura contra el viento. Esto le permite moverse en cualquier dirección. Esta estrategia era seguramente la más usada por los pterosaurios, de acuerdo con la estructura de sus cuerpos. La tercera técnica de ahorro de energía es usada por las bandadas que vuelan siguiendo una figura en "V" o en fila. Cuando un ave vuela genera un torbellino con el ala que puede ser aprovechado por las que siguen detrás. El torbellino tiene la forma de un espiral que circula, de forma que la parte ascendente de la turbulencia puede ser re-utilizada. Una formación en V implica un ahorro para quienes se ubican detrás, en la misma altura y a un costado de quien va adelante. Por ello el liderazgo debe cambiar, de forma que todos puedan aprovechar el ahorro. Otras veces forman filas, donde el que viene detrás se ubica muy cerca de la cola, en la zona de succión del precedente, tal como lo hacen los automóviles de competición. Esta estrategia de ahorro es tan antigua como la formación en cardumen de los peces.

Flotar y sumergirse

En el agua, con una temperatura de 10° C, los peces mantienen un metabolismo como el de las aves, que es el 1% del que ocurre a 40° C. La concentración del oxígeno en el agua es entre 20 y 40 veces menor que en el aire y la conductividad térmica del agua es 25 veces mayor que la del aire. La baja concentración de oxígeno en el agua impide que los mamíferos o aves puedan obtener oxígeno de ella para su metabolismo, por ello se ven obligados a respirar fuera del agua y contener la respiración cuando se sumergen.

Para permanecer bajo el agua, las aves acopian oxígeno en los músculos (mediante la mioglobina, Mb), en el sistema circulatorio (mediante la hemoglobina, Hb) y en el sistema respiratorio (en los sacos aéreos). Las

aves que se sumergen tienen mayor concentración de Mb y Hb que las que no se sumergen. El sistema respiratorio puede contribuir hasta con el 60% del acopio de oxígeno. Una de las excepciones es el pingüino patagónico *Aptenodytes patagonicus* que acopia el 17 % en el sistema respiratorio y el 50% en los músculos.

Los pingüinos son a las aves lo que los ictiosaurios a los reptiles y los delfines a los mamíferos (Fig. 11.2). Sin embargo, su especialización en medio marino no es tan desarrollada. Aunque el plumaje de las alas es muy denso formando una cobertura para las aletas de nado, su esqueleto no cambió en forma sustancial, ni su forma de reproducción, que sigue implicando un desove en tierra.

Las aves se adaptaron mejor a la flotabilidad que a la inmersión. La capa de plumas aumenta el volumen sin incrementar el peso y la glándula uropigial (en la parte superior de la cola) genera un óleo que se esparce por las plumas durante el acicalamiento y las vuelve impermeables. Ambas adaptaciones se encuentran en las aves más antiguas (como en los patos y otras aves flotadoras) de forma que debe tener un origen muy antiguo, probablemente a mediados del Cretácico (Fig. 13.13).

Sumergirse, para ellas, no es sencillo. Ante la falta de adaptaciones específicas, las aves recurren a la conducta para vencer la resistencia de su cuerpo a hundirse. Por ejemplo, boyan con la cabeza sumergida y la cola hacia arriba, aunque solo alcanzan comida en una profundidad muy baja. Esto permite comprender por que los patos prefieren lagunas de baja profundidad.

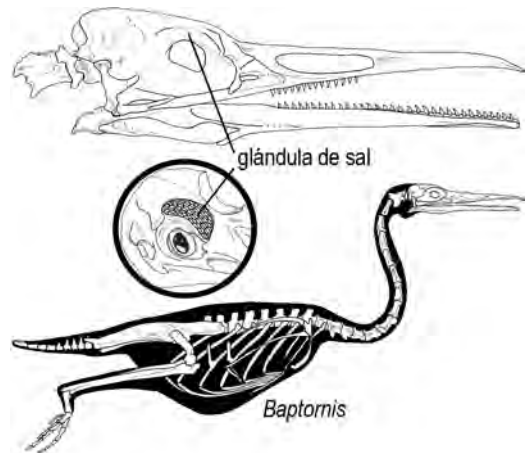
Otra forma de alcanzar profundidad es liberar el aire de los sacos aéreos para reducir el volumen y llegar al fondo (como las gallaretas). También pueden incrementar o reducir el volumen del plumaje a la hora de regular la flotabilidad (como los macaes). Otras aves tienen plumas semipermeables, lo que les permite reducir el volumen del cuerpo seco y nadar bajo el agua (como los cormoranes). El comportamiento de los pingüinos de tragar piedras, que recuerda al de otros dinosaurios y algunos reptiles marinos, les permite aumentar el peso y sumergirse más fácilmente.

2.3. La evolución de las migraciones

Las migraciones

Para ocupar todo el planeta y lograr sobrevivir bajo condiciones adversas, las aves aprovechan el vuelo y hacen desplazamientos periódicos.

Las migraciones son movimientos específicos organizados. Son extensos en distancia y tiempo (no incluyen los movimientos de corta distancia); ocupan a casi toda la población (no a miembros aislados o solitarios); son



13.13. *Baptornis* pertenece a un grupo en la base de las aves modernas (80 Ma) y presenta una morfología vertebral semejante. Los restos se han hallado en depósitos marinos alejados de la línea de costa, lo que sugiere que era un ave acuática que podría vivir en mar abierto. Era un ave buceadora que nadaría mediante sus patas traseras y, como los cormoranes, serían torpes en tierra. No podría volar por tener alas vestigiales, asemejándose a los pingüinos. Debían hacer migraciones para anidar en territorios vecinos. Las alas estaban fuertemente reducidas, aunque pudieron usarse para estabilizar al ave en forma similar a las aletas pectorales de los peces. Esta evidencia es consistente con los coprolitos que contienen restos de los peces marinos. *Baptornis* pertenece a un grupo de aves que perdió la capacidad de volar y que muestran una hendidura craneal que correspondería a la ubicación de la glándula de sal. Los huesos son pesados, lo que ayudaría a hundirse permitiéndole bucear.

voluntarios (no obligados por razones climáticas circunstanciales) y periódicos (ocurren todos los años en un viaje de ida y vuelta).

El origen de las migraciones debe rastrearse observando las ventajas que aportan. Las migraciones responden a necesidades cíclicas (como el cambio de las estaciones) que vuelven inhabitables a ciertos lugares de alimentación. Aportan ventajas en la provisión de alimento estacional; en el aprovechamiento de lugares para reproducirse; en la limitación de predadores permanentes, etc. Así que, cada vez que algunas de estas variantes tuvieron lugar es probable que se seleccionara el hábito de migrar, apareciendo innumerables veces en la Historia Natural y en diferentes grupos de animales.

Las migraciones solo pueden ocurrir en animales con la posibilidad física de hacerlo. Los animales marinos desarrollaron muchas veces esta estrategia en diferentes grupos. Entre los tetrápodos, los buenos voladores seguramente pudieron hacerlo, como los pterosaurios y las aves, siendo estas últimas el ejemplo más maravilloso que hoy podemos observar. Probablemente, los pterosaurios del sur de Gondwana también estaban obligados a moverse en forma estacional. De hecho, poderosos planeadores como los pterosaurios azdárquidos, con envergaduras alares de entre diez y catorce metros, cuyos restos se han hallado en todo el mundo, probablemente se movieran por todo el planeta.

Entre los dinosaurios, las migraciones parecen haber sido moneda corriente, como lo demuestran los largos campos de huellas paralelas. Los movimientos de las manadas de dinosaurios habrían seguido largas rutas anuales, tal como las de los mamíferos actuales de África.

Es muy posible que los dinosaurios de mayor tamaño de la Antártida pudieran migrar por la Península Antártica hacia Sudamérica donde pasarían la época invernal. Aunque la Antártida era habitable durante el verano, al comenzar la larga noche polar, ya no había luz solar, las plantas pequeñas morían, los árboles perdían sus hojas y la temperatura bajaba varios grados, ocasionando heladas.

Los pequeños dinosaurios, en cambio, como los ornitópodos antárticos, no migrarían y toleraban el invierno polar. Aunque es posible que algunos ornitópodos hibernaran, los grandes ojos de estos dinosaurios nos sugieren que poseían adaptaciones que les permitían buscar comida en la noche antártica.

Como hoy, muchos de aquellos animales antárticos eran de mayor tamaño que sus parientes de zonas más templadas. Así como los osos polares son mayores que los de los bosques, los tetrápodos antárticos eran más grandes. Un ejemplo son los esfenodontes, parientes de los lagartos, cuya variedad polar, muy grande para su grupo, es la única que sobrevive hoy en Nueva Zelanda y es, además, el reptil terrestre capaz de vivir a menor temperatura. Lo mismo parecen decir los anfibios temnospóndilos (de los que hablamos en el capítulo 9), ya que sus últimos representantes (exceptuando a los batracios, si es que son parte de aquel linaje), que sobrevivieron en la Gondwana del Cretácico inferior en zonas del Círculo Polar Antártico, ostentaban los mayores tamaños de su grupo. Es posible que algunos de los grandes dinosaurios hallados en la Patagonia sean en realidad migrantes temporarios antárticos que habían venido "a pasar el invierno".

Mecanismos de orientación

La necesidad de migrar es comprensible y la aparición de las migraciones en múltiples oportunidades también. Pero más complejo es entender cómo se orientan los animales durante la migración y cómo evolucionaron estos sentidos. Muchas aves son migratorias, pero no sólo ellas han dominado el arte de orientarse.

Muchos insectos, peces, anfibios, mamíferos, y otros reptiles también poseen esa capacidad. Sin embargo, las aves son el grupo de animales en el que más se han estudiado las migraciones, debido a lo espectacular y multitudinario de sus movimientos anuales, que involucran a veces a la totalidad de los miembros de la especie. ¿Cómo evolucionó este comportamiento y las herramientas para orientarse?. La mayoría de los instrumentos de orientación de los animales son derivados de los sentidos tradicionales, con algunas adaptaciones específicas. Distintas herramientas de orientación parecen ser comunes a insectos, peces, mamíferos y reptiles (incluyendo a las aves), con distinto grado de percepción y aplicación. Es decir, son herramientas muy antiguas.

Algunas especies de mariposas emprenden un viaje único en la vida, migrando hasta 5.000 km entre México y Canadá y utilizando la luz UV como mecanismo de orientación. Mediante radiotransmisores de 0,3 gramos se ha podido seguir a las libélulas durante sus migraciones y se ha comprobado que las reglas de migración son muy similares a las que utilizan las aves. Esto permite suponer que las capacidades básicas para migrar podrían haberse originado antes del origen de los cordados y su diferenciación del resto de los animales (a los que englobamos bajo el nombre de "invertebrados"), hace más de 550 Ma.

El sensor magnético

Muchas aves siguen migrando sin perder la orientación en días nublados, por lo que se supone que disponen de otra herramienta de orientación. Esta es el magnetismo terrestre, cuya captación no es privativa de las aves, pero si es del que más información se dispone.

El magnetismo terrestre adopta una dirección e intensidad que depende de la posición en la superficie del planeta. Además, existen causas locales que distorsionan el campo magnético terrestre global. La vida animal desarrolló dos mecanismos de detección de este magnetismo. Uno hace uso de partículas de magnetita incorporadas en el cráneo y el otro utiliza una propiedad de los fotodetectores de la retina en el ojo para reaccionar frente al campo magnético.

La magnetita es un material natural formado en un 75% por hierro, es ferromagnético. Es como disponer de

brújulas naturales insertas en el cuerpo. Se sabe que cristales de magnetita están presentes en las abejas, moluscos y palomas. Se han encontrado hasta en bacterias, las cuales pueden así orientarse en el campo magnético. Las palomas tienen en la parte superior del pico pequeños granos de magnetita en dendritas que, dispuestas en una distribución tridimensional, sirven para detectar el magnetismo en los tres ejes.

La amplísima distribución de esta característica entre los seres vivos sugiere que la habilidad para detectar el campo magnético se desarrolló como uno de los primeros detectores sensoriales, pero que se perdió en algunos grupos de animales como los mamíferos.

Sin embargo, existen casos que no encajan en esta explicación. Muchas aves, así como el salmón y las tortugas, no pueden orientarse con el campo magnético terrestre si se les priva del sentido de la vista. Esto pone en evidencia que la detección del campo magnético en estos casos ocurre mediante los ojos, en especial en los fotodetectores de la retina. Es interesante el hecho de que el mismo detector (el criptocromo) que reacciona a la luz, también lo haga ante el magnetismo. Así, estas aves pueden “ver” las líneas de magnetismo terrestre, quizás como una distorsión en la visión convencional dependiendo del ángulo entre la dirección de la mirada y las líneas de campo.

En las aves se ha comprobado que la capacidad de interpretar esta información proveniente de la retina tiene “lateralización”. Es decir, cada hemisferio cerebral responde de diferente forma a la información. El ojo derecho (procesado por el hemisferio izquierdo) tiene una percepción del magnetismo mucho mayor que la del ojo izquierdo. Esto es posible gracias a que la detección del campo magnético no requiere bilateralidad como en el caso de la visión y el oído. La bilateralidad permite una visión tridimensional y la detección de la fuente del sonido, pero en el caso del magnetismo terrestre esto es innecesario.

Más interesante aun es que el criptocromo no solo esta presente en las aves, sino en las moscas y hasta en las plantas. El criptocromo en las moscas es responsable de detectar la luz y gobernar el reloj interno del insecto.

Esto es también cierto en los mamíferos. Así que, sin generalizar, podríamos pensar que ambos mecanismos para la detección del campo magnético están presentes en forma muy dispersa en el reino animal, vegetal y en las bacterias, aunque son usados de distintas formas en la vida natural.

La conducta migratoria

Una mezcla de habilidades innatas y aprendidas se interrelacionan en las migraciones. Existe una capacidad innata para iniciar la migración. Esto se observa porque llegado un momento del año los animales toman actitudes inusuales previas al inicio del viaje como alimentarse sobremanera y acumular grasas que serán usadas como combustible. Pero también hay un aprendizaje, ya que cuando se mueven en grupo, los miembros expertos que han realizado migraciones anteriores, pueden corregir las desviaciones durante el recorrido y obtener mejores resultados.

Los animales sociales toman decisiones individuales que afectan al grupo. Tanto en los bancos de peces como en las bandadas de aves, el grupo debe convenir una ruta a seguir. ¿Cómo lo hacen? ¿Se trata de un promedio “democrático” o de la opinión de un líder?

Cuando se estudió este comportamiento en los peces se encontró que durante movimientos migratorios, muchos miembros conocen la dirección correcta. Sin embargo, durante el comportamiento de alimentación serían liderados por un reducido número de miembros experimentados.

Con las aves, la tecnología GPS miniaturizada ha permitido seguir el vuelo de pares de palomas. Así, se observó que ante rutas similares, el conflicto de preferencias se resolvería mediante un compromiso de ruta intermedia. Sin embargo, si las dos rutas eran muy diferentes, la seleccionada era la de un “líder”. Este tipo de toma de decisiones se complementa con la que hemos analizado en los cardúmenes de peces (capítulo 8).

Todo indica que las decisiones en los animales gregarios emergen de diferentes conflictos. Las palomas parecen responder al conflicto entre “movimiento hacia lo conocido” o “movimiento hacia el compañero”.

Anexo: La evolución en acción

Conducta reproductiva y cuidado parental

Parte II: La complejidad reproductiva de las aves

Este anexo reúne muchos de los interrogantes relacionados con la evolución de la sexualidad, la paternidad y el cuidado parental de las crías. Partiendo de las aves, donde las adaptaciones son complejas pero han sido estudiadas con detalle, se pueden extender algunos aspectos a grupos extintos. Las aves nos muestran hoy aspectos como la construcción de complejos nidos, la ovulación secuencial, la incubación activa, el incremento del tamaño de los huevos, un modo de copulación con ausencia de pene, el cuidado y protección de las crías por largos períodos, etc. Lo que no sabemos es cuántas de estas características estaban ya presentes en otros dinosaurios.

A1. La reproducción por huevos

El sistema reproductor

Casi todos los animales se reproducen sexualmente y en todos los vertebrados el sistema reproductor es muy similar. Solo algunas particularidades rompen con esta monotonía. Por ejemplo, en reptiles arcosaurios vivientes, como las aves y cocodrilos, los testículos y ovarios trabajan en forma estacional. Los testículos de los cocodrilos se agrandan 10 veces en la época de reproducción y los de las aves unas 300 veces.

Además, en las aves sólo el testículo y ovario izquierdo están activos. Esto justifica que pongan un huevo por vez. En cambio, entre los dinosaurios extintos, las evidencias fósiles muestran la postura de dos huevos en forma simultánea, por lo que ambos ovarios debieron funcionar a la vez. Es posible que la reducción del sistema reproductivo de las aves haya sido una de las características que, reduciendo el peso, les haya permitido volar. Fuera del período reproductivo, es ventajoso mantener el menor tamaño posible.

Más allá de las complejas conductas de cortejo que muestran las aves, la cópula es un punto crucial y complejo en tetrápodos donde los brazos están transformados en alas y los órganos reproductivos se hallan en posición ventral.

Dado que en las aves solo los grupos más antiguos (como los patos y las ratites) poseen pene, suponemos que los dinosaurios en general debieron tenerlo. Las

aves modernas lo han perdido y está representado por un pequeño apéndice en la cloaca del macho que no permite una penetración en la hembra, por lo que la cópula se da a través de una aproximación de cloacas.

Esto ha tenido consecuencias mayúsculas en la evolución del comportamiento, donde no existe una cópula forzada y el cuidado de las crías es realizado por la pareja en su conjunto.

En otros reptiles, las opciones son variadas. En saurios y ofidios existen un par de hemipenes carentes de tejido eréctil, que sólo al momento de la cópula salen al exterior quedando ubicados a los lados de la cloaca. En la cópula, solo uno penetra en la cloaca de la hembra.

En quelonios y cocodrilos existe un pene único ubicado en la base de cloaca; es un órgano copulador con cuerpos cavernosos y un surco ventral. Además, en los cocodrilos, existe un músculo que hace retráctil al pene. Es posible que en los dinosaurios no avianos fuera así.

Con respecto al dimorfismo sexual, en las aves es expresado en diferencias de tamaño, ornamentación, colores del plumaje o comportamiento. Sabemos que muchos dinosaurios extintos mostraban dimorfismo sexual. Aunque es posible que la hembra fuera más grande y el macho más pequeño y ligero, los dinosaurios fueron un grupo tan diverso que toda generalización resulta riesgosa.

Tanto el sistema reproductor como la estructura del huevo son muy semejantes en cocodrilos y dinosaurios, incluyendo las aves. El estudio de la cáscara de los huevos fósiles de dinosaurios está entregando abundante información sobre su modo de nacer, su comportamiento y las enfermedades que tenían.

El sexo del embrión

Hay dos elementos que determinan el sexo del embrión: la información que portan sus cromosomas y la temperatura a la que se mantiene al huevo.

En los peces, origen de todas las ramas de vertebrados, existen ambos modos y usan tanto la temperatura como los cromosomas. En serpientes y lagartos el sexo queda determinado por los cromosomas sexuales.

En otros grupos de reptiles, como los cocodrilos y

tortugas, el sexo queda definido por la temperatura de incubación de los huevos. En los cocodrilos, de hecho, si los huevos se desarrollan a temperaturas de 28-30° C se producen hembras, entre 32-34° C se producen machos y entre 30-32° C se tienen ambos sexos por igual.

En mamíferos, aves e insectos son los cromosomas los que determinan el sexo del embrión. En los mamíferos, los espermatozoides (masculinos) contienen cromosomas diferentes (XY), mientras que los ovocitos (femeninos) los tienen idénticos (XX). En la fecundación, se reúne un gen de cada miembro y la pareja de genes puede determinar una hembra (XX) o un macho (XY).

De esto queda claro que los mamíferos somos fundamentalmente hembras y que el aporte del gen mutante Y, es lo que permite la variante "macho". Es por ello que la variante viene dada por el macho. En las aves, la situación es inversa. El macho posee cromosomas sexuales iguales (denominados ZZ) y la hembra tiene cromosomas distintos (ZW). De esta forma, el sexo de la descendencia en las aves lo determina el aporte de la hembra.

Los machos de los mamíferos tienen en el cromosoma Y una centésima parte de la información genética que la del X y, de hecho, mide la tercera parte de su longitud. En las aves los tamaños son variables. Según lo que observamos hoy en las ratites y otras paleognatas, los cromosomas Z y W son casi iguales, lo que se considera la situación ancestral. En las aves más derivadas, el tamaño de ambos cromosomas está bien diferenciado. Así, la evidencia genética sobre el tamaño de los cromosomas en las aves es coherente con otras características morfológicas.

Es de esperarse que los demás dinosaurios hayan tenido cromosomas sexuales de iguales tamaño y que las hembras tuvieran cromosomas distintos como en las aves paleognatas. Además, siendo arcosaurios como los cocodrilos y con la evidencia de los oviraptoros empollando, el desarrollo de los huevos debe haber sido afectado por la temperatura.

En el año 2004 se dio a conocer el genoma completo de la primera ave analizada, *Gallus gallus* (la gallina doméstica). De acuerdo con los resultados, el genoma tiene la tercera parte del tamaño del de un mamífero, debido a que posee menos repeticiones, pseudogenes y segmentos duplicados. Incluye en total entre 20 y 23 mil genes. La alineación que existe en un largo bloque de 70 megabases entre el genoma humano y la gallina, se ha interpretado como un sector compartido que ha permitido calcular la edad de divergencia entre ambos grupos (sinápsidos incluyendo mamíferos y reptiles incluyendo aves) hace 310 Ma, lo que es coherente con la información fósil.

A2. La evolución de la relación sexual

La diversidad y evolución de las conductas son difíciles de analizar, ya que la interpretación de los hechos es más volátil y de difícil prueba, a diferencia de la solidez de la anatomía del sistema reproductor y el mapeo genético. Pero los analizaremos en este anexo.

Grupos reproductores y selección sexual

Aunque la acción reproductiva termine siendo con un espermatozoide fecundando a un óvulo, en el juego del cortejo e incluso la cópula pueden haber involucrados varios machos, varias hembras o sólo uno y una. La cantidad de miembros involucrados en la reproducción se ha clasificado como monogamia, poligamia y promiscuidad. Sin embargo, es importante destacar que la ocurrencia de las mismas se da como distintas estrategias que en general han favorecido la existencia de la especie.

Dentro de la poligamia hablamos de poliginia (un macho con múltiples hembras, común entre los mamíferos) y poliandria (una hembra con varios machos, común entre los insectos).

En las casi 30.000 especies de peces, se han desarrollado prácticamente todas las estrategias sexuales conocidas, incluyendo hermafroditas (ambos sexos) y numerosos casos de reversión sexual, en especial en los peces óseos modernos o teleosteos. Esto suele desencadenarse en respuesta al ambiente social o a la falta de machos. En las anguilas, la mayoría nacen como hembras y luego de varios años de desoves, algunas se hacen machos.

Con respecto al número de individuos que intervienen en el apareamiento, puede darse la monogamia o en muchos casos la promiscuidad, en relación al difundido método de fertilización externa.

En tetrápodos como las aves (con fertilización interna), lo más común es la pareja monogámica. Sin embargo, existen polígamos.

Cada sexo invierte un esfuerzo diferente en la prole. Desde un comienzo, existe una gran diferencia en el costo de producción de un costoso óvulo o huevo y de múltiples y baratos espermatozoides. Pensándolo en términos de costo y beneficio para el organismo (que no es consciente de ello), es ventajoso para el macho aparearse con el mayor número de hembras, a un bajo costo y dejando la mayor cantidad de prole posible. Contrariamente, la hembra seleccionará al mejor macho para aparearse, pues de esta forma engendrará la mejor herencia posible. Mientras el macho mide el éxito reproductivo en cantidad de accesos a las hembras, la hembra lo mide en términos de calidad del macho.

Esta diferencia da lugar al "conflicto de sexos"

que está ampliamente distribuido en la naturaleza. La selección sexual se manifiesta así en dos formas: la competencia entre machos y la selección por la hembra.

La selección sexual se originó en las formas de vida pluricelular y las herramientas a través de las cuales se da, se han diversificado a cada paso de la evolución. Los casos más extremos se encuentran en las aves modernas, con un canto complejo y plumajes exóticos, que resultan incómodos para cualquier otra actividad vital. Es la belleza llevada al extremo.

Mientras que en el 90% de los mamíferos el cuidado parental es por parte de la hembra, en las aves es muy distinto, ya que en el 90% de los casos, se da el cuidado por ambos padres de una pareja monógama.

El costo de crianza en las aves es alto y los medios que dispone la hembra son limitados. Salvo la "leche de buche" (que no es tal) de las palomas, las aves no pueden acumular reservas para producir un alimento elaborado como la leche en los mamíferos, por lo que la colaboración del macho en la alimentación y cuidado de los pichones es fundamental. El trabajo asociado al cuidado de los huevos y las crías no puede ser absorbido solo por la hembra y esto hace que la monogamia sea una conducta ventajosa y, por ello, seleccionada positivamente por la naturaleza en la evolución de las aves.

Para el macho, de hecho, resulta más beneficioso concentrarse en proteger la paternidad con una única hembra que desgastarse en lograr muchos apareamientos exitosos con otras hembras. En economía esto se conoce como el "valor marginal" del nuevo apareamiento. Pensemos en esta forma; "dígame cuantas hembras tiene o cuantos huevos pone y le diré cuanto los valora".

En suma, es evidente que la evolución ha favorecido a la relación monogámica en las aves desde los inicios de la historia del grupo. No sabemos exactamente en qué punto de la evolución de los dinosaurios surgió este comportamiento, pero dada la elevada cantidad de huevos por nido, es posible que muchos tuvieran desoves grupales cuidados por una niñera.

La selección sexual es una fuerza poderosa de la evolución. Aunque la selección natural trabaja mediante la eliminación de los individuos, es mediante la selección sexual donde los premios son más evidentes.

Las aves son un excelente ejemplo de selección sexual y los caracteres sexuales secundarios son indicadores externos de la calidad del esperma del macho o de los huevos que pondrá la hembra. Así que se da una "competición de calidad de esperma".

En las aves, las hembras seleccionan a los machos por el aspecto externo o la forma de cantar. La canción del macho es un indicador del desarrollo cerebral. Aunque los fósiles sugieren que muchos dinosaurios se

comunicaban mediante vocalizaciones de distinto tipo, es posible que las primeras aves tuvieran una comunicación vocal rudimentaria, como la que usan hoy las aves de siringes poco complejas (suboscines). El canto como hoy lo apreciamos tuvo su origen a mediados del Cenozoico, con la dispersión y abundancia de aquellas especies con siringes bien desarrolladas (oscines).

La receptividad de la hembra se pone en evidencia con el temblor de las alas, la elevación de la cola y la cabeza gacha o una llamada característica. Esto se ha transformado en exhibiciones extravagantes y diferencias de tamaño y plumajes entre sexos.

Aún como fósiles, los grupos de dinosaurios extintos nos permiten apreciar caracteres sexuales secundarios, preservados en base a sus diferencias de tamaño, la presencia de crestas en el cráneo o espina dorsal. Las imágenes de dinosaurios con colores son solo una licencia artística que puede confundir las ideas, pero lo cierto es que, considerando la buena vista desarrollada en todo el grupo, no sería raro que muchos dinosaurios desarrollaran, no solo colores miméticos sino también extravagantes, y no solo en la gama de los visibles para nosotros, sino también ultravioletas.

El caso más antiguo conocido de dimorfismo sexual en las aves es el de *Confuciusornis santus*, un ave que vivió en China hace 120 Ma (Fig. 13.14). De los cerca de 1.000 ejemplares colectados tras siete años de excavaciones, cerca de un 10% poseían dos plumas muy largas en la cola. Esto se interpretó como evidencia de dimorfismo sexual y, por la disparidad en la cantidad de miembros, como un caso de poligamia.

Los caracteres sexuales exagerados, sin embargo, no son baratos; tienen un elevado costo en términos de producción y mantenimiento, pero su correlato con el éxito en la reproducción queda demostrado por su permanencia en las poblaciones. La permanencia y diversificación son una prueba del éxito evolutivo.

Las ventajas de la cópula extra-pareja

La mayoría de las aves son socialmente monógamas, pero genéticamente promiscuas (Fig. 13.15). El porcentaje de huevos en un nido que tiene ADN de otro macho depende de la especie, pero normalmente se han reportado valores de entre 5 y 30%. Las relaciones extra-pareja son frecuentes y se han expuesto diversos argumentos que lo explican en términos de ventajas adaptativas. Según algunos autores, con ello la hembra mejora su acceso a los medios de alimentación, en caso de necesidad en el cuidado de las crías; también como una estrategia que mejora la variabilidad genética de la camada de huevos o asegura la fertilización de los huevos (sin importar quién sea el padre en definitiva).

Este último argumento parece ser de bastante importancia. En el caso de *Fulica armillata* (gallareta ligas rojas), el seguimiento por uno de los autores (R. A.) permitió notar que la pareja fracasó en los dos primeros intentos de reproducirse. Cada intento les llevó cerca de dos meses (nidificación, empole, abandono y nueva nidificación), hasta que finalmente en el tercer intento lograron tener dos crías. Las consecuencias sociales para la pareja podrían ser más importantes que asegurar la verdadera paternidad. Las gallaretas forman parejas muy unidas y ambos miembros empollan y crían a la prole. Celosas del territorio, mantienen frecuentes y célebres disputas con los vecinos. Además, muestran hábitos sexuales abiertos y repetidos durante varias horas del día.

Un caso inusual y notorio se observa en el análisis de paternidad del cisne negro (*Cygnus atratus*), que permitió conocer que existía más del 15% de crías extra-pareja. Los cisnes machos son extremadamente protectores de las hembras, lo que impediría la promiscuidad. De todas formas los hábitos de acoplamiento de estas aves son reservados y resulta difícil supervisar el acoplamiento en la naturaleza. Para investigarlos se están usando nuevas técnicas que superan a la simple observación. Se trata de marcar los cisnes con microchip unido a las plumas de la cola. En la cópula el microchip de la hembra detecta el del macho y memoriza la identidad y momento de la cópula.

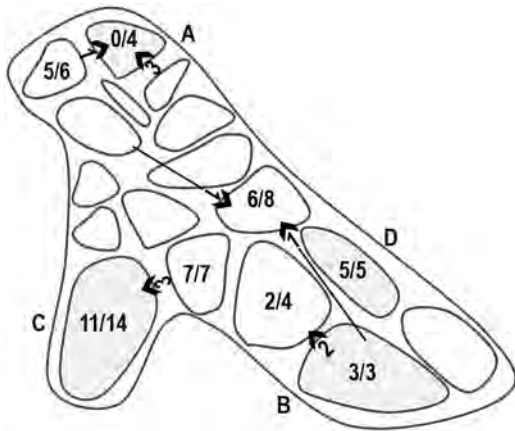
Una hipótesis sugiere que la estrategia de cópulas extra-pareja depende de la calidad de la pareja. Las hembras apareadas con machos de baja calidad mejoran la calidad genética de sus crías con otros machos. En tanto, las apareadas con machos de alta calidad toman un seguro contra la infertilidad temporal del macho debido a que estos tienen muchas oportunidades para aparearse con otras hembras. En el interior de una población, las hembras pueden seguir estrategias extra-pareja diferentes obteniendo distintos beneficios.

A lo largo de la evolución en la conducta de las aves, distintos caminos las llevaron a diversas alternativas

13.14. *Confuciusornis sanctus* es un ave de China con 120 Ma de antigüedad. Teniendo en cuenta la diversidad de las plumas en la cola se ha sugerido que se trata de un caso de dimorfismo sexual y por la disparidad de miembros de un caso de poligamia. Se han encontrado restos de peces junto a los especímenes (quizás una egagrópila expulsada luego de la muerte), lo cual sugiere el tipo de alimentación. Pero por la forma del pico (sin dientes) se supone una alimentación omnívora (principalmente herbívora).



Confuciusornis sanctus (MMCH)



13.15. Resultados del estudio de ADN en un área de cría de tordos (*Agelaius phoeniceus*) en Canadá. Se muestra el área de cría distribuida por nidos. En A se lograron 4 crías, pero el ADN paterno proviene todos de los nidos vecinos. En B se obtuvieron 3 crías, todas del macho local, el cual también contribuyó con dos crías en un nido vecino. En C la tasa de éxitos fue la más alta pero con aportes externos (3 de los 14). En D todas las crías pertenecen al macho local, el cual no mantuvo contactos externos.

que incluyen la monogamia (con los beneficios en la crianza de ambos padres) e introducen, a la vez, las ventajas provenientes de las relaciones promiscuas. Esta conducta está muy distribuida en los diferentes órdenes de aves, así que puede suponerse que es bastante antigua. Es posible que este comportamiento existiera ya en varios linajes de terópodos; aunque en los dinosaurios no-avianos la necesidad del cuidado parental junto con la pareja era seguramente menor.

Las cópulas forzadas

Entre las aves, solo se dan en las formas más afines a las primeras aves, como los paleognatos (como el ñandú) y los anátidos (los patos, gansos y cisnes). Coincidentemente, son estas las únicas aves que presentan un órgano intromitente (utilizado para la penetración).

Mientras que aquellas especies donde el macho posee pene son más proclives a copular sin la cooperación de la hembra, en el resto de las aves, la copulación forzada es rara. Al no disponer de pene, los machos requieren de la cooperación de la hembra para el pasaje del semen entre las cloacas.

De hecho, en el 98% de las especies de aves la

hembra debe cooperar acomodando la cloaca para que se produzca el "beso de cloacas". Si mediante una cópula forzada se depositara semen en la cloaca, la hembra aun podría utilizar los músculos cloacales para expulsar el semen. Estos músculos son los mismos que usan para evacuar los desechos. Además, la hembra tiene el poder de almacenar el semen a lo largo del conducto que lo lleva hasta el ovario. Se ha sugerido que esta funcionalidad fue utilizada originalmente como un mecanismo que permitía expulsar el semen en caso de violación. En las aves actuales, es utilizado para el acopio y dosificación (un apareamiento aporta semen suficiente para la inseminación de varios huevos diarios sucesivos). En las aves, tanto las características de los órganos sexuales como la conducta de apareamiento ponen a la fertilización bajo el control de la hembra. Es posible que esta particularidad haya surgido en las aves, y no existiera en otros dinosaurios.

En el caso de los anátidos (como los patos) el pene es un instrumento útil en el acoplamiento. El oviducto de los mismos, es también muy elaborado y, a diferencia de la mayoría de las aves, donde el oviducto es un tubo muy simple, en los anátidos tiene sacos y espirales. Así, aunque un pene mayor pudiera penetrar en el oviducto, apenas podría progresar más allá de los sacos del punto de inicio, y un pene más grande no tendría beneficios en la reproducción. Comparando oviductos y penes de distintas especies, encontramos que los penes más largos se corresponden con oviductos más elaborados.

Existe en ellos una co-evolución, donde la selección sexual lleva preponderancia sobre la fuerza de la copulación forzada.

Difiriendo, en la mayoría de las aves los cambios se han manifestado en el sentido inverso, produciendo un "proceso de desarme total" entre sexos. ¿Cómo se produjo esto?

Al menos dos hipótesis intentan responder esta pregunta. La denominada hipótesis de Dialéctica Sexual indica que los cambios se realizaron en relación a las fuerzas en oposición ante un conflicto. Los sexos se enfrentan a otros problemas que deben resolver para sobrevivir y reproducirse. Por ejemplo, cuando una hembra selecciona a un macho y desprecia a otro, genera en este último un conflicto que podría ser solucionado por vía de la coerción agresiva o la manipulación de las limitaciones (por ejemplo, restringiendo el acceso a un territorio). Entonces, es el macho despedido quien enfrenta ahora a la hembra, y el conflicto podría ser solucionado mediante una relación extra-pareja como medio de obtener favores a cambio de sexo.

Otra hipótesis (llamada Code) señala que la cópula forzada creaba un ambiente peligroso para las hembras.

Esto benefició la evolución de una relación monogámica, donde la hembra negocia el acceso sexual y social a cambio de protección.

A3. El cuidado parental

La evolución del cuidado

Se entiende por cuidado parental a todo lo que ocurre desde la formación del nido, incluyendo el cuidado de los huevos y la crianza de los jóvenes. El cuidado parental posee una fase prenatal (cuidado e incubación de los huevos o nutrición mediante la placenta) y postnatal (provisión de comida y protección durante el crecimiento).

La reproducción sexual tiene una carga de tiempo dedicado al cuidado de los huevos y crías. En biología evolutiva, la inversión paternal representa todo tiempo o energía que beneficia a la descendencia y que tiene un costo para los padres. A cambio éstos obtienen un beneficio en términos de éxito de descendencia que sobrevive.

Así, existe una contradicción de beneficios en el conflicto entre padres e hijos y el cuidado parental existirá cuando los beneficios sean mayores que los costos. Los costos se pagan en términos de pérdida de oportunidades para reproducirse nuevamente y el aumento de los riesgos en la pérdida de adultos reproductivos. Cuando se realiza el empolle o se cuida de las crías jóvenes, los adultos se encuentran retenidos y no pueden huir ante un predador o un desastre natural. Un ejemplo conocido es el ya mencionado de "Big Mama" (Fig. 12.21), un dinosaurio ovirraptor que por no abandonar su nido fue sepultado por una tormenta de arena. Entre los impulsos de huida y de cuidado, normalmente gana el de permanencia.

Aunque como dijimos es difícil establecer normas en la increíble diversidad de los dinosaurios, es posible que las primeras aves tuvieran varias características que permanecieron durante los últimos 150 Ma.

Tomando como punto de partida la descripción realizada sobre los dinosaurios (anexo al capítulo 12), podemos identificar las siguientes características:

- Las primeras aves anidaban en el terreno y generalmente cubrían los huevos con el cuerpo transfiriéndoles temperatura y llevándola a más de 36° C. Esto ocurría en varios tipos de dinosaurios no-avianos como los mencionados ovirraptores, ornitópodos como *Orodromaeus* y troodontidos. Otros dinosaurios tenían nidos en el terreno a los cuales no atendían. No obstante, por la falta de ejemplos preservados, desconocemos cuantos tipos de dinosaurios anidaban en los árboles. En las aves, se observa

una alta complejidad creciente en las estrategias de nidificación, desde nidos en el piso hasta complejos nidos en árboles. En la medida que nos internamos por las ramas más pequeñas del cladograma de las aves (y a la vez nos acercamos al presente) se encuentran nidos más elaborados, lo cual no significa que las viejas y efectivas estrategias hayan dejado de usarse.

- Las aves, como seguramente muchos otros dinosaurios de pequeños a mediano tamaño, aprovechan la cobertura de plumas para transferir y mantener el calor en los huevos. Lo hacen con el plumaje propio y con plumas sueltas que hallan en la zona. Las aves desarrollaron un parche en el abdomen donde la alta circulación sanguínea transfiere el calor a los huevos. Algunos dinosaurios terópodos tenían una postura de empolle, aunque no se sabe si poseían parches como esos. En las aves más modernas el empolle es realizado por ambos miembros de la pareja.
- Las aves rotan el huevo en forma rutinaria manteniendo la temperatura uniforme en el huevo e impidiendo que el embrión se pegue a la cáscara. Sabemos que muchos dinosaurios no lo hacían.
- Con respecto al desarrollo de los pichones, se observa una tendencia negativa en las crías al nacer. En las aves sobrevivientes de linajes más antiguos (y en los dinosaurios no-avianos) las crías son precoces, es decir, con elevada independencia al nacer. La mayoría de los grupos de aves modernas muestra crías altriciales, que requieren de un gran cuidado parental. Las crías de los Passeriformes, de hecho, necesitan de un cuidado parental prolongado ya que nacen sin plumas y con los ojos cerrados. Es posible que esto se relacione con que los pájaros adultos representan, de por sí, la retención de características juveniles de otras aves. Un caso similar se observa en los mamíferos, especialmente en los marsupiales y en los primates (anexo al capítulo 14).
- Las pérdidas en número de crías fueron disminuyendo. Mientras que los nidos de dinosaurios tenían decenas de huevos y las primeras aves (como los patos) llegan a una decena, las aves más recientes, en cambio, ponen sólo unos pocos huevos (en algunos casos solo uno o dos por temporada). Teniendo en cuenta que la población se mantiene estable, es de suponer que las pérdidas de crías son menores en las aves que muestran cuidado parental prolongado. Menor cantidad de huevos, a la vez, implican mejores cuidados.
- Si se analiza la estrategia de vuelo, se observa que las aves más similares a las originales (basales)

muestran poca maniobrabilidad y movimiento en áreas abiertas (patos), mientras que las de linajes más modernos muestran un gran dominio del vuelo de precisión en el interior de la vegetación. La vida de las aves en la espesura puede haber surgido como un desarrollo tardío, lo que concuerda con la hipótesis cursorial del vuelo a partir de una extensión de la carrera.

Las hormonas y la conducta sexual

El individuo haploide (n), reducido en los tetrápodos a las gónadas (ovarios y testículos) genera, como hormonas sexuales, estrógenos en la hembra y andrógenos en el macho (testosterona). Actúan sobre el individuo diploide (2n), siendo responsables del desarrollo de los caracteres secundarios y de los ligados a la reproducción (el tamaño de las gónadas en distintas épocas del año). Están presentes en ambos sexos, pero en distinta proporción.

El estrógeno y la testosterona tienen casi la misma estructura química de anillos (lo que señala un origen común), pero los resultados en ambos sexos son diferentes. Las hormonas son moléculas muy antiguas (ver capítulo 8).

La acción combinada de hormonas puede ofrecer resultados sinérgicos o antagónicos. El balance de testosterona y progesterona en los machos tiene resultados antagónicos. El exceso de testosterona vuelve agresivos a los machos al inicio del ciclo reproductivo. El nivel alto de testosterona no solo hace a los machos más agresivos, también mejora los caracteres sexuales secundarios, hipertrofia la musculatura y estimula la espermatogénesis. Sin embargo, la acción prolongada de altos niveles de testosterona tiene altos costos energéticos, incrementando las heridas y mortalidad,

interfiriendo el comportamiento como padre y hasta con efectos oncogénicos, favoreciendo la formación de cánceres. Sorprendentemente, un incremento en la progesterona hará que el mismo macho colabore en el cuidado de las crías.

Otra hormona interesante para la conducta es la epinefrina. Es liberada por las glándulas suprarrenales (formadas de la parte superior del riñón) y desencadena respuestas de lucha o huida. Cuando actúa sobre los receptores del corazón aumenta la velocidad de los latidos, mientras que en el hígado produce la interrupción de la digestión por restricción de la circulación de sangre, y aumenta la circulación en los músculos para la huida o lucha. En el tejido adiposo favorece la degradación de las grasas obteniendo energía "en moneda chica".

La epinefrina prepara todo para la reacción, el cerebro decidirá que hacer mediante el sistema nervioso. La vida media de la epinefrina en la sangre es de 1 a 3 minutos, lo cual es un tiempo corto para una hormona y presagia su aplicación en situaciones donde se requiere una respuesta violenta.

El comportamiento parental en las aves está bajo el influjo de la hormona oxitocina en las hembras y la vasopresina en los machos. Ambas son sustancias antiguas que derivan de la vasotocina que es la hormona sexual disponible en los anfibios. La diferencia es de solo un aminoácido, lo que ayuda a probar lo estable de la estructura química de las hormonas. La oxitocina en el cerebro de un ave hembra la prepara para ser una buena madre y la vasopresina en los machos para permanecer junto a la hembra. Por eso se la llama la "hormona de la monogamia". Lo cierto es que la pareja es más unida con altos niveles de esta hormona.

Cincuenta millones de años antes de que surgieran los dinosaurios, los primeros sinápsidos, el grupo de animales entre los cuales nos hallamos los mamíferos, tuvieron su momento de gloria. Cómo exitosos exponentes entre los tetrápodos de fines de la Era Paleozoica, se esparcieron por el mundo incluyendo formas herbívoras y carnívoras, gigantes y pequeñas, y también arborícolas, terrestres y subterráneas. Sin embargo, la extinción permo-triásica los dejó mal parados y entre los sobrevivientes de la nueva generación de tetrápodos, el grupo de los arcosaurios poseía sobradas ventajas para sobrevivir en un mundo devastado. Así, aunque superaron la mayor de las extinciones, los ancestros de los mamíferos resignaron el dominio de los ecosistemas terrestres a manos de los arcosaurios, entre los que se destacarían luego los dinosaurios. Hace unos 220 Ma, los sinápsidos recibieron su golpe de gracia y sólo sobrevivieron algunas de las formas enanas subterráneas: los primeros mamíferos. Sin embargo, bajo tierra también se evoluciona y hace unos 120 Ma, (según el reloj molecular) comenzó una explosiva diversificación en los mamíferos que, luego de la extinción en masa de hace 65 Ma, les permitiría expandirse y ocupar la mayor parte de los hábitats terrestres.

14

Una segunda oportunidad para los mamíferos

1. Dos olas de diversificación

1.1. La primera oportunidad

En el Capítulo 10 vimos cómo en el Carbonífero (320 Ma) los primeros amniotas se escindieron del tronco de los anfibios mediante un cúmulo de nuevas características que incluían el huevo amniota (el embrión se encuentra en líquido y protegido por tres membranas), cráneos altos y de bóveda voluminosa, conectados a las vértebras por un único y pequeño proceso occipital (cóndilo), sin la muesca que caracterizaba la región ótica en anfibios, con los huesos de la parte posterior del cráneo escondidos, una ocasional heterodoncia (dientes de distinto tamaño), un paladar con vacuidades pequeñas, un cuello largo y flexible, costillas ligeras e implicadas en la respiración, pulmones complejos y piel queratinizada. Luego se irían incorporando otros cambios en algunos linajes. En el de los sinápsidos aparecieron altos ritmos metabólicos, un mejoramiento de la audición y aumento del volumen cerebral. Por el contrario, los reptiles apostaron todo a la locomoción y la vista.

Entre el Carbonífero y Pérmico, se diversificaron distintos linajes de sinápsidos, caracterizados por presentar una única ventana a cada lado del cráneo, detrás del ojo, por donde se da el paso de la musculatura de masticación.

Estos animales dominaron los ambientes terrestres desarrollando algunas formas herbívoras como los dinocéfalos y luego los dicinodontes (de gran porte y temibles colmillos defensivos) y otras carnívoras como los gorgonopsios (gigantescos predadores de colmillos

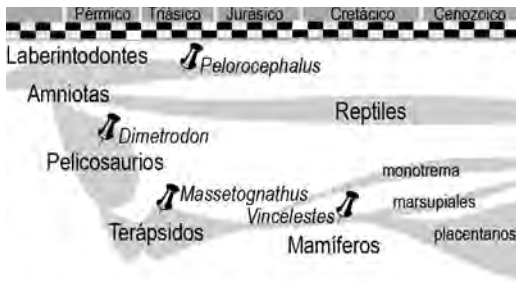
de sable) y los cinodontes (en general más pequeños, que incluyen a nuestra estirpe). A la vez, mientras unas pasaban su vida en tierra firme y otras en pantanos, no faltaban las que desarrollaron adaptaciones que les permitían vivir bajo tierra, para lo cual sus poderosos caninos eran útiles herramientas de excavación.

Los primeros sinápsidos de gran tamaño fueron los pelicosaurios, (como *Dimetrodon*), que mostraban ya una diferenciación entre distintos tipos de dientes y una cierta dependencia del control térmico (homeotermia), como lo muestran las grandes velas que llevaban en la espalda (Fig. 10.3). Estas velas eran portadas tanto por las formas carnívoras como por herbívoros de menor tamaño como *Edaphosaurus*.

A lo largo de aquellos dorados años carboníferos y pérmicos, los reptiles no perdieron el tiempo y tuvieron lugar distintos linajes. El más famoso es el de los arcosaurios, del que ya hemos hablado y que originó formas variadas y que llegarían a nuestros días, incluyendo a los colibríes y los cocodrilos.

Pero volviendo a nuestros ancestros, tras aquellos primeros sinápsidos pelicosaurios se originaron los terápsidos, sucesores en una nueva radiación (Fig. 14.1). Así como en los reptiles se está descubriendo que las plumas son mucho más antiguas de lo que se pensaba, hoy sabemos que el pelo surgió muy tempranamente en nuestro grupo y estaba ya presente entre aquellos terápsidos. El pelo fue útil como aislante contra los contrastes térmicos externos y capaz de mantener la temperatura relativamente constante (homeotermia, de nuevo).

A la vez, algunas de aquellas formas tenían cierto desarrollo de la audición que heredarán los mamíferos.



14.1. La sucesión de grupos emparentados con los mamíferos (sinápsidos) a lo largo de 320 Ma.

Se especula que también podrían tener glándulas que producían leche. Estas glándulas mamarias, modificaciones de glándulas sebáceas, son una de las características más llamativas de los mamíferos, y su utilización como una vianda portátil con la que alimentar a las crías, pudo constituir una diferencia de peso en la supervivencia ante catástrofes naturales.

Cuando tuvo lugar la extinción permo-triásica, causante de la desaparición del 90% de los animales terrestres, tanto los sinápsidos como los reptiles sobrevivieron, pero los primeros no quedaron bien parados.

Los reptiles disponían de muchas herramientas que, antes casi inútiles, les permitían ahora una envidiable independencia del agua. Estas incluyen la excreción de sales y desechos metabólicos sin gastar demasiada agua, lo que era ideal para zonas áridas como las que comenzaron a abundar luego de la gran catástrofe, signada por las tormentas de ceniza volcánica y los derrames de lavas que generaban inhóspitos desiertos en el supercontinente de Pangea.

Entre los arcosaurios, la selección natural rápidamente permitió la supervivencia de aquellos cuya altura los mantenía lejos de la refracción sofocante del piso, es decir, los que desarrollaron miembros largos o una postura digitígrada.

La selección ambiental se ve con claridad en la presencia de varios linajes, como los crocodiliformes y los dinosauriomorfos, que desarrollaron características comparables, que los aislaban o los alejaban de la radiación solar y su reflejo en el piso.

Todo esto dejó en desventaja a los sinápsidos y el mundo, luego de la extinción, quedó repartido entre ambos grupos a lo largo del Triásico.

A principios del período Triásico, pocos de los grupos de terápsidos que habían sido exitosos en el Pérmico seguían en pie.

De sus más grandes exponentes, gigantes herbívoros provistos de cuernos conocidos como dinocéfalos y sus correspondientes carnívoros, los gorgonopsios, nada

quedaba. En cambio, sobrevivían dos grupos principales de terápsidos: los cinodontes y los dicinodontes. Los últimos, eran sinápsidos medianos a grandes como *Dinodontosaurus* que se movían como fuertes bestias herbívoras (Fig. 10.11). Vivían en grandes rebaños mientras minúsculos pero ágiles dinosauriformes se movían a otra velocidad como gorriones peleando por una migaja.

Entre los dicinodontes más conocidos se halla el pequeño *Lystrosaurus*, de no más de un metro de longitud, cuyos restos fueron hallados en capas del Triásico inferior y ha sido utilizado como fósil guía (ver figura 2.3 del capítulo 2).

El otro grupo de terápsidos, el de los cinodontes, tal vez pueda considerarse como uno de los más importantes ya que sus integrantes llegan a la actualidad como nosotros, los mamíferos.

Los cinodontes fueron un grupo prolífico durante el Triásico, y entre sus primeros exponentes había formas pequeñas que se alimentaban de insectos como *Thrinaxodon*, otros más grandes y carnívoros, como los cinognatos y un amplio grupo de herbívoros, los gonfodontes.

Entre los gonfodontes, suelen incluirse a tres grupos de los cuales uno, el de los traversodóntidos, forma una parte importante de los descubrimientos hechos por el paleontólogo norteamericano Alfred S. Romer a fines de la década de 1950 a 1960 en el noroeste de la Argentina. El más frecuente de los traversodóntidos es *Massetognathus*, un pequeño cinodonte no muy lejano a la rama de cinodontes que dió origen a los mamíferos (Fig. 10.11). Su visión limitada y sus miembros plantígrados en una postura ancha, distaban mucho de las habilidades locomotoras adquiridas durante el empuje de los arcosaurios. Sin embargo, la audición y la masticación, serían sus mejores cartas.

Como otra característica, la reducción marcada de costillas en la zona lumbar parecen indicar la presencia de un diafragma, del tipo que contribuye hoy a la respiración en los mamíferos.

Los traversodontes serían aún importantes en una etapa más tardía, y en Ischigualasto se hallan representados por *Exaeretodon*.

No todos los cinodontes eran grandes, ni siquiera medianos. Un grupo particular, los probainognatos, incluía a varios cinodontes de tamaño moderado: los chiniquodontes (carnívoros del tamaño de un perro, que vivieron en Brasil y Argentina a mediados del Triásico), los tritylodontes (pequeños herbívoros cavadores principalmente sudafricanos), los ictiosaurios (pequeños insectívoros de gran heterodoncia hallados en Brasil, Argentina, Sudáfrica y Norteamérica) y los mamaliaformes, el grupo que incluye a los mamíferos. De entre

aquellos pequeños terápsidos, en *Probainognathus* pueden verse algunas características que heredarían los primeros mamíferos. De hecho, se piensa que los mamíferos se habrían originado a partir de la preservación en los adultos de características de las crías de los ancestros. Así, el surgimiento de los mamíferos respondería a un retardo en la maduración (es decir, heterocronías).

El grupo de cinodontes probainognatos considerado como más cercano a los mamaliaformes es el de los ictidosaurios, de pequeño tamaño y dientes procumbentes cuyos mejores exponentes sean tal vez *Chalimnia*, del Triásico superior de La Rioja, y los increíbles hallazgos realizados por el paleontólogo José Bonaparte en Rio Grande do Sul, Brasil.

Entre ellos, se hallan varios representantes de los ictidosaurios, que han sido integrados en varias familias: los brasilodóntidos (insectívoros de apenas 12 cm), los therioherpetónidos (cuyos molares superiores son angostos y con un ángulo más pronunciado hacia atrás), y los tritheledóntidos (carnívoros a insectívoros de fines del Triásico y principios del Jurásico). Lo interesante de ellas es que presentan muchos caracteres que, vistos separadamente, podrían ser fácilmente atribuibles a mamíferos, como la presencia de un paladar secundario; dientes diferenciados en incisivos, caninos y molariformes; reducción de los huesos posteriores de la mandíbula y, en algunos casos, relacionados a la audición; elevación de la postura con una posición erecta de los miembros (parasagital) e indicios de endotermia.

De los sinápsidos de mediados del Triásico que convivieron con los dinosaurios de Ischigualasto, sólo sobrevivirían algunas formas enanas subterráneas que luego darían origen a los primeros mamíferos. Los primeros mamíferos, auténticos sobrevivientes de un linaje extinto (el de la rama carnívora de los cinodontes), sobrevivieron como formas subterráneas y tímidas.

Con ojos pequeños pero un sistema auditivo y olfativo bien desarrollado, los primeros mamíferos aprovecharon la vida nocturna y cavadora, alimentándose de insectos y otros invertebrados. Seguramente, cubiertos de pelo, poseían cierto control de la temperatura, que sería tal vez más baja que en los mamíferos actuales.

La primera etapa de la existencia de los mamíferos fue signada por el mantenimiento de esas características. Cualquier mutación o cambio que conllevara un aumento de tamaño o preferencias por actividades diurnas serían cercenadas por los dominantes dinosaurios. Sin embargo, hubo honrosas excepciones, como *Fruitafossor*, similar a un armadillo, *Repenomanus*, similar a un perro, *Volaticotherium*, similar a una ardilla voladora y *Castorocauda*, similar a un castor.

Castorocauda lutrasmilis (Fig. 14.2). Este cinodonte

pertenece al grupo de los docodontes, muy cercanos a los mamíferos. Sin embargo, no es ninguna forma "intermedia", sino un mamaliaforme muy especializado de casi 50 cm de largo y más de 1 kg de peso, que vivió hace 164 Ma en Mongolia Interior. *Castorocauda* era semiacuático y poseía abundante pelo (que se ha preservado como impronta), dedos palmeados que mejoraban su natación, patas capaces de excavar con habilidad y una cola ancha y aplanada similar a la de los castores que le ha valido el nombre. Su dentadura le permitía trozar peces con facilidad. Estaba formada por dientes recurvados y de tres puntas, como los de algunos lobos marinos, que facilitan la captura de peces.

Primeros mamíferos

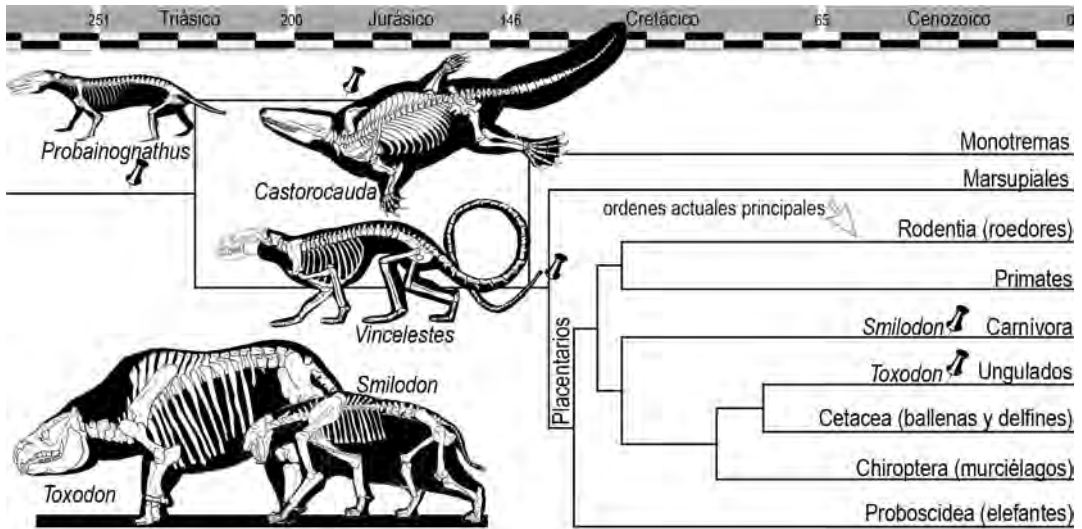
La aparición del primer mamífero como hijo mutado de un cinodonte mamaliaforme fue, en efecto, un evento casi instantáneo. Sin embargo, nunca hallaremos a ese fósil. Estaremos felices de hallar a algún representante de las miles de especies relacionadas a los primeros mamíferos, y podremos coronarlo como el mamífero más semejante al primero, si reconocemos en su anatomía a esos caracteres novedosos que consideramos como propios de los mamíferos.

Sin embargo, lo cierto es que no solo hubo miles de especies de "primeros mamíferos", sino que también hubo miles de especies de mamaliaformes que, sin serlo, estaban muy cercanamente emparentados a los mamíferos y tenían muchas (aunque no todas) de sus características distintivas.

Algunos poseerán un paladar secundario, otros una dentición especial y otros un oído medio con huesecillos migrados desde la parte posterior de la mandíbula, por lo que la articulación, en lugar de ser entre el hueso *cuadrado* (craneano) y el hueso *articular* (mandibular), será entre el hueso *escamoso* (craneano) y el hueso *dentario* (mandibular).

Entre los primeros mamíferos surgieron rápidamente notables adaptaciones que les permitieron colonizar muchos modos de vida. Aunque se pensaba que todos se habían limitado a ser pequeños animales terrestres generalizados, capaces de alimentarse de cualquier cosa, la realidad superó con creces nuestras sospechas de diversificación ecológica. Buenos ejemplos son el docodonte nadador y piscívoro *Castorocauda*; el semiacuático *Haldanodon*; los gobiconodóntidos y *Sinoconodon*, carnívoros a carroñeros; el excavador *Fruitafossor*, de alimentación insectívora; los hábitos trepadores de los primeros terios (euterios y metaterios); y planeadores como *Volaticotherium*.

Fruitafossor windscheffeli. Este mamífero fósil del Jurásico superior de Colorado, Estados Unidos, tiene



14.2. La evolución de los mamíferos modernos. A partir de un grupo de terápsidos y tras formas exitosas como el docodonte acuático *Castorocauda*, los mamíferos se originaron hace unos 220 Ma. Al principio fueron miembros poco relevantes de los ecosistemas terrestres hasta que hace entre 130 y 100 Ma (de acuerdo con el reloj molecular) comenzaron la diversificación que observamos hoy día. Los monotremas pertenecen a un grupo estrictamente meridional mientras que los terios (marsupiales y placentarios) tienen un origen septentrional, aquí ejemplificado con la fauna pampeana del Cenozoico.

dientes muy similares a los de los armadillos (mulitas, peludos) y los tubulidentados (cerdo hormiguero u oricterótopo). Son tubulares y carentes de esmalte, muy diferentes de los resistentes dientes de los insectívoros. Estos dientes poseían una “raíz abierta”; es decir, que seguían creciendo casi toda la vida, a medida que se desgastaban, como los de los roedores. A la vez, sus fuertes brazos indican una especialización en la excavación. Increíblemente, como otra inesperada convergencia, las vértebras lumbares muestran las mismas trabas accesorias entre vértebras (conocidas como articulaciones xenartrales) que poseen los xenartros o edentados (armadillos y perezosos).

Fruitafossor se halla entre los primeros mamíferos, pero se puede ver, nuevamente, que no se trata de otra forma “intermedia” sino de una especie altamente derivada que desarrolló convergencias con los placentarios xenartros, un grupo del que se encuentra muy lejos de *Fruitafossor* en el árbol familiar, mostrando la existencia de una zona adaptativa desconocida para los mamíferos tempranos.

Repenomamus robustus. Este mamífero del Cretácico inferior de China es el mayor mamífero mesozoico conocido. Perteneció al grupo de los triconodontes y es el único del que se sabe que depredó certeramente

a crías de dinosaurios, tal como lo demuestra un joven espécimen de *Psittacosaurus* preservado en su estómago. Seguramente debió ser oportunista o nocturno ya que como apoyaba toda la planta del pie (plantígrado), como nosotros y los osos, y por sus patas cortas, no era un corredor apto para escapar de la persecución de los dinosaurios. No obstante, debió repeler los ataques de algunos dinosaurios con sus exhibiciones de pequeño cascarrabias, como lo hacen hoy los glotones (*Gulo*) y el diablo de Tasmania (*Sarcophilus*).

Volaticotherium antiquum. Siguiendo con un muestrario de mamíferos mesozoicos inesperados, se destaca uno de hábitos planeadores. Fue hallado en Daohugou, Mongolia Interior, parte de China. Aunque superficialmente semejante a una ardilla voladora, o mejor a un petauro australiano, no se encuentra emparentado con ningún mamífero viviente. Los volaticoterios se hallan entre los primeros mamíferos y se relacionan a los triconodontes. De hecho, a un grupo muy especial de ellos, con dientes en forma de gancho, tal vez aptos para la pesca, que incluye a *Argentoconodon*, del Jurásico de Cerro Córdor, Patagonia, e *Ichthyoconodon*, del Cretácico inferior de Marruecos. ¿Fueron todos ellos mamíferos voladores? Aunque solo en *Volaticotherium* se ha preservado un patagio velludo –pliegue extendido

entre las patas y la cola— similar al de las ardillas voladoras, es muy posible que todos ellos lo tuvieran.

Hasta donde sabíamos, la diversificación explosiva de los mamíferos no se abriría al mundo sino tras la extinción masiva ocurrida hace 65 Ma. Al quedar libres muchas zonas adaptativas, los mamíferos las ocuparían o, al menos, harían esto más visiblemente.

Pero estos ejemplos nos muestran que su ADN seguía en movimiento, siempre probando formas novedosas. Hasta aquí resumimos y extendimos una historia ya esbozada en el capítulo 10. Aquella fue la primera oportunidad que tuvieron los mamíferos para dominar los biomas en el planeta.

1.2. La segunda oportunidad

De acuerdo con el reloj molecular, los mamíferos modernos iniciaron su divergencia a partir de un grupo de terápsidos cinodontes en miniatura hace unos 200 Ma, pero la gran radiación tuvo lugar hace poco más de 100 Ma (Fig. 14.2). A lo largo de esos primeros 100 Ma los grupos de mamíferos quedaron separados según linajes característicos para el supercontinente de Laurasia y el de Gondwana.

Mayormente, se trataba de especies pequeñas de mamíferos mesozoicos que vivieron junto con los dinosaurios. Durante ese nada despreciable lapso de 100 Ma, la diversificación siguió y el aislamiento de los grupos de genes en poblaciones separadas continuó dando origen a nuevas especies. Sin embargo, como un común denominador a todos ellos, sus costumbres debieron ser nocturnas y mayormente insectívoras. Para ser capaces de afrontar la vida nocturna debieron estar provistos de un buen control térmico y podían alimentarse de insectos, gracias a una dentición adecuada, capaz de romper un exoesqueleto quitinoso. Una alimentación de este tipo y en la cantidad que la requieren organismos homeotermos de alta temperatura como estos mamíferos debe ser acorde también al desarrollo en los lóbulos cerebrales que controlan el oído y el olfato.

Paralelamente, la vida nocturna ejerció una presión negativa o neutra sobre la visión a color que, acompañada con un retardo en su desarrollo, ya no recuperaron completamente.

De aquellos mamíferos mesozoicos, hoy sobreviven dos linajes: uno del sur, los monotremas, únicos representantes vivientes de los australosfénidos, un grupo endémico del hemisferio sur, de dentición originalmente compleja, y uno del norte: los terios, compuestos por dos subgrupos, los metaterios (marsupiales) y los euterios (placentarios), originados en el hemisferio norte.

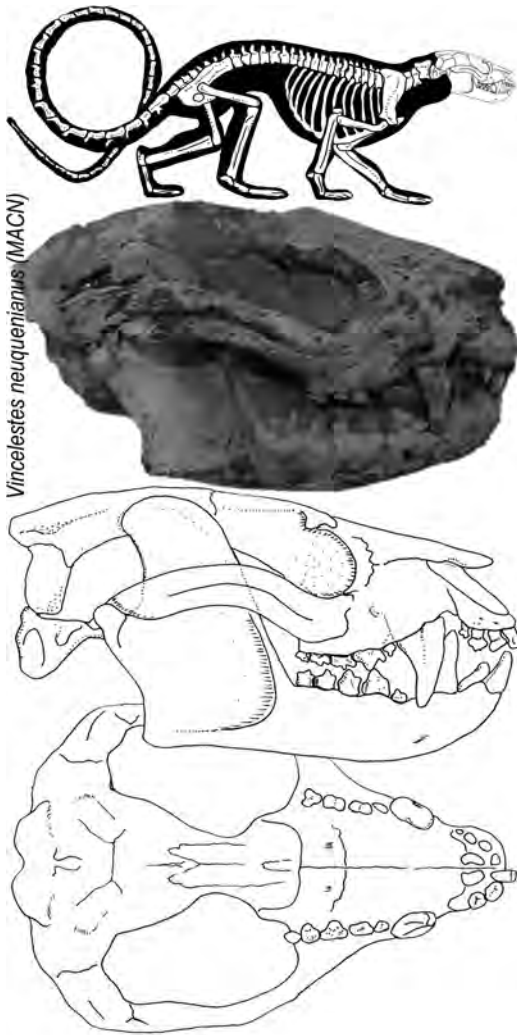
De estos linajes, los que han preservado una mayor cantidad de características similares a las de los mamíferos mesozoicos son los monotremas, lo cual no significa que sean especialmente “primitivos”. Al contrario, los australosfénidos desarrollaron molares de corte y machaque simultáneo (tribosfénicos) en forma convergente a los verdaderos mamíferos tribosfénicos, hoy representados por los terios. Otras características derivadas en los australosfénidos que se aprecian en los actuales monotremas incluyen una marcada pérdida de dientes, la presencia de un pico con sensores electromagnéticos y un espolón con veneno. Entre las características retenidas compartidas con linajes más antiguos se encuentran la postura de huevos y un corazón de tres cavidades con separación parcial en cuatro.

Los mamíferos presentan tres huesos que, originados como la parte posterior de la mandíbula (huesos postdentarios), se han incorporado al oído medio y que, adecuadamente relacionados a musculatura, se mueven reproduciendo las vibraciones transmitidas por el sonido y haciendo llegar esa información por el octavo nervio craneano hasta el cerebro mediante canales rellenos de fluido en el oído interno (ver Apartado 3.5 del Cap. 10). En sinápsidos más tempranos y otros amniotas, aquellos huesecillos eran los huesos de la parte posterior de la mandíbula (postdentarios).

En los monotremas se comprobó la existencia de tres huesos en el oído medio, como en el resto de los mamíferos. Sin embargo, el estudio de la mandíbula del australosfénido y monotrema temprano *Teinolophos trusleri*, del Cretácico inferior de Australia, ha permitido observar que mantenía en la mandíbula varios huesos postdentarios, entre los que se hallan el hueso angular (el ectotimpánico de los otros mamíferos), articular y prearticular (el martillo de los otros mamíferos), coronoides y esplénial. Además, el cuadrado del cráneo forma el yunque y la columela del oído forma el estribo.

Si en un mamífero hecho y derecho como un australosfénido existían huesos postdentarios, es porque la migración hacia el oído que éstos sufrirían en su evolución ocurrió en ambos linajes por separado. Los terios, para ese entonces, ya los tenían en el oído medio.

Además, como otros mamíferos, los monotremas poseen la piel cubierta por pelos y alimentan con leche a las crías (aunque las hembras no tienen pezón). Los cuatro géneros de monotremas actuales (*Ornithorhynchus*, *Tachyglossus*, *Zaglossus*, *Echidna*) son homotermos, con una temperatura entre 28 y 32° C. La gran mayoría de fósiles son de Australia, pero se han encontrado también en capas de edad Paleocena (60 Ma) de la provincia de Chubut, Argentina.



Vincelestes neuquenianus (MACN)

14.3. *Vincelestes*, un mamífero sudamericano de 125 Ma lejanamente relacionado con los mamíferos modernos. Pequeño e insectívoro tenía molares triangulares cuyas características heredarían los terios como dientes de doble función (corte y trituración).

El reloj molecular predice el origen de los monotremas en el período Jurásico. Su distribución original tuvo probablemente lugar en los continentes de Gondwana, lo que demuestra que las faunas de mamíferos del sur se diferenciaron marcadamente de sus contrapartes norteñas hacia mediados del Jurásico.

Entre los mamíferos mesozoicos sureños, se han hallado formas en Tanzania, Madagascar y Argentina. En años recientes, la localidad de Cerro Cóndor, de

donde el paleontólogo José Bonaparte colectó a fines de la década de 1970 numerosos dinosaurios, ha provisto interesantes hallazgos que incluyen a mamíferos triconodontes (insectívoros, con dientes de tres puntas agudas) y a los australosfénidos, como *Asfaltomylos* y *Henosferus*.

Los inicios del Cretácico (125 Ma) se encuentran muy bien representados en Argentina por *Vincelestes neuquenianus*, hallado en La Amarga (Neuquén) (Fig. 14.3). Se encontraron en apenas unos 2 m² un grupo de nueve ejemplares, incluyendo presumiblemente machos y hembras, con dimorfismo sexual y de diferentes edades, tomando en cuenta el desgaste dental. De acuerdo a nuestro conocimiento de los mamíferos pequeños actuales, un agrupamiento de este tipo indica una comunidad compleja, con apareamientos múltiples (poliginia) y poca participación del macho en el cuidado de las crías.

Por aquellos tiempos, los primeros euterios o placentarios ya existían, y sus fósiles han sido hallados en China, lo cual sorprende, ya que los análisis moleculares habían estimado la diversificación de los grandes órdenes de placentarios hace entre 64 y 104 Ma. Los fósiles indican que esto habría ocurrido bastante antes. También muestran que algunos de los primeros euterios habrían tenido adaptaciones típicas de trepadores arborícolas, mientras que otros eran mas terrestres. Esto facilitó su dispersión ocupando las distintas zonas adaptativas disponibles en el Cretácico.

A lo largo del Cretácico sudamericano, las faunas de mamíferos nativos fueron mayormente dominadas por un grupo de formas insectívoras (los driolestoideos) y uno de herbívoras (los gondwanaterios). Mientras que los driolestoideos son bien conocidos en rocas jurásicas de África y cretácicas de Argentina, los gondwanaterios son mejor conocidos para el límite Cretácico-Paleoceno de Madagascar, India y Sudamérica (*Ferugliotherium*, *Gondwanatherium* y *Sudamerica*) y los australosfénidos del Cretácico de Australia y Paleoceno de Sudamérica (*Monotrematum*). Todos ellos representan relictos de la radiación jurásica de linajes gondwánicos.

Los driolestoideos eran mamíferos más bien pequeños, de largos hocicos y dientes agudos que continuaron viviendo en Sudamérica más allá del fin del Cretácico como *Pelagrotherium* y tal vez los necroléstidos, supuestos marsupiales. Fueron especialmente abundantes en la época de la Gran Ingresión del Mar de Kawas y el de Salamanca.

El Primer Gran Intercambio

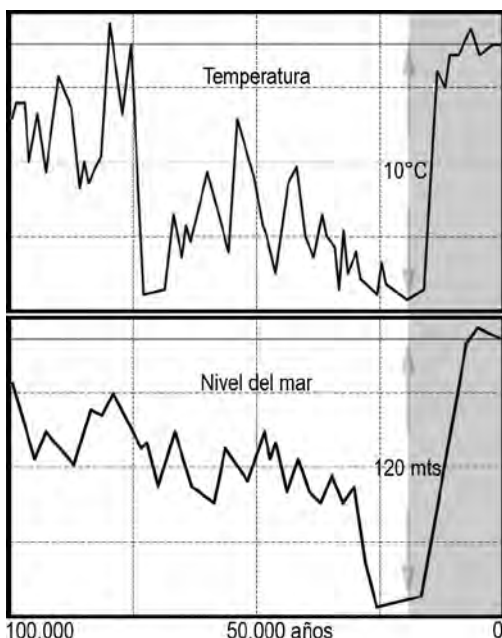
Hace unos 75 Ma, la tectónica del Caribe generó arcos de islas y vulcanismo en las costas, que llevaron

Los mamíferos pampeanos

El Paleoclima del Pleistoceno

El período Pleistoceno, también llamado Cuaternario, ocupa la última etapa de la Historia Natural de la Tierra. Se inicia hace 1,8 Ma con los primeros registros del género *Homo*, y algunos lo consideran finalizado hace 10.000 años, lo que le da la increíble duración de poco más de 1,5 Ma, una cantidad insignificante cuando se considera que el período Cretácico, por ejemplo, duró 80 Ma. Aun peor es el Holoceno, el período siguiente, en el que estamos inmersos, que lleva 10.000 años.

Recientemente, se tiende a dar a los períodos un valor más razonable en cuanto a su duración, mas allá de si había o no humanos entonces o qué estaban haciendo. Así, al Terciario se lo dividió en dos grandes períodos: el Paleógeno (Paleoceno a Oligoceno) y el Neógeno (Mioceno a la actualidad). De este modo, aunque toda la llamada era Terciaria (ver dorso de tapa) es de apenas la duración de un solo período de los otros, se trata esta vez de una extensión más razonable, con una duración que ronda los 42,5 Ma para el Paleógeno y 23,03 Ma para el Neógeno.



14.4. La variación de la temperatura y el nivel del mar en los últimos 100.000 años.

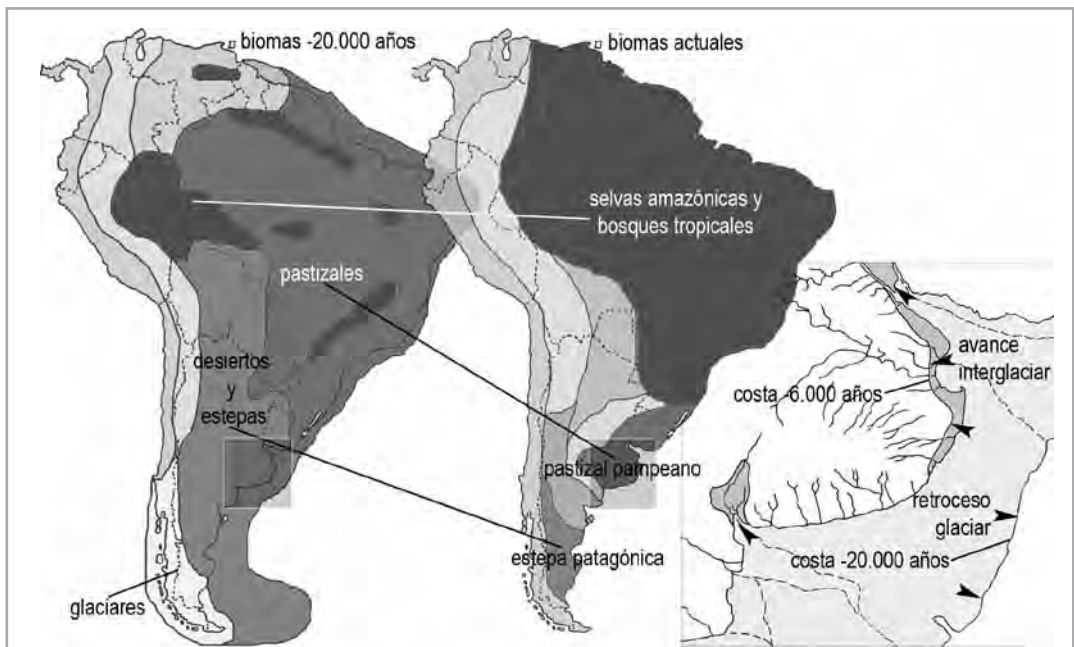
El Pleistoceno está caracterizado por una sucesión de períodos glaciares e interglaciares muy extensos en el hemisferio norte, que se refleja en Sudamérica como una etapa de cambios climáticos cíclicos y acusados.

Normalmente, la disminución del dióxido de carbono (CO_2) se corresponde con una reducción de la temperatura global. Estas variaciones producen acumulación de hielo en los polos, reducciones en el nivel de los océanos (pues el agua queda capturada como hielo) y el movimiento de la fauna en busca de climas más tolerables. Aunque viola el sentido común, el hielo es un mineral: es de estructura cristalina y tiene propiedades físico-químicas características. Por ello, un glaciar es una roca, pero que se deforma fácilmente y fluye por gravedad. Los glaciares fueron protagonistas muy importantes en el Pleistoceno.

Hubo un tiempo en que la Antártida fue el centro del continente de Gondwana. Cuando Gondwana se fragmentó en distintos continentes, la Antártida quedó aislada en el polo sur. Cuando se separó Australia, el continente quedó aún más circunscripto al polo, pero todo lo determinó la ruptura de la conexión entre la Península Antártica y la Patagonia, entre el Eoceno y el Oligoceno, la época de "La Grande Coupure" en Europa.

Rodeada de agua, con la mitad del año sin luz y con el eje de giro de la Tierra sobre su centro, se formó una corriente fría en el sentido de las agujas del reloj que, como un gigantesco refrigerador, encerró a la Antártida. La corriente comenzó a generar frío para todo el planeta produciendo un cambio en el clima global y transformó a la Antártida de un paraíso boscoso a un continente cubierto por hielos permanentes. En las épocas de frío extremo, como cuando la corriente cálida del golfo se interrumpió y las corrientes frías llegaron a Europa generando glaciaciones, los hielos continentales llegaron a cubrir todo el extremo sur de Sudamérica (hoy se mantienen como islas de hielo en los Andes). En el hemisferio norte, en los períodos glaciares, los hielos se expandieron desde las cadenas montañosas y desde el polo norte llegando hasta el centro de Europa y América del Norte.

Durante una glaciación, la temperatura disminuye, el hielo se acumula en los polos y el mar



14.5. Los biomas en Sudamérica durante la última glaciación respecto al estado actual. Obsérvese que la selva amazónica se redujo a parches, mientras que la mayoría del espacio que ocupa hoy día eran pastizales (como las actuales pampas). Las costas de Buenos Aires en la última glaciación tenían un clima similar a la estepa patagónica actual y se extendían hacia lo que hoy es mar adentro (el nivel del mar estaba bajo pues había agua retenida como hielo). Hace 20.000 años el mar se había retirado 300 km al este hasta el borde de la plataforma continental. El descenso fue de 120 m y la costa en el sur incluía a las Islas Malvinas. Luego, en la etapa interglaciar, hace 6.000 años se llegó al máximo de altura en el nivel del mar inundando las costas de la Bahía de Samborombón y el Río de la Plata (convirtiéndolo en un golfo marino). Se calcula que la temperatura era unos 2 °C por encima de la actual y que el nivel del mar estaba dos metros más alto.

se retira dejando libres las costas. Mientras en el Océano Atlántico la pendiente costera es baja y amplía el continente, en la costa del Pacífico, donde la pendiente de la costa es pronunciada, la retirada del océano no agregó territorio sustancial al continente. Más bien, produjo acantilados costeros.

El último período glacial culminó hace 20.000 años. Durante la glaciación, las condiciones climáticas en el continente variaron y la selva amazónica se redujo a pequeños parches inmersos en vastas planicies con un clima similar al pampeano actual. A su vez, la zona que hoy es pampeana comenzó a caracterizarse como la actual estepa patagónica. Más al sur, los hielos continentales ocupaban todo el extremo sur de la Patagonia y llegaban hasta el Atlántico. La costa incluía a las Islas Malvinas (Fig. 14.5).

Aunque una pequeña edad de hielo puede ser

producida solo por la retención de carbono, por los organismos o el desvío de una corriente oceánica, las grandes glaciaciones están dominadas por elementos más globales como la tectónica de placas, la circulación atmosférica y oceánica a gran escala y por periodicidades en el movimiento de la Tierra y el Sistema Solar. Una de las causas más importantes en las variaciones de temperatura en los últimos 1,8 Ma se relaciona a ciertas periodicidades astronómicas.

Tres tipos de variaciones cíclicas fueron descritas por Milutin Milankovitch (1879-1958) en la década de 1920. La primera responde a la excentricidad de la órbita terrestre respecto del Sol (con una periodicidad de 100.000 años); la segunda es la variación de la inclinación del eje de giro de la Tierra (con periodicidad de 41.000 años) y la tercera es la variación de los equinoccios y solsticios (periodicidad de 23.000 años).



14.6. *Toxodon* es un herbívoro de las pampas de hace unos pocos miles de años y parte de los linajes nativos sudamericanos. Sus restos fueron hallados por Charles Darwin y descritos por Richard Owen. Sus dientes profundos crecían toda la vida compensando el desgaste de la vegetación abrasiva, por lo que se lo relacionó erróneamente con los roedores.

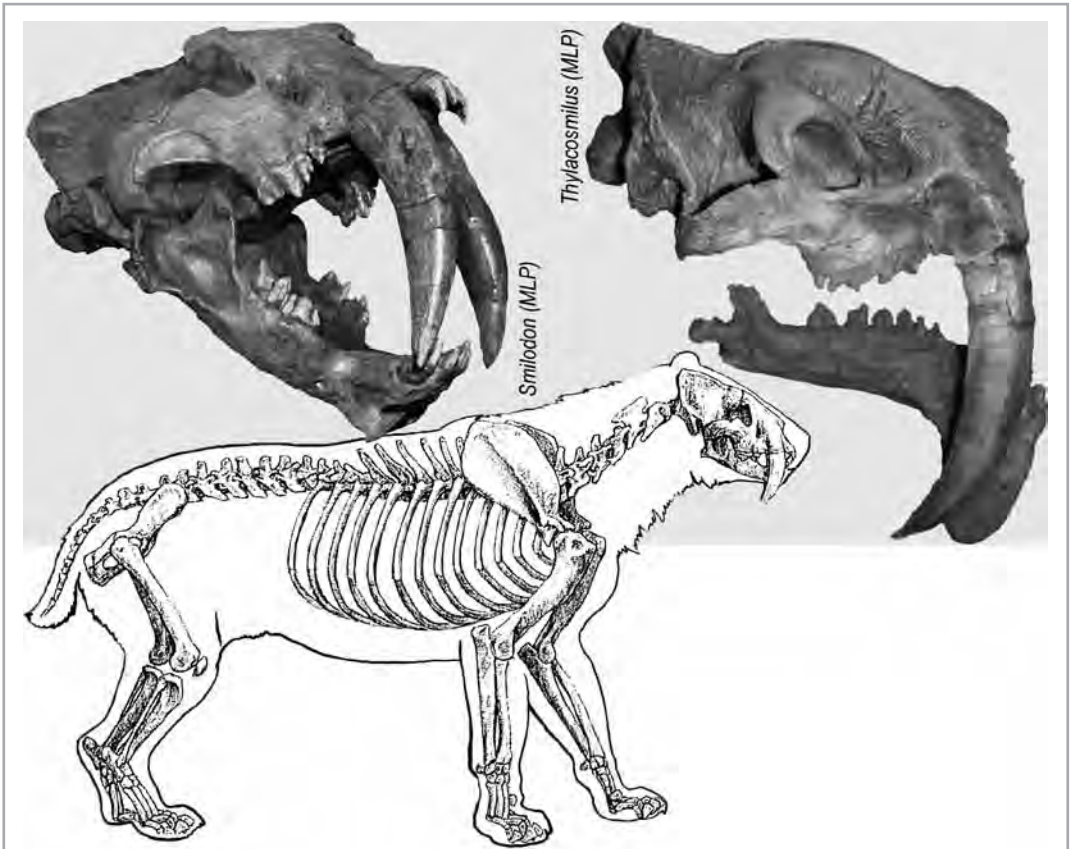
Los pampeanos

Los protagonistas de esta parte de la historia son mamíferos placentarios que, descendientes de euterios que nacieron en Asia en el Cretácico inferior y llegaron a Norteamérica, alcanzaron Sudamérica entre fines del Cretácico y principios del Terciario. A poco de llegar se sintieron como en casa y pronto aparecieron familias nativas que ya tendrían poco que ver con las que alguna vez les dieron origen allá por entre China y Mongolia.

Luego de toda la sucesión de ambientes y faunas a lo largo del Cenozoico, pasando por bosques, pastizales, estepas y glaciares, los distintos grupos sobrevivientes habían adquirido un sello propio. Entre los notoungulados, o ungulados del sur, que habitaban la región pampeana se hallaba *Toxodon platensis*. El primer espécimen conocido fue descubierto por Darwin cerca de Colonia, Uruguay, al adquirir un cráneo a unos lugareños. Lamentablemente, unos chicos le rompieron los

dientes a pedradas y solo pudo rescatar algunos para su estudio. Su nombre significa diente arqueado. Los dientes eran de crecimiento continuo (hipsodontes) con el esmalte distribuido en fajas longitudinales. Los dientes inferiores se dirigen hacia delante (en forma de pala), lo que indica que efectuaban un intenso pastoreo en llanuras o pantanos (Fig. 14.6).

Se trata de animales corpulentos (tres metros de largo y una tonelada de peso), con las piernas cortas y los miembros anteriores más fuertes que los posteriores. Sus hábitos de vida han sido materia de bastante discusión. Por un lado, se les atribuyen hábitos anfibios, similares a los de un hipopótamo. Pero otras características, como una cabeza baja respecto al tronco, los asemejan más a los rinocerontes, que poco tienen que ver con el agua. Sus restos han aparecido tanto en sedimentos lacustres, como en ambientes semiáridos, como campos de médanos. Es evidente que la comparación con ani-



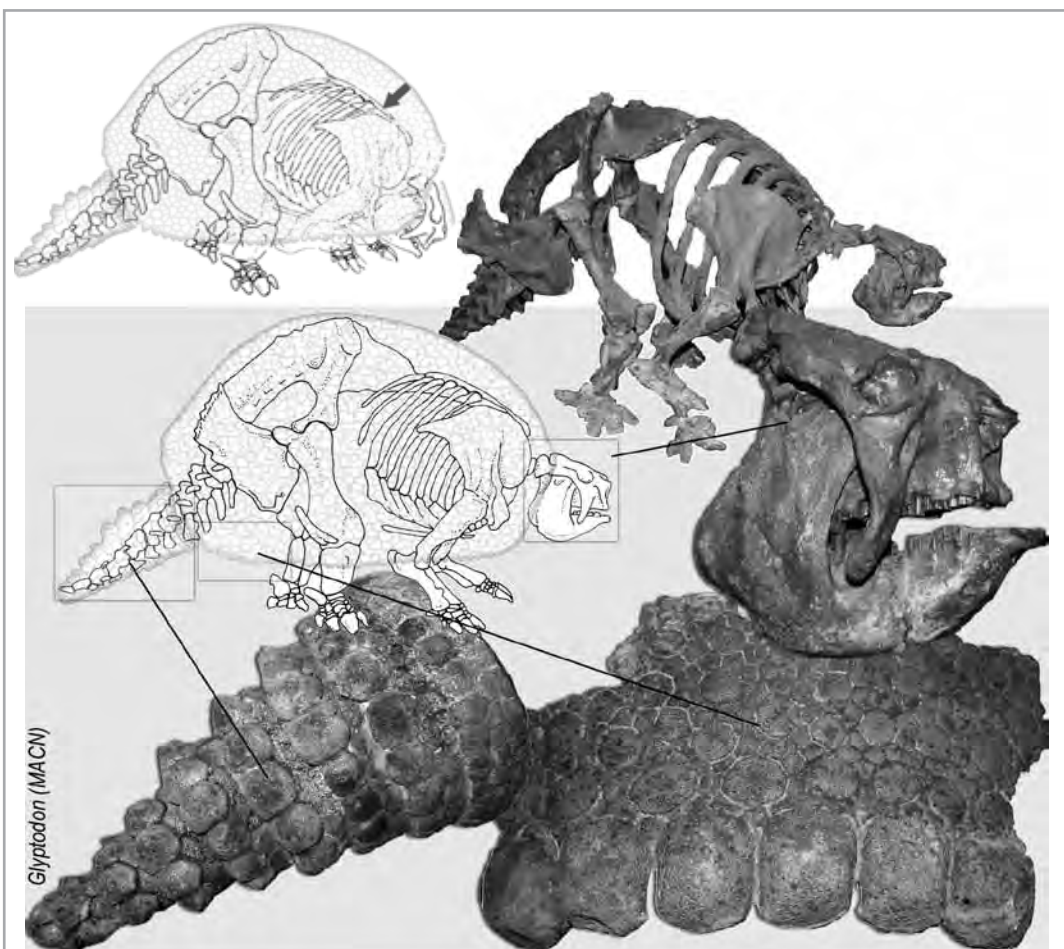
14.7. La macairoidoncia es el desarrollo desproporcionado de los caninos, con los que, algunos mamíferos cazadores, probablemente ultimaban a sus presas. *Thylacosmilus* es conocido como el “tigre diente de sable marsupial” y, por supuesto, está más cerca de un canguro o una comadreja que de un tigre. *Smilodon*, en tanto, el verdadero “tigre de dientes de sable”, sí es un placentario carnívoro (proveniente de Norteamérica) relacionado a cierta distancia con los leones y tigres. Ambos dientes de sable habitaron las pampas en épocas distintas. Entre sus muchas diferencias destacan la proyección inferior de la mandíbula de *Thylacosmilus* –ausente en *Smilodon*– cuya utilidad suponemos, era la protección de sus afilados pero delgados colmillos.

males de África apenas sirve de referencia, pues los toxodontes nada tenían que ver con hipopótamos ni rinocerontes. Se trata de convergencias evolutivas superficiales en un linaje aislado en Sudamérica.

Seguramente, *Toxodon* era depredado por *Smilodon*, el tigre de “dientes de sable”, un inmigrante de la fauna del norte que pasó a Sudamérica hace menos de 2 Ma. *Smilodon*, de tamaño similar al de un león, difiere en que los miembros posteriores son más pequeños que los anteriores y el cuello es más largo. Un carácter distintivo son los dientes caninos superiores hipertrofiados (macairoidoncia)

que, complementados con fuertes músculos del cuello, le permitían lanzar la cabeza hacia abajo. La forma del hueso hioides que sostiene la lengua sugiere que podía rugir como el león (Fig. 14.7).

Una simulación computarizada realizada en el año 2007 mostró, inesperadamente, que la mordida de *Smilodon* era relativamente débil, debido a que los músculos que cerraban la mandíbula contra el cráneo eran más débiles (un tercio) que en el león actual (*Panthera leo*). Así, un tigre dientes de sable no era capaz de soportar una presa que se debatiera demasiado. Es más probable que derribaran a las



14.8. *Glyptodon* es un mamífero herbívoro pampeano de textura muy robusta y con un enorme caparazón de protección, algo que siguen presentando sus parientes, los peludos y mulitas. El cráneo alto y chato, en cuyo interior los dientes por salir lo ocupaban casi todo, estaba cubierto por una “boina” de hueso; la cola también era acorazada. Aunque su coraza no podía enrollarse como la de las mulitas, la parte anterior era mas móvil y es posible que haya podido ocultar su torso, y la “boina” hiciera de tapa.

presas y luego las apuñalaran con precisión mediante sus dientes. Dado que las mandíbulas se abrían hasta 120° y que los dientes eran como dagas, los podían clavar con facilidad infligiendo, en animales grandes de piel gruesa, como un *Toxodon*, heridas profundas que le causaban la muerte por desangrado.

El hallazgo hace un siglo de un fémur de *Toxodon* con media punta de flecha clavada, originó diversas hipótesis sobre las causas de su extinción y la posible predación no solo por parte de *Smilodon*, sino también de un nuevo predador: los humanos.

Sin embargo, muchos opinan que se trata de una falsificación.

Smilodon llegó a Sudamérica un buen tiempo antes que los humanos, y algunos millones de años antes de que llegara *Smilodon*, vivió en Sudamérica *Thylacosmilus*, un marsupial carnívoro con ciertas semejanzas pero cazador de presas más pequeñas. Se trata de un caso de evolución convergente y probablemente nunca llegaron a verse las caras o entrechocar colmillos. Los dientes caninos superiores de *Thylacosmilus* tenían unos 15 cm y no dejaban de crecer por lo que debían ser desgastados. La

mandíbula muestra un canal de guía para los dientes caninos (Fig. 14.7).

Sin embargo, *Smilodon* sí se vio de frente muchas veces con el problema de abrir la comida envasada: los gliptodontes. Muy probablemente *Smilodon* no podía depredar sobre *Glyptodon* debido a la protección que éste tenía. El nombre *Glyptodon* deriva del griego y significa diente esculpido. Estos parientes lejanos de los actuales armadillos eran de textura muy robusta y con un enorme caparazón de protección formado por un millar de placas óseas (osteodermos) de uno a cinco centímetros de espesor, unidas por suturas. El esqueleto, capaz de portar semejante defensa, posee varias costillas unidas y patas cortas y fuertes. Aunque eran demasiado pesados (1.400 kg) como para moverse con soltura, estudios biomecánicos dicen que podían incorporarse en dos patas.

La cola también estaba protegida y acorazada, con anillos cerca del cuerpo y articulaciones que les permitían usarla para la defensa. Recientemente, se han descubierto placas fósiles de la zona ventral (sin suturas por lo que eran móviles), lo que sugiere que tenían una protección en casi todo el cuerpo.

Aunque su estrategia de defensa pudo haber sido similar a la de los extintos dinosaurios anquilosaurios y a la de las tortugas, pertenecen a linajes muy distintos. A diferencia de las tortugas terrestres criptodiras, no podían retraer la cabeza dentro del caparazón, ya que no poseían un cuello especializado y su cabeza estaba cubierta con una capa de placas en la parte superior. La mandíbula y dentición, junto con las inserciones de los fuertes músculos que la accionaban, indican que se alimentaban del pasto de las pampas (Fig. 14.8).

Las causas de la extinción de la fauna pampeana fósil son múltiples, pero seguramente tuvo importancia la presencia y dispersión humana como nuevo predador y competidor en el medioambiente. Tan difundida se encontraba esta fauna que regular-

mente se hallan sus restos cada vez que se realizan excavaciones en las ciudades. No obstante, hay empresas constructoras o de subterráneos que, creyendo que se los va a retrasar en su trabajo, siguen autorizando la destrucción de lo que nos pertenece a todos. Como lo que se destruye no tiene repuesto, pues el registro fósil es único, debemos contar la historia con los fragmentos preservados que, felizmente, son bastantes.

El proyecto del “Pleistocene Rewilding” plantea que si es que los humanos hemos contribuido a extinguir parte de aquellos grandes animales que conocemos como “megafauna”, entonces es válido reintroducir en América a sus más cercanos parientes.

En Norteamérica ya se está llevando a cabo en algunas regiones con la introducción de caballos salvajes, varios camélidos, guepardos, leones africanos, y elefantes para reemplazar a la fauna de esmilodontes, mamuts, mastodontes y tantos otros animales que vivieron allí hace unos pocos miles de años.

Una extensión de ese proyecto a las pampas de Sudamérica jamás podría reemplazar a todo el gran linaje de edentados, las macrauchenias o los toxodontes, salvo reemplazándolos por animales no emparentados, sino tan solo semejantes en su aspecto general. Por otro lado, sí podrían integrarse algunos de los linajes provenientes de Norteamérica, tal vez osos, leones, algunos ciervos, caballos, y más camélidos. Sin embargo, probablemente los ecosistemas actuales no podrían actuar de modo semejante al que lo hicieron hace diez milenios. Para los ecólogos, cientos o miles de años involucran tiempo más que suficiente para que los ecosistemas hayan madurado de acuerdo a su nueva dinámica, y la introducción de fauna causaría insalvables colapsos, la dispersión de enfermedades y la irremediable extinción de especies nativas que hoy mismo se hallan en peligro sin tamaña alteración.

a la formación de un paso terrestre y a que tuviera lugar el primer intercambio inter-americano de tetrápodos.

Las especies de dinosaurios que vivían en las zonas marginales y costeras, como los hadrosáuridos de pico de pato pasaron entonces del continente norteamericano al sudamericano, mientras que especies sureñas como los titanosaurios migraron hacia el norte. Así, hadrosaurios como *Kritosaurus* (Fig. 12.2) fueron hallados en cantidad en la localidad de Los Alamitos (Río Negro,

Argentina), en compañía de abundantes restos de mamíferos, de linajes autóctonos, como los mencionados drioilestoideos.

Tal vez algo más tardíamente que los hadrosaurios, los mamíferos modernos, conocidos como terios, originarios de Asia y que ya eran abundantes en Norteamérica, pasaron a Sudamérica y se dispersaron hace unos 70 Ma. Los terios incluyen a los placentarios y a los marsupiales. Un único molar aislado correspondiente a un

marsupial del grupo extinto de los polidolopimorfios, fue hallado en rocas del Cretácico más superior (el Maastrichtiano) de Paso del Sapo, Chubut, demostrando que estos marsupiales herbívoros, ya conocidos en Norteamérica, se dispersaron y especializaron muy pronto en la Patagonia.

Las grandes inundaciones del Atlántico

A poco de culminar el Cretácico superior, hace unos 75 Ma, los inicios de los 'Paleo-Andes' produjeron levantamientos y hundimientos de varias partes de América del Sur. La parte sur de la Patagonia seguía inundada por el Mar de Haruín (o mar de la tierra, en Selk'nam), que había ya ingresado a principios del Cretácico pero desde mediados del período se restringiría al sur del actual lago Viedma. Dos nuevos mares epicontinentales se desarrollaban más al norte.

El primero, o Mar de Kawas (por el dios tehuelche de los mares), se desarrolló en una amplia zona baja entre los ríos Negro y Colorado, al norte de la Patagonia. El segundo, o Mar de Pacha (o mar de la tierra, en quechua), se internó tierra adentro desde el río Salado, inundando la llanura chaco-pampeana, llegando hasta Salta e ingresando al sur de Bolivia, para inundar la Cuenca de Potosí (ver ilustración del dorso de la tapa).

Volviendo a la Patagonia norte, el Mar de Kawas se habría desarrollado esencialmente entre las zonas positivas del macizo de Somuncura y el macizo Pampeano, dejando numerosas islas en todas las zonas altas, donde muchas especies quedaron aisladas y evolucionaron independientemente, formando poblaciones locales (o endémicas). En esas islas vivían, además de muchas especies de dinosaurios, numerosos mamíferos (en especial driolestoideos), en un ambiente litoral particular a lo largo de una extensa costa a través de la cual se hubiera podido caminar (y la caminaban, de hecho, los hadrosaurios norteamericanos) por la costa patagónica, la Península Antártica y parte de la Antártida continental en forma continua.

Y en eso llegaron ellos. Los mamíferos del hemisferio norte que arribaron a Sudamérica eran parte de un grupo de terios conocidos como boreosfénidos (o en realidad, tribosfénidos del norte), que incluían a los dos grupos de mamíferos más exitosos hoy: los metaterios o marsupiales y los euterios o placentarios.

Parto y a la bolsa

Las evidencias muestran que los marsupiales llegaron un poco antes. Debe notarse que en realidad no es correcto llamarlos aún marsupiales, porque no sabemos con certeza si poseían marsupio. De hecho, lo único que

sugiere que tenían marsupio son un par de huesitos (los huesitos epipúbicos), que se supone ayudan a sostener la bolsa. El problema es que algunos placentarios tempranos también los tenían.

El marsupio es simplemente un saco de cría que cubre a las mamas y donde se mantiene a la cría protegida hasta que esté en condiciones de valerse por sí misma, mientras se alimenta con una leche de "alto octanaje".

Sin embargo, un marsupial en su saco es un animal ya nacido. Los marsupiales paren a sus crías en un estado muy temprano, por lo que son incapaces de vivir solas y deben terminar su desarrollo en el marsupio. La hembra puede así llevar a varias crías sucesivas con ella: alguna en gestación, otra en el marsupio y otra andando. Otras características peculiares de los marsupiales incluyen la posesión de los espermatozoides más grandes entre los mamíferos como los del pequeño *Tarsipes*, que además viajan en pares, impulsándose más efectivamente con su "cola doble". Luego, se separan antes de la fertilización.

Como vimos en el capítulo de los primeros amniotas, los mamíferos también nacemos a través de un huevo amniota. En el caso de los monotremas, ese huevo es puesto y es de cáscara blanda, hay desove. En el caso de los marsupiales, el huevo, cuyas cáscaras delgadísimas son como de papel, es retenido y se rompe en el interior de la madre, que da a luz, como dijimos, a una cría muy temprana (altricial), sin pelo, ojos ni oídos diferenciados, casi sin miembros posteriores. Es casi un aborto controlado.

Sin gónadas diferenciadas ni riñones maduros, la cría se arrastra hasta el marsupio ayudado por su madre, que lame el sendero por su pelo hasta la entrada de la bolsa.

En el otro caso existente, el huevo no llega a formar cáscara porque forma íntimas conexiones con el ovario y los tejidos maternos en lo que conocemos como placenta: somos nosotros, los placentarios. Tampoco hay desove y el nacimiento se da en un estado más avanzado de la gestación, por haber retenido al embrión por más tiempo en el útero.

En los mamíferos placentarios la audición se convirtió en el principal instrumento, capaz de detectar las altas frecuencias, como ocurre en la ecolocalización en murciélagos y cetáceos.

Placentarios placentarios

Tanto los marsupiales como los placentarios o euterios se diversificaron en Asia antes de finalizar el Cretácico. Sin contar las tres especies de monotremas, las formas de euterios provenientes de Asia llegarían a radiar dando los 28 órdenes divididos en 4.680 especies de mamíferos actuales.

La llegada de los terios (marsupiales y placentarios) a Sudamérica ocurrió casi en forma simultánea con la caída del asteroide y la extinción de los dinosaurios. Ellos ingresaron desde América del Norte, a través del puente terrestre ubicado en la región de las actuales Antillas. Luego, cuando América del Sur volvió a quedar aislada, los mamíferos evolucionaron generando formas muy distintas a las del resto del mundo.

El conjunto de mamíferos nativos estaba integrado por: algunos monotremas y driolestoideos sobrevivientes a los que se unieron marsupiales similares a las actuales comadrejas y placentarios generalizados conocidos bajo el nombre de condilartros. Los gondwanaterios habían sobrevivido también y vivirían hasta fines del Eoceno en la Antártida.

Luego la historia se complicó y nuevos componentes fueron modificando el juego. Para interpretar esto, el prolífico paleontólogo estadounidense George G. Simpson, autor de más de 800 trabajos científicos, interpretó la existencia de tres estratos faunísticos, determinados por el arribo de distintos inmigrantes.

El primer estrato, conocido como Episodio Sudamericano, incluye grupos que estaban ya presentes desde inicios de la Era Cenozoica (el Paleoceno, aunque muchos de ellos estaban ya desde el Cretácico). Entre ellos se encuentran los monotremas y los driolestoideos, insectívoros de agudos caninos; así como los metaterios (o marsupiales) y algunos euterios (o placentarios) que se diversificaron rápidamente. Entre estos últimos se hallaban los edentados o xenartros (armadillos y perezosos), los notoungulados (grupo de ungulados nativos como los toxodontes y tipoterios), los xenungulados (que incluían a bestias comparables a grandes tapires o pequeños elefantes, los piroterios), astrapoterios (mamíferos herbívoros del tamaño de un rinoceronte) y litopternos (herbívoros con aspecto de guanacos o camellos, como las macrauchenias).

El segundo estrato incluye dos grupos que habrían llegado de África en balsas naturales (ver más adelante en "Como mono en bote") hacia fines del Eoceno y que se incorporarían rápidamente a la fauna sudamericana: los monos platirrinos o de cola larga y un grupo de roedores, en ese entonces africanos, que desarrollarían un capítulo especial de su historia en Sudamérica: los roedores caviomorfos o histicognatos, que incluyen a los grandes roedores sudamericanos, desde los pequeños cuises y tucotucos hasta los grandes carpinchos y dinómidos como *Josephoartigasia*, de hasta una tonelada de peso.

El tercer estrato incluye los inmigrantes llegados al culminar el aislamiento de Sudamérica, un proceso conocido como Gran Intercambio Biótico Americano

(GABI, en inglés), que ocurrió hace menos de tres millones de años, por el istmo de Panamá. Este grupo incluye adelantados como los prociónidos (coatíes y mapaches) y cricétidos (algunos ratones y ratas), seguramente antes de una conexión terrestre firme (saltadores de islas), y tardíos como los insectívoros (erizos y musarañas), lagomorfos (conejos), otros tipos de roedores (geómidos, heteromyidos, esciúridos y más cricétidos), carnívoros (perros, gatos, hurones, osos y más prociónidos), proboscídeos (elefantes), perisodáctilos (caballos y tapires), artiodáctilos (camellos, ciervos y pecaríes) y más primates (humanos).

Pero volviendo a aquellos primeros tiempos, cuando no había otra cosa que los felices habitantes del estrato uno, la cosa era más sencilla.

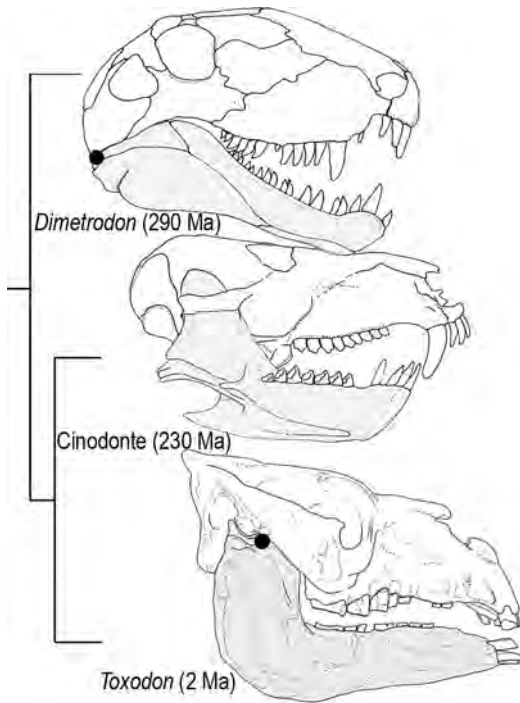
La fauna de principios del Paleoceno, con los dinosaurios recién extintos y el cráter del asteroide apenas terminando de humear, puede ser estudiada solo en muy pocos lugares de Sudamérica. Uno de ellos es Tiupampa, en Bolivia, otro es Itaboraí, en Brasil y el otro Punta Peligro, en Chubut, Argentina.

En Bolivia se halla una fauna donde los terios "recién llegados" ya eran mayoría. Entre ellos se halla un tipo de placentarios o euterios generalizados, los condilartros mioclenidos, conocidos ya en Norteamérica.

En cambio, en la Patagonia, vivieron para esa misma época linajes de origen norteamericano pero más acriollados, ya con características desarrolladas en Sudamérica que los diferenciaban de los linajes norteamericanos originales. Entre ellos se hallan marsupiales de familias variadas, como los didelfoideos (comadrejas) y polidolopimorfios (frugívoros e insectívoros, con premolares muy desarrollados, ya reconocidos por Ameghino en 1897). También los placentarios se hallaban presentes, incluyendo a los notonicópidos (ágiles herbívoros), pequeños litopternos (parientes de las posteriores macrauchenias, con un vago aspecto de camellos) como *Requisia* y también condilartros didolodóntidos (herbívoros veloces de dientes redondeados) como *Escribania* y *Raulvaccia*.

Además, éstos vivieron entre la fauna conocida como "peligrense", donde se destacan el más grande de los driolestoideos, *Peligotherium tropicalis*, el monotrema *Monotrematum sudamericanum* y el gondwanaterio *Sudamerica ameghinoi*, todos mamíferos sudamericanos sobrevivientes al Cretácico.

Es interesante destacar que los placentarios llegados de Norteamérica que convivieron con los linajes de mamíferos nativos (driolestoideos) muestran aspectos comparables en su dentición, que se manifiestan como dientes chatos masticadores (bunodoncia) y un aumento en la superficie de machaque. No obstante,



14.9. Las mandíbulas son uno de los elementos más importantes para el estudio de los mamíferos. Los cambios evolutivos muestran la reducción en la cantidad de huesos de la mandíbula a uno solo: el dentario, que pasó a formar un nuevo contacto con el cráneo. El cambio de hueso además cambió el modo de masticación. Los dientes de los sinápsidos, y en especial los de los mamíferos, se han diferenciado en cuatro grupos (incisivos, caninos, premolares y molares). Sin embargo, en algunos como los edentados y los cetáceos la evolución los llevó a re-desarrollar una dentición homodonta (todos los dientes iguales).

como son formas de origen muy distinto, el mismo resultado se obtuvo por distintos caminos. El drioles-toideo *Peligrotherium* desarrolló dientes voluminosos y agrandados, con una sola estructura de quiebre. En cambio, en los placentarios de Punta Peligro, como los didolodóntidos *Escribania* o *Raulvaccia*, son varias.

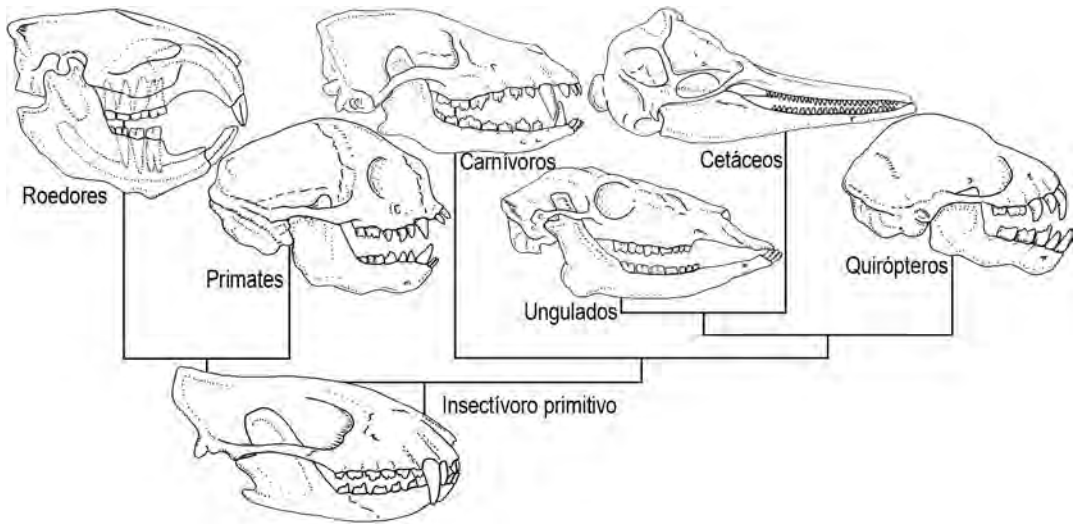
Queda claro que si bien en Punta Peligro, Chubut, había placentarios como en Bolivia, los del sur representan ya descendientes modificados y "sudamericanizados" de los linajes originados en suelo norteamericano. Estos euterios sudamericanizados ocuparon mayormente las zonas adaptativas de herbívoros. De lo anterior surge que ni los mamíferos nativos ni los placentarios recién llegados ocuparon la zona adaptativa de los carnívoros.

En el hemisferio norte, el rol de los carnívoros fue ocupado por representantes de los primeros placentarios, los condilartros. Entre ellos destacaban los arc-tociónidos (semejantes a robustos perros con una cola prensil) y los mesoníquidos (pesados carnívoros relacionados a los actuales arciodáctilos, como los rumiantes, hipopótamos y camellos), cuyo representante más conocido es el descomunal *Andrewsarchus*, como una hiena con un cráneo de 83 cm de largo. Luego, la posta de los comedores de carne fue cedida a los integrantes del orden Carnívora, es decir, gatos, perros, osos, etc., pero esos grupos no llegarían a Sudamérica sino hasta hace apenas 3 Ma, hacia fines del Cenozoico.

¿Quiénes entonces ocuparon ese rol entre hace 65 Ma y 3 Ma? ¿Dónde estaban los predadores sudamericanos? Sorprendentemente, el rol se lo repartieron varios, como ya anticipáramos en el capítulo anterior. Entre ellos, desatacaron los mamíferos marsupiales. A partir de animales semejantes a las comadrejas o zari-güeyas, con especializaciones dentarias y digestivas que les permitían comer carne, evolucionaron marsupiales carnívoros que incluyeron formas grandes y poderosas, llegando en algunos casos al tamaño de un oso. Este desarrollo debe haberse visto acompañado por la aparición de cerebros complejos que les permitieran cazar. Para comprender este último punto, basta observar comparativamente a los distintos marsupiales de la familia de los didélfidos. Mientras que la comadreja overa (*Didelphis*) es oportunista y omnívora, la colorada (*Lutreolina*) prefiere cazar. Los relatos de antiguos naturalistas dicen que no era infrecuente que se las tuviera como mascotas, pues eran más inteligentes que sus primas las overas.

Los marsupiales se desarrollaron con plenitud tanto en Australia como Sudamérica y la Antártida. Dado que Australia fue el primer continente en separarse, se llevó su carga de marsupiales recién importados. Sin embargo, nunca llegaron a ella placentarios, que iban conquistando Sudamérica desde el norte (solo entraron en Australia hace muy poco tiempo, procedentes ya de Oceanía o traídos por los humanos). Con respecto a los dos continentes restantes, Sudamérica y la Antártida, evolucionaron en conjunto hasta su separación en el Eoceno que, dejando pasar una corriente marina fría entre ambas, contribuyó a enfriar el clima del planeta (La Grande Coupure o El gran quiebre).

Pero los marsupiales carnívoros sudamericanos no estaban solos. Entre los arcosaurios había grandes cocodrilos terrestres, los sebecos, cazadores especialistas, capaces de trotar en pos de una presa tal vez por días y al alcanzarla, exhausta, descoyuntarla con sus poderosísimas mandíbulas. Éstas estaban armadas de dientes



14.10. A partir de un modelo similar a los actuales insectívoros, hace unos 120 Ma, el cráneo, mandíbula y dentición de los mamíferos placentarios se diversificó permitiendo muchas formas de vida y variada alimentación. Por ejemplo, aunque en muchos murciélagos, la forma de los dientes es semejante al modelo original, en los roedores los dientes crecen durante toda la vida (hipsodontes) y el esmalte de los incisivos se desgasta más despacio que la dentina lo que produce un borde biselado. Los carnívoros especializados, en cambio, tienen dientes en general reducidos a amplias cuchillas de corte que les permiten trozar la carne, pero no mastican bien. Los ungulados desarrollaron amplias superficies y dientes de crestas bajas (bunodontes) que les permiten machacar hierbas, lo que es optimizado por el modo de masticar. Los cetáceos con dientes cónicos (odontocetos) y los armadillos tienen dientes iguales.

aserrados de tal tamaño, que hicieron que los hermanos Ameghino pensarán que miraban rocas del Mesozoico con dientes de dinosaurios carnívoros y equivocaran consecuentemente la antigüedad de las capas de la Patagonia. Otros arcosaurios eran las aves gigantes, los forracos, que crecieron hasta los tres metros de altura con sus picos poderosos y afilados, y las carroñeras *Argentavis*, de las que ya hemos hablado.

Entre los lepidosaurios, boas gigantes de entre 10 y 15 m de largo, las madtsoias, capaces de comerse a un tapir como si fuera un conejito de indias, acechaban a sus víctimas.

A veces se dice que en la evolución de los mamíferos marsupiales y placentarios existe un paralelismo y lo cierto es que, en muchos casos, sus especies muestran características convergentes. Si observamos a los herbívoros, como las vacas y las cabras entre los placentarios y los diprotodontes y los canguros entre los marsupiales, vemos que a pesar de que desarrollaron comunidades bacterianas diferentes que les permitieron degradar la celulosa, los resultados son los mismos. De hecho, notables paralelismos pueden verse también en la dentición. Aunque la heterodoncia es el rasgo más característico de los sinápsios, muchos

casos muestran una simplificación en estructuras de machaque (Fig. 14.9).

No obstante, la historia de los mamíferos placentarios es, también, la historia de las máximas complejidades dentarias, como se puede apreciar en sus cráneos (Fig. 14.10)

Bolsas y colmillos

En Sudamérica, los marsupiales carnívoros (conocidos como esparasodontes) fueron mucho más diversos que los marsupiales herbívoros, ya que las zonas adaptativas de los pastadores (pastos) y de los folívoros (hojas) habían sido exitosamente ocupadas por grandes placentarios. Los esparasodontes oscilaban en su tamaño entre un gato y un oso.

Se los divide en varios grupos: las proborhienas (*Proborhyaenidae*), bestiales cazadores del tamaño de un oso, que habrían crecido en coevolución con los grandes ungulados nativos; las borhienas (*Borhyaenidae*), con tamaños y aspectos entre el de un gato y un león; los hatliacinos (*Hathliacynidae*), semiarborícolas, que incluyen a los pequeños *Sipalocyon* (tipo gato) y *Cladosictis* (tipo zorro); los protilacinos (*Prothylacynidae*), con aspectos entre un coatí y un lobo y los tilacosmilos

(Thylacosmilidae), con un tamaño cercano al de un puma pero con una marcada macairodoncia (dientes caninos gigantes), sólo comparables con los también extintos tigres de dientes de sable.

Las borienas poseían cráneos poderosos, patas cortas y eran plantígrados, por lo que seguramente eran peores corredores que los felinos y cánidos del hemisferio norte, capaces de desarrollar una carrera veloz (*Acynonix*, el guepardo) o un trote sostenido (*Canis lupus*, el lobo). Tal vez la comparación más adecuada para las borienas no sean los lobos sino los osos o los glotonos (*Gulo*), y también, considerando sus dientes aptos para romper huesos, las hienas (*Crocota*). De hecho, seguramente se hallaran entre ellos no solo carroñeros sino también cazadores de emboscada, de modo similar al actual 'jaguar' (*Panthera onca*), cuyo cráneo y miembros anteriores, la parte más poderosa de su cuerpo, constituyen una trampa mortal para los incautos.

Otro grupo de marsupiales carnívoros, el de los hatliacinos, de hábitos arborícolas, utilizaba una cola larga prénscil que los hizo exitosos en los bosques frondosos (épocas Colhuehuapense y Pinturense). Sin embargo, no fueron ellos quienes se impusieron en los amplios pastizales (el Santacrucense).

De todos los marsupiales carnívoros grandes, solo el *Thylacynus*, el 'lobo marsupial', llegó a la actualidad en Australia, hasta ser ultimado por los humanos a principios del siglo XX por el delito imperdonable de ver a las ovejas como un plato ineludible. Los tilacinos cazaban en parejas y grupos como los lobos, con cierta complejidad de comportamiento social. Estudios del encéfalo de las borienas resultaron en notables semejanzas con los de los carnívoros placentarios, lo que sugiere que tenían un comportamiento complejo. Los otros marsupiales carnívoros vivientes se relacionan a los actuales dasiuros, como el *Sarcophylus*, el "diablo de Tasmania" que es tanto carroñero como cazador nocturno terrestre. Sus mandíbulas poderosas le permiten alimentarse virtualmente de cualquier parte de un esqueleto, pudiendo triturar aún el cráneo de un chivo muerto. Caza tanto mamíferos como aves heridas e insectos.

Marsupiales de dientes de sable

Tal vez uno de los más asombrosos casos de evolución convergente sea el de los tilacosmilos (*Thylacosmilus* significa "dientes en fundas"). El primero de estos marsupiales fue descubierto en 1933 por el paleontólogo norteamericano Elmer Riggs en rocas del Plioceno de Catamarca.

Además de los colmillos como dagas de doble filo que surgían hacia abajo desde el maxilar, dos largas

prominencias en la mandíbula los acompañaban permitiéndoles proteger a las finas dagas enfundadas de cualquier golpe inoportuno (Fig. 14.7).

Otra protección estaba presente detrás de los ojos, donde se insertaba musculatura de masticación y sobre la nariz, dándole al cráneo forma redondeada (Fig. 14.7).

La competencia malentendida

Los tilacosmilos se extinguieron hace unos 2 Ma, en coincidencia con el "Impacto del Plioceno Tardío" o "Colisión del Asteroide Eltanin", de unos 5 km, que cayó en el Pacífico. Por si quedaran dudas, se ha postulado también que un asteroide de menos de 1 km cayó directamente entre Miramar y Mar del Plata hace 3,3 Ma. Luego de elevar las temperaturas por el impacto produjo un descenso rápido y un cambio en la circulación de mareas que afectó esta región del hemisferio sur entre fines del Plioceno y principios del Pleistoceno. No obstante, su veracidad es discutida.

Tras habitar el continente sudamericano por más de 50 Ma, la declinación de los esparasodontes tuvo lugar entre fines del Mioceno y el Plioceno. De hecho, las borienas sobrevivieron hasta la edad mamífero Huayqueriense (4 a 5 Ma antes de que llegaran perros y gatos); los hatliacinos, como *Notocynus* y *Borhyaenidium* hasta la Montehermosense (1 Ma antes de la llegada de hurones y zorrinos); los tilacosmilos como *Thylacosmilus* hasta la Chapadmalalense (1,5 Ma antes de la llegada de los tigres dientes de sable). De lo expuesto surge que en realidad, los carnívoros ocuparon la zona adaptativa dejada prácticamente vacante por los esparasodontes, sin que hubiera una verdadera competencia.

Otros asteroides se ligan a distintos eventos de extinción como el que cayó hace 10 Ma (Mioceno) en Chasicó (Villarino, Buenos Aires), hace 600 mil años (Pleistoceno) al sur de Centinela del Mar (General Alvarado, Buenos Aires) y hace apenas 4 mil años (Holoceno), seguramente eliminando a muchos humanos, en las pampas de Río Cuarto (Córdoba). Sobre este último caso, mucho se discute pues los cráteres podrían ser grandes hoyos producidos por el viento.

Comedores de hojas

En Sudamérica, los placentarios tuvieron una importante expansión en el Cenozoico. Los mamíferos euterios se destacaron así ocupando casi todas las zonas adaptativas de los herbívoros. Los marsupiales solo ocuparon zonas de herbívoros muy restringidas, en especial los de pequeño tamaño, como el paucituberculado *Groeberia*, de mandíbula corta y alta, grandes incisivos y visión estereoscópica, semejante al cuscus rayado de Australia, o los cenolestidos (Caenolestidae), como los



14.11. Bosta del mismo milodonte. Se ha conservado por el frío y la sequedad del ambiente. No se ha fosilizado.

“ratones runchos”, aun vivientes, pero escasos en los bosques andino-patagónicos.

Cuando a principios del Terciario llegaron a Sudamérica los condilartros, la primera gran radiación de mamíferos placentarios, ellos eran parte de un linaje norteamericano, los oxiclefinos, parte de una familia mayor, la de los arctocionidos (que incluía a predadores como *Arctocyon*, del tamaño y aspecto de un gran perro).

La evolución de estos condilartros en América del sur condujo al origen de dos enormes linajes: El primero está integrado por cuatro grupos de grandes herbívoros de los que ya hablamos: los astrapoterios, con aspecto de rinocerontes; los notoungulados (ungulados sudamericanos ágiles o pesados con un temprano integrante como el pequeño *Perutherium* de Laguna Umayo, Perú) y los xenungulados (como los piroterios, parecidos a pequeños elefantes). El segundo gran grupo, originado a partir de los otros condilartros, los kollpaninos, dio origen a los didolodóntidos (ágiles corredores de las primeras pampas) y los litopternos, como la pesada macrauchenia y los veloces toaterios que se desplazaban sobre patas reducidas a un solo dedo (como los caballos).

Acorazados y peludos

A la vez, en aquellos primeros tiempos, comenzaron a diversificarse también los edentados, dando lugar tanto a formas acorazadas como a formas velludas o pilosas, aunque existían muchas formas con las dos características combinadas. Además, algunos muestra-

ban capuchones de esmalte en los extremos de sus dientes que contribuían a reforzar la mordida. Los edentados actuales carecen por completo de esmalte en los dientes, es decir, sus dientes sólo tienen dentina, y crecen a lo largo de toda su vida.

A pesar de su nombre, solo los yurumies, (mal llamados “osos” hormigueros u “osos” bandera) carecen de dientes, mientras que los armadillos son homodontes (dientes iguales).

A pesar de que el registro fósil está repleto de edentados y siguen viviendo hoy día, aún no estamos seguros de quienes son sus parientes más cercanos ni cuánto hace que se originaron. Los pangolines (Asia y África) y los oricerátos o cerdos hormigueros han sido asociados a ellos sin mucha certeza. Lo que sabemos es que se hallan entre los primeros grupos de placentarios que se diferenciaron.

Los edentados vivientes poseen un bajo ritmo metabólico y una temperatura corporal relativamente baja (32,7 a 35 °C). Maduran sexualmente tarde y crían solo una vez al año, dando crías pequeñas y precoces. Todo esto los haría teóricamente bastante vulnerables ante cualquier evento de extinción. Sin embargo, tras más de 100 Ma de historia (según la evidencia molecular), siguen aquí.

Aunque puedan huir de un predador, su mejor defensa es la protección acorazada o un ataque con sus garras. Su mala vista es compensada con un muy buen olfato, mediante el cual interactúan con sus pares proveyendo información a través de secreciones de sus glándulas anales.

Los armadillos vivientes se incluyen entre los acorazados o loricados actuales como los dasipódidos y algunos fósiles como *Macroeuphractus*, de casi 2 m de longitud, formas de cráneos largos y dieta insectívora (los estegoterios), herbívoros que alcanzaban el tamaño de un rinoceronte (los pampaterios) y los subterráneos clamiforinos. En general, tienen escudos córneos en el dorso y costados del cuerpo, con bandas cubriendo la espalda, que pueden ser móviles, por lo que algunos pueden protegerse sentándose en el piso o enrollarse.

Entre los acorazados fósiles destacan los gliptodontes, protegidos por una gran coraza dorsal fija, un escudo cefálico parecido a una boina y una cola formada por anillos y un tubo caudal, a veces con púas. Aunque la caparazón se hallaba firmemente soldada a la pelvis, una articulación por delante del sacro le otorgaba cierta movilidad anterior, permitiéndole ocultar una parte del cuerpo en la caparazón, cerrando el conjunto con la protección sobre su cabeza (Fig. 14.8).

El grupo de los pilosos incluye a los perezosos. Entre ellos hay formas arborícolas, como los perezosos

vivientes (bradipódidos) y formas terrestres, como los grandes perezosos fósiles. Aunque parecidos en aspecto general, éstos incluían varios grupos. El más conocido es el de los megaterios, de mandíbula pesada, que alcanzaron los mayores tamaños en el Pleistoceno. Otro grupo es el de los megaloniquios, de rostro corto, potentes garras y una muy amplia distribución, ya que colonizaron Norteamérica (muchos asignan a esta familia el perezoso actual *Choloepus*). Los milodontes y orofodontes tenían un de hocico largo y los primeros ostentan un par de colmillos superiores. El hallazgo de sus excrementos semifosilizados confirma su herbivorismo (Fig. 14.11). Dado que no poseen placas sino pequeños osículos bajo la piel que refuerzan el cuero (Fig. 14.12), no se los ha hallado como fósiles sino hasta el Oligoceno, pero probablemente se hallaran presentes al menos desde inicios del Terciario. Antes del Plioceno se dispersaron por América Central y en el Pleistoceno se hicieron comunes en Norteamérica.

En general fueron muy grandes, destacando *Megatherium* que alcanzó en el Pleistoceno un tamaño mayor a un elefante y el del que se conocen grandes huellas en la zona de Pehuen-Có (Buenos Aires) (Fig. 14.13). Es posible que muchos fueran cavadores como los scelidoterios y glosoterios. Otros, se han propuesto como marinos. En particular, las numerosas especies del género *Thalassocnus*, distribuidas durante el Mioceno en las costas de Chile y Perú, que, como lentos nadadores del mar costero, se habrán enfrentado no pocas veces a los tiburones blancos. Entre los aborígenes de Brasil y Bolivia existe la leyenda del mapinguari, un ser que responde a la descripción de un gran perezoso terrestre, de más de dos metros de altura. Entre los tehuelches, los perezosos gigantes también han dejado su impronta mitológica.

Como mono en bote

En el Eoceno, cuando el clima seguía aún cálido y húmedo y el sur de la Patagonia se hallaba cubierto de frondosos bosques tropicales, grupos de inmigrantes llegaron a Sudamérica desde África en balsas naturales.

Es probable que inundaciones en los precursores de los actuales ríos Congo o Níger en el Eoceno, hicieran que grandes árboles con frondosas copas se desplomaran y fueran empujados al Golfo de Guinea y Atlántico adentro por las corrientes. Las grandes enramadas o islas de vegetación flotante podían entonces desprenderse y alejarse mar adentro. Para quien le sea difícil imaginar esta situación, piensen en los tapires, ciervos y hasta jaguares que han llegado hasta Buenos Aires Paraná abajo sin mojarse las patas. De esta forma algunos animales alcanzarían las costas



14.12. Fragmento de cuero de milodonte, un tipo de perezoso gigante que habitó el sur de la Patagonia hace miles de años.

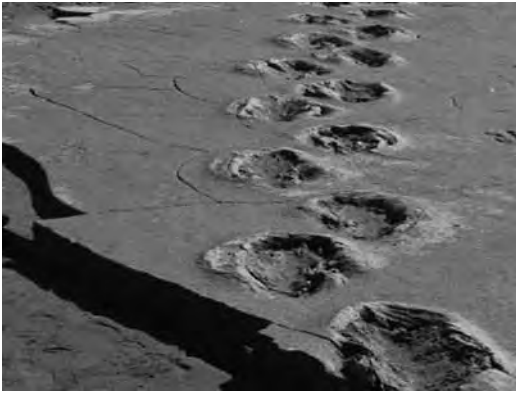
sudamericanas en pocos días (el Atlántico era entonces más estrecho). Rápidamente, monos platirrininos de cola larga y roedores de cabezas grandes y orejas pequeñas (los caviomorfos) se incorporarían a la fauna originaria (del Estrato I) y, para el Oligoceno, se hallaban bien distribuidos por toda Sudamérica, iniciando el Estrato II (ver dorso de la tapa).

En aquellos tiempos, el extremo sur de Sudamérica seguía conectado a la Península Antártica y entre ambas ocurrió la diversificación de los mamíferos que caracterizarían los tiempos venideros.

Eran especialistas en alimentarse de hojas blandas, no de pasto, por lo que sus dientes en general eran anchos y bajos y a ellos se los conoce como braquidontes. Sin embargo, había ya entonces algunas formas con dientes de crecimiento continuado por gran parte de su vida, capaces de alimentarse también de vegetación más dura (los protohypsodontes).

Velocistas de las pampas

A lo largo del Oligoceno, el enfriamiento climático iniciado en "La Grande Coupure" (El gran quiebre) hizo que donde había bosques frondosos comenzaran a desarrollarse amplios pastizales de zonas templadas y en muchos ungulados nativos (notoungulados) apareció un carácter que les permitía aprovechar el recurso. Sus dientes (en especial sus muelas) crecían a lo largo de toda la vida, sin parar, como los incisivos de los roedores. Así, aunque comer pasto los desgastaba fuertemente (las briznas de pasto tienen pequeñas espinas



14.13. Huellas asignadas a *Megaherium* en la playa de Pehuén-Có. Estas espléndidas icnitas ya no existen. Veraneantes les pasaron por encima con sus vehículos de doble tracción. Foto gentileza de M. Magnussen.

de sílice llamadas fitolitos), continuaban creciendo. Esta condición se conoce como hipsodancia.

A principios del Mioceno, hace unos 30 Ma, se alcanzó un momento de muy alta diversidad entre los herbívoros sudamericanos propiciado por la división del ambiente en zonas de pastizales y bosquecillos. Entre las ramas se movían monos, yurumíes y 'ratas espinosas', mientras que en el sotobosque había lagartos overos y ranas. Las aves passeriformes, especialistas en la alimentación con granos, comenzaron a hacerse más frecuentes en relación a la riqueza de los pastizales.

A mediados del Mioceno (en lo que se conoce como Edad Mamífero Friasense), tuvo lugar un fuerte pulso de levantamiento de la Cordillera de los Andes, con la erupción de sus volcanes. La cubierta de cenizas alcanzó casi toda la Patagonia, generando un pulso de aridez. A la vez, tuvo lugar también un nuevo impulso de enfriamiento climático, parte del proceso de separación de la Antártida y Sudamérica, contribuyendo al desarrollo de los grandes pastizales y la desaparición de los bosques que quedaban en la Patagonia extra-andina.

En este ámbito, los mamíferos que se alimentaban con hojas quedaron reducidos a los parches boscosos y solo los de dientes de corona abierta, capaces de resistir los abrasivos pastos o las mismas hojas cargadas de abrasivas cenizas volcánicas, fueron capaces de sobrevivir en las nuevas praderas que se formaban. Entre ellos destacan ungulados veloces como *Diadiaphorus*, que pisaban sobre un único dedo (como los caballos modernos), el litopterno *Theosodon*, semejante a un camélido, los *Henricosbornia*, semejantes a conejos y los pesados *Toxodon*, ungulados semejantes a rinocerontes.

Sobre llovido mojado

Hacia fines del Mioceno, el océano Atlántico ingresó inundando todas las zonas bajas en lo que se llama Mar Paranaense, Entrerriense, Patagoniano o Mesopotamiense (ver mapa en el dorso de la tapa).

Con la humedad, volvieron los pastizales con parches boscosos y las zonas pantanosas.

Comenzaron entonces a llegar a Sudamérica desde el norte los primeros 'saltadores de islas'. Entre las aves, ya se hallaban todas las familias que existen hoy.

GABI

Aunque en realidad hace ya 12 Ma que comenzó la conexión submarina entre América Central y del Sur, y varios arcos de islas volcánicas fueron estableciendo un puente cada vez más continuo, el verdadero intercambio no tuvo lugar sino hasta hace unos 2,5 Ma, entre fines del Plioceno y comienzos del Pleistoceno (en la Uquiense). Entonces, hace unos 3 Ma, a principios del Plioceno, se estableció el istmo de Panamá, finalizando el aislamiento de Sudamérica. A la vez, una etapa de elevación de las Sierras Pampeanas interrumpió el soplo de los vientos húmedos, haciendo que la llanura chacapampeana se secase y hasta Buenos Aires adquiriera un clima cálido y seco, de tipo chaqueño.

En la mayor parte de Argentina los bosques desaparecieron, por lo que sólo pudieron vivir formas de ungulados pastadores, de altas coronas dentarias (hipsodontes).

Los ratones cricétidos, recién llegados de Norteamérica, se sumaron a la comilona que los roedores locales ya se daban con las semillas. Los roedores nativos (cuyos antepasados habían llegado con los monos desde África) ya se habían hecho bien paisanos y había ya muchas familias autóctonas, incluyendo los subterráneos ctenominos (tucu-tucos), los escurridizos cávidos (cuises) y los acuáticos miocastóridos (coipos o mal llamadas 'nutrias').

Aunque la diversidad de especies de ese momento es la más baja conocida y casi ninguna de aquellas llegó a la actualidad, tuvo lugar entonces la mayor diversidad de géneros de todo el Cenozoico. Entonces, el mar tuvo un fuerte descenso, los Andes se elevaron desde los 2.000 m hasta pasar los 4.000 m de altura y en la Antártida se inició un período muy frío. Con el surgimiento del istmo de Panamá, el nuevo intercambio de fauna tuvo lugar, ingresando esta vez placentarios carnívoros como los que conocemos hoy día, y herbívoros como caballos, ciervos, camellos y elefantes. Es lo que se llama el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI por sus siglas en inglés).

En aquellos tiempos, los carnívoros y omnívoros de

linajes norteamericanos se hicieron abundantes incluyendo a grandes placentarios de dientes de sable (los macairodontinos). Entre las aves, había una proporción semejante de carnívoras y granívoras, lo que cambiaría a principios del Pleistoceno, en que aumentaron las últimas.

Mucho se ha discutido si los norteros llevaron a los sureños al borde de la extinción. En algunos casos probablemente haya sido así, pero en muchos no. Lo cierto es que de los mamíferos que viven hoy en Sudamérica, el 50% tuvo su origen en el norte, mientras que solo el 20% de los norteamericanos se originaron en el sur, durante el largo "Aislamiento Espléndido" (como lo llamara el paleontólogo George G. Simpson).

A mediados del Pleistoceno, cuando los humanos se dispersaban ya por todo el Viejo Mundo, se incrementaron en Sudamérica las zonas boscosas, pero los pastizales siguieron siendo importantes, en relación a los períodos de marcada aridez. Entonces, el principal predador de las pampas argentinas era el tigre de dientes de sable. Este animal, bastante abundante en el registro fósil, en especial del norte, sigue siendo un misterio en muchos aspectos. Fue descrito en 1841 por el paleontólogo danés Peter W. Lund, que descubrió los primeros restos de *Smilodon populator* en cuevas en Lagoa Santa, en Minas Gerais (Brasil). A la vez, sobre el río Luján, el primer paleontólogo argentino y conocido médico, Francisco Javier Muñiz (1795-1871), había descubierto un magnífico cráneo que publicó en 1844 como *Muñizifelis*. Pero no sería el único. A partir de ese hallazgo se descubrieron especies locales como *Smilodon bonariensis* (y en otras partes, *S. fatalis*, *S. gracilis*, *S. neogaeus*, *S. floridus* y *S. californicus*).

2. La evolución en acción

2.1. Todo un menú de características

A lo largo de los 320 Ma los sinápsidos han recorrido innumerables caminos y la historia de todos sus grupos incluyendo sus únicos supervivientes, los mamíferos, es rica y variada.

Sus características distintivas se ven en la mandíbula y dentición, los huesos del oído medio, la forma de reproducción interna, las glándulas en la piel, la producción de leche, la conservación de la temperatura mediante el pelo, la diversidad de posiciones para el movimiento, un sistema respiratorio impulsado por el diafragma, y tantas otras.

El mantenimiento de la temperatura interna a un nivel casi constante pudo estar presente desde los

primeros sinápsidos, tal como lo sugiere la presencia de una vela dorsal muy desarrollada en los pelicosaurios, que permitía regular la temperatura interna con la ayuda de la radiación solar. Más tarde, un grupo de sinápsidos, los terápsidos, llevarían suficiente grasa y pelos en la piel que les permitirían mantener constante la temperatura.

La evidencia más antigua de un sinápsido con pelo en el registro fósil es *Castorocauda*, muy cercano al origen de los mamíferos.

La postura corporal en los mamíferos nunca fue su mejor atributo. Originalmente perdieron la partida frente a los digitígrados dinosaurios. Hoy día, además de mostrar los monotremas posturas casi reptantes, muchos linajes de mamíferos han desarrollado grandes habilidades locomotoras (cursoriales) como los ungulados, que corren sobre las puntas de los dedos, los hábitos arborícolas de los primates, la postura bípeda y erecta en los homínidos e incluso aquellos en los que las patas se han transformado en aletas, lo que les permitió desarrollar una vida en el agua.

La estructura de la mandíbula y la dentadura es una particularidad de los mamíferos. En los pelicosaurios, la diversidad en la dentición los escindía claramente de los reptiles. Esta diferenciación de los dientes en cuatro tipos básicos (dentición heterodonte) era ya evidente entre el Carbonífero y Pérmico (Fig. 14.9).

Como los dientes no pueden aumentar su tamaño, deben ser reemplazados para que continúen siendo funcionales. La sucesión dentaria también resulta una particularidad en los mamíferos. Aunque el reemplazo dentario es frecuente tanto en peces como en reptiles, en ningún caso las estrategias resultan tan variadas como en los mamíferos.

En la mayoría de los mamíferos solo cambian los dientes una vez (difiodoncia). Los dientes de adulto reemplazan a los "de leche" (en general débiles y pequeños) y no son repuestos con posterioridad si se pierden. El reemplazo puede ocurrir antes del nacimiento (pinnípedos y muchos roedores) o después o nunca (cetáceos). En otros casos el reemplazo puede ser continuo. Los elefantes tienen una dieta muy abrasiva y los dientes se desgastan mucho. Como en una cinta transportadora, los dientes se mueven hacia delante hasta caer, muy desgastados, por delante.

Muchos dientes no crecen, se formaron en el interior de la mandíbula y emergen con un tamaño definido, por eso es útil que sean reemplazados al crecer. Pero en algunos casos, donde la alimentación desgasta los dientes fácilmente (como en los roedores), el crecimiento se mantiene durante toda la vida y las raíces de los dientes se mantienen "abiertas" (hipsodoncia).

En los mamíferos, esta característica se ha preservado y desarrollado de un modo único: La mandíbula perdió todos los huesos excepto uno (los demás fueron a parar al oído, ver Capítulo 10, Ap. 3.5). Dado que el hueso cuadrado del cráneo, que articula con el hueso articular de la mandíbula en los amniotas, se redujo y movió de su posición, la relación entre el cráneo y la mandíbula pasó a tener lugar entre el hueso craneano escamoso y el hueso mandibular dentario, el único que quedó en la mandíbula de los mamíferos (Fig. 14.9).

Este cambio de articulación habilitó a los mamíferos para poder realizar un movimiento que permite moler. Esto facilitó la alimentación con pequeños granos o, cuando aparecieron, masticar pasto (los pastos, aunque originados a fines del Cretácico o principios del Terciario, tuvieron su gran dispersión a principios del Neógeno y los mamíferos supieron aprovecharlos con eficacia) (Fig. 14.10).

2.2. La reproducción y crianza

Como los demás amniotas, los primeros mamíferos se reprodujeron mediante huevos (los monotremas aún lo hacen). En los restantes mamíferos (terios), el huevo fue retenido y el embrión avanzó su desarrollo en el interior de la hembra. Estas habilidades lograron controlar la gestación hasta el momento del nacimiento.

Un grupo de estrategias se relaciona con la fecundación, implantación y desarrollo del óvulo fertilizado. En principio existe un retardo en la fertilización del óvulo (algunas hembras almacenan el esperma hasta que las condiciones son favorables). En otros casos, se retarda la implantación del óvulo fecundado. Una tercera alternativa es el desarrollo diferido, donde el embrión implantado permanece sin crecer durante cierto tiempo. Todas estas variantes, como las semillas en las plantas, tuvieron como ventaja que el nacimiento se coordinara con una época de mejores oportunidades en el ambiente.

El segundo grupo de estrategias y sin duda la más importante, se relaciona con el momento del nacimiento. Hace unos 150 Ma, entre los primeros mamíferos terios, que seguramente ponían huevos, surgió un desacople temporal entre el momento del desove y el del nacimiento, por lo que el huevo quedó retenido más tiempo del apropiado y el embrión nació en el interior de la hembra.

Evidentemente, esta modificación no fue fatal para esta especie y el grupo siguió adelante. Tiempo después, variaron los tiempos de retención. En unos, que llamaremos marsupiales, el embrión nace en un estado muy temprano (altricial), por lo que es imprescindible que se refugie en un pliegue de piel llamado marsupio donde se alimenta hasta poder salir y vivir junto a la madre.

En los otros, los placentarios, el huevo sin cáscara forma íntimas conexiones con el ovario y los tejidos maternos formando la placenta. El nacimiento se da en un estado más avanzado de la gestación. Como amniotas, son las distintas capas del huevo o de la placenta y su conexión al cordón umbilical los que atienden las funciones de nutrición, respiración y excreción del feto.

A diferencia de los reptiles, los sinápsidos y sus descendientes mamíferos se caracterizan por la abundancia de glándulas en la piel. Entre los abundantes tipos de glándulas están las sudoríparas, que son útiles en el control de la temperatura por transpiración. Son escasas en carnívoros, están ausentes en acuáticos, elefantes y edentados, y se hallan sectorizadas en los pies de los roedores. En los humanos se distribuyen por el cuerpo excepto en los labios, oídos, uñas y glande. Ante el estímulo involuntario del sistema nervioso simpático en un momento de miedo, al contraerse los músculos de las células mioepiteliales, se nos erizan los pelos y las glándulas sudoríparas vierten su contenido produciéndonos el sudor frío.

Las glándulas odoríferas sirven como defensa, en el reconocimiento de la especie y como atracción sexual.

Las glándulas sebáceas se asocian a funciones de impermeabilización de la piel o los pelos. Pueden hallarse en sectores o faltar, como en cetáceos y perezosos. Están asociadas a los pelos y entre sus muchas funciones producen el cerumen del oído.

A partir de estas glándulas se originaron las glándulas mamarias. Estas glándulas productoras de leche para la alimentación de las crías son una estrategia casi exclusiva de los mamíferos y se originó ya durante el Jurásico. Sin embargo, la hormona que controla en las hembras la producción de leche es la prolactina, una hormona muy antigua (que procede del Cámbrico) y es muy usada en todo el reino animal para distintas funciones. Aunque antiguamente se pensaba que surgieron a partir de sudoríparas por sus semejanzas en el tejido muscular, las sudoríparas son de origen más externo (epidérmicas) y responden a la adrenalina (sistema simpático), mientras que las mamarias y las sebáceas son más internas (dérmicas) y responden a oxitocina, por lo que se las considera sebáceas.

La aplicación de estrógenos y progesterona en glándulas sebáceas de conejos machos hace que desarrollen mamas.

El origen de la lactancia

La leche es mucho más que un alimento, es un cóctel de proteínas que son compartidas con el sistema inmunológico innato. La leche esta formada por agua,

grasa, carbohidratos, proteínas y azúcar, mezclados con antibióticos, por lo que desempeñan el doble papel en la inmunidad y la nutrición. Por ello se piensa que las mamas de mamíferos son el producto, como tantas otras veces, de un cambio de función de una estructura preexistente.

Las glándulas mamarias pudieron tener su origen en glándulas que supuraban una mucosidad bactericida que protegiera la piel y que luego fue usada por los recién nacidos como alimento y protección.

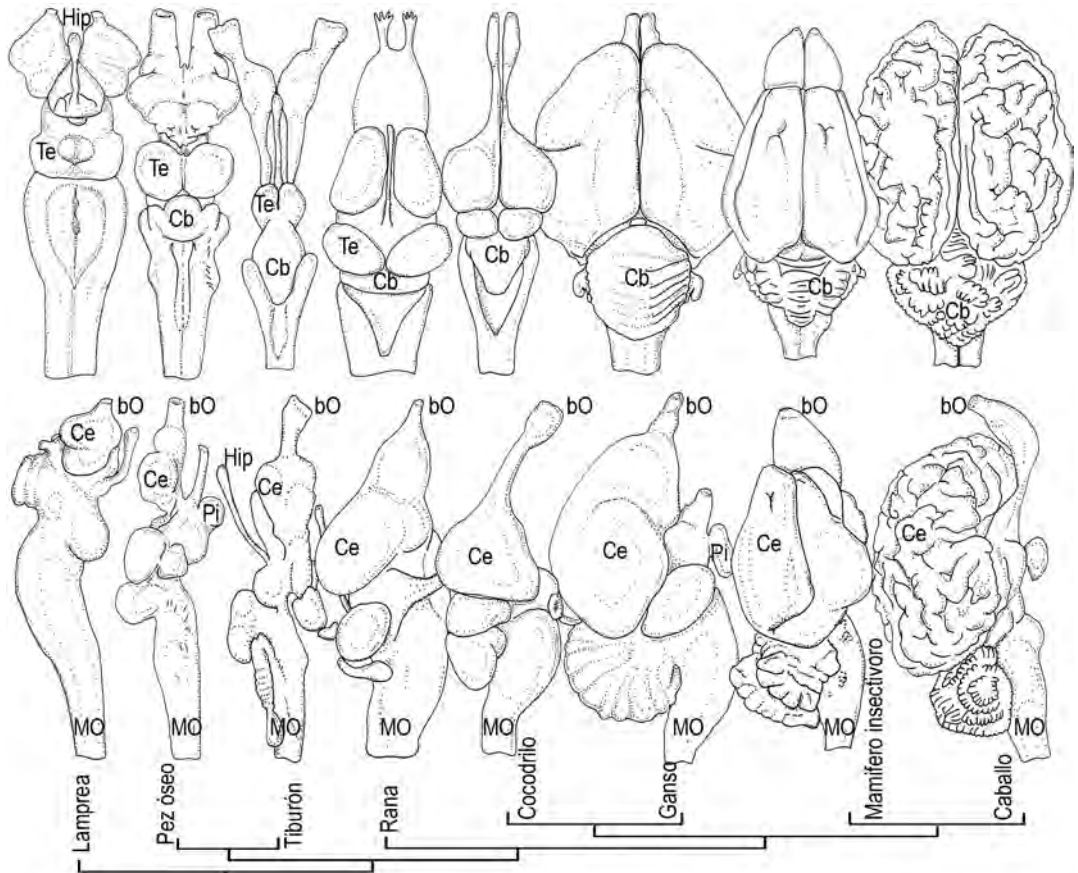
El sistema inmunológico innato es el más primitivo de los sistemas de defensa ya que utiliza pequeñas moléculas de proteínas que reconocen a otras moléculas de la superficie microbiana. Es la primera línea de defensa y no está especializada (el origen se estudia en el capítulo 8). Cuando se analizó la composición de la leche materna de los mamíferos, se encontró que un componente básico son los protectores inmunológicos.

Pero además, los nutrientes de la leche se producen desde proteínas del sistema inmunológico y los reguladores moleculares de la lactancia son compartidos con los inflamatorios.

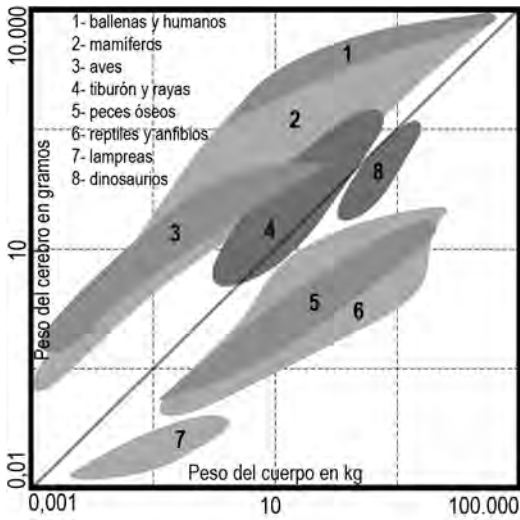
Partiendo desde bactericidas y con el agregado de materias ricas en calorías se aumentó notablemente el valor nutricional de aquel moco primigenio, lo que terminó siendo la leche. El componente esencial nutritivo de la leche es la lactosa (el azúcar de la leche). Los azúcares y las grasas son producto de la actividad de proteínas asociadas a la inmunidad innata. La prolactina es una hormona clave en la lactancia y también se comporta como anti-inflamatorio.

En consecuencia, las glándulas mamarias habrían pasado de ser un órgano de protección inmunitaria a ser un órgano del sistema reproductor exclusivo de los mamíferos.

En los distintos linajes de mamíferos, puede verse



14.14. Evolución del cerebro. bO bulbo olfatorio, Hip hipófisis, Ce cerebrum, Cb cerebelo, Te tectum, MO médula oblonga, Pi pituitaria, LO lóbulos ópticos.



14.15. Este gráfico (en escala logarítmica en ambos ejes) muestra el peso del cerebro medido en gramos en función del peso del cuerpo en kg. Se observa una amplia dispersión de valores. Pero, en líneas generales, las aves y mamíferos tienen un peso de cerebro diez veces mayor a reptiles lepidosaurios de igual masa corporal. Los humanos y cetáceos tienen un cerebro proporcionalmente mayor a los de roedores, insectívoros y marsupiales. Los dinosaurios no-avianos se encuentran entre los reptiles lepidosaurios y los mamíferos. *Archaeopteryx* muestra un cerebro intermedio entre el de un lagarto y un ave actual de tamaño similar (250 a 500 gr.). Pero *Ornithomimus* (un dinosaurio carnívoro) tiene un valor en el rango de las aves vivientes.

una distinta estructura y ubicación de las glándulas. En los monotremas son glándulas tubulares que forman dos zonas lácteas sin pezón, funcionales tanto en machos como hembras. En el *Echidna* abren al interior de un tipo de marsupio. En los terios las glándulas son de distinta estructura (alveolares) y forman una agrupación, la mama, cuyos muchos canales convergen en un pezón, como se da en algunos carnívoros y en *Homo*.

En los marsupiales, los insectívoros y algunos roedores, hay un pezón por cada ducto. En los ungulados, como las vacas, un falso pezón da al exterior desde una cisterna interior a la que en realidad desembocan las glándulas.

La posición de las glándulas varía: pueden ser ventro-laterales (perros, gatos, edentados, por ello amamantan acostados de lado); torácicas (murciélagos, sirenios

y primates); axilares (lemures voladores y elefantes); inguinales (cetáceos, caballos y ganado) o combinadas (insectívoros).

2.3. La evolución del cerebro

El tamaño del cerebro se relaciona con las costumbres del animal. Un animal herbívoro requiere una menor capacidad cerebral para su vida cotidiana. Pero un cazador necesita una coordinación nerviosa mayor y por lo tanto el sistema nervioso central deberá estar más desarrollado.

A lo largo de la evolución han aparecido seres con cerebros de mayor volumen y complejidad. La información básica se obtiene de los ejemplares actuales y se puede extrapolar hacia el pasado, en tanto la paleontología aporta datos sobre ciertos cambios globales, como el volumen y la topología de la superficie del cerebro que ha quedado impresa en los huesos fósiles del cráneo.

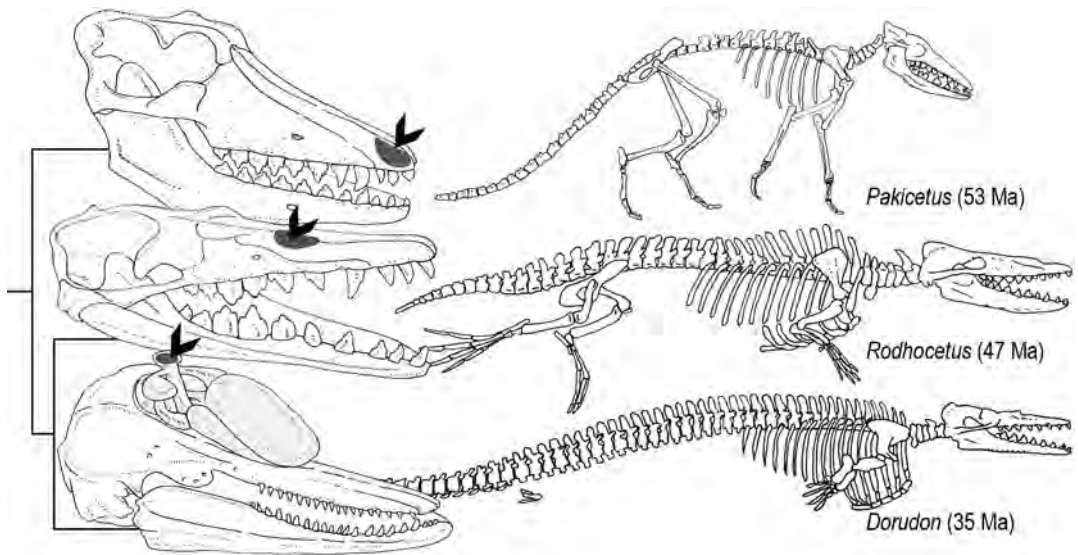
Se ha podido avanzar muy lentamente en entender los cambios que caracterizaron a la evolución del cerebro. Se sabe que todos los vertebrados comparten una segmentación semejante del cerebro.

Las neuronas del cerebro se agrupan en 'centros funcionales' donde se correlacionan impulsos y se integran para responder apropiadamente (*centros de correlación*) o coordinar mecanismos motores (*centros de coordinación*). En los más desarrollados, existen centros de asociación, que dan como resultado la memoria, el aprendizaje y la conciencia.

Así, se pueden distinguir distintos sectores: el prosencéfalo (relacionado con la olfacción; el telencéfalo, que porta los lóbulos olfatorios y hemisferios cerebrales y el diencéfalo); el mesencéfalo (relacionado con la visión, con los lóbulos ópticos); y el romboencéfalo (relacionado con la audición y la línea lateral en peces, con el metencéfalo y el mielencéfalo, parte de la médula). La totalidad de los segmentos aparecen muy temprano en la evolución de los vertebrados y han cambiado poco (Fig. 14.14).

El tamaño del cerebro es una de las características que más se ha usado para distinguir la evolución de los mamíferos por sobre el resto de los animales. Pero, ¿es un enfoque correcto? Para saberlo es necesario conocer mucho más sobre el cerebro que lo que hoy día sabemos. ¿Qué cambios ocurrieron, cómo y por qué han ocurrido? Son preguntas con pocas respuestas.

Con la información disponible es posible concluir que todos los vertebrados tienen igual número de divisiones en el cerebro (la única excepción es la ausencia de cerebellum en las lampreas); que a lo largo de la evolución aparecieron especies con un tamaño cerebral



14.16. La evolución de las ballenas se inicia hace 50 Ma a partir de artiodáctilos terrestres (como los hipopótamos). La capacidad de ecolocalización apareció unos 20 Ma más tarde.

mayor y este incremento se vio reflejado en un aumento de centros neurales (Fig. 14.15).

Un indicador sobre el tamaño del cerebro se obtiene mediante el Coeficiente de Encefalización CE. Se define a partir del promedio del volumen para un grupo de animales. El ser humano tiene un CE de 7; lo cual significa que tiene un volumen 7 veces superior al promedio de todos los mamíferos para un peso igual al humano.

Tomemos el caso de los dinosaurios comparados con otros reptiles. Los grandes saurópodos eran herbívoros y tenían un CE entre 0,2 y 0,35; en otras palabras, el cerebro era el 20-35% del de un reptil hipotético equivalente. Un cerebro tan pequeño hace suponer una baja ductilidad donde la principal ventaja era el tamaño. En el otro extremo tenemos a los terópodos, son los cazadores que requieren movimientos rápidos y coordinados, junto con buena capacidad de cálculo para la caza. Es así que los terópodos tenían un CE entre 1 y 2; es decir, poseían un cerebro con casi el doble del tamaño del reptil promedio. Llegando al extremo en el *Trodoon*, con un CE cercano a 5.

Otro indicador se puede obtener comparando el peso del cerebro y del cuerpo del animal. Normalmente se grafican ambos valores en una escala logarítmica. Tengamos presente que una comparación debe hacerse colocándose sobre una línea de igual peso corporal (una recta vertical) y observando el peso del cerebro. De esta forma, mamíferos y aves tienen, para pesos corporales equivalentes, tamaños de cerebro similares.

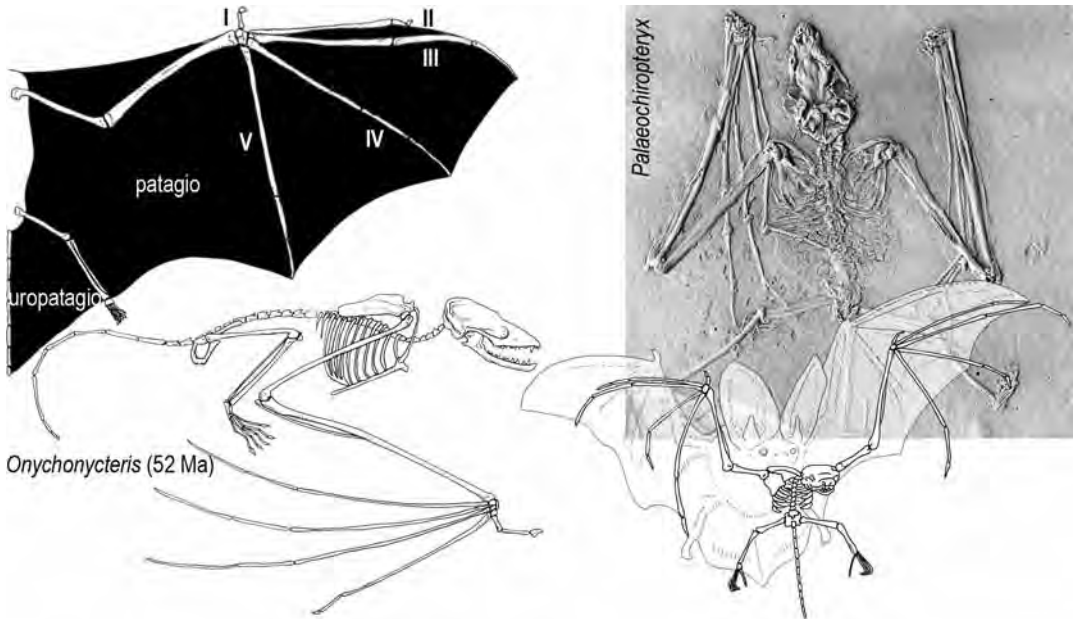
2.4. El sentido de ecolocalización

El primero en sugerir la capacidad de localización similar a un sonar fue Jacques Yves Cousteau (1910-1997) en el libro *El mundo silencioso* de 1953. Lo hizo al observar que las marsopas (pequeños cetáceos) podían cruzar el Estrecho de Gibraltar siguiendo una ruta ideal. Dos grupos de mamíferos, las ballenas y murciélagos, y algunas pocas aves (las lechuzas) desarrollaron el sentido de ecolocalización por iguales causas (localizar a las presas) pero en distinto medio (el agua y el aire). El sistema se basa en la emisión de cortas ráfagas de sonido de baja o alta frecuencia y la detección del eco con receptores direccionales para determinar la posición y distancia.

Evolución de las ballenas

Los cetáceos (ballenas y delfines) se originaron hace unos 50 Ma a partir de un animal cercano a los ungulados, pero los primeros indicios de ecolocalización no aparecieron sino hasta hace 32 Ma, cuando ya ocupaban todos los mares.

Las formas más antiguas relacionables con los cetáceos son *Pakicetus* (53 Ma), *Rodhocetus* y *Maiacetus* (47 Ma), de 3 metros de largo, encontrados en Pakistán, que permiten suponer que el origen de los cetáceos tuvo lugar en los remanentes del Mar de Tethis en una época en que la India, atravesando el actual Océano Indico, se disponía a chocar contra Asia. Entre Asia



14.17. Los murciélagos comenzaron a desarrollar la habilidad de vuelo hace unos 50 Ma. De acuerdo con evidencias recientes, la capacidad de volar fue anterior al desarrollo de la ecolocalización.

e India se extendía un remanente del antiguo Mar de Tethys donde, según los fósiles, se habrían originado los cetáceos.

Pakicetus era terrestre y parecido a un hipopótamo. La posición del oído, la forma del cráneo y los dientes de *Pakicetus* lo colocan como un pariente cercano a los cetáceos. Este ungulado terrestre habitaba las costas. Si *Pakicetus* era un ungulado relacionado a los artiodáctilos y las ballenas son realmente cercanas a él, entonces las ballenas son ungulados (Fig. 14.16).

Rodhocetus, en cambio, era semiacuático, y tenía una pelvis fusionada a las vértebras, las patas traseras diferenciadas y dientes que le permitían una eficiente caza marina. Por la estructura del tobillo se sabe que eran parientes de los actuales hipopótamos y cerdos. Por las patas (dedos largos y unidos con una membrana) se sabe que era semiacuático y las usaba para impulsarse en el agua. No utilizaban la cola para tal fin. Otra particularidad es que en la medida en que el grupo se va definiendo en lo que conocemos como cetáceos, se pierden los dientes diferenciados y se pasa a una estructura de dientes iguales (homodoncia).

El reciente hallazgo de una hembra del cetáceo temprano *Maiacetus inuus* con un feto en su interior permitió conocer aspectos de su reproducción. Como el feto estaba colocado cabeza abajo como en los mamíferos terrestres, se supone que debe haber parido en tierra

firme. No obstante, aunque los dientes de esta especie indican claramente que comían peces, probablemente descansaban y parían en tierra.

Casi todo, excepto la respiración, cambió durante esa transición. Poseían cuatro patas modificadas que facilitaban la natación y, aunque podían soportar su peso en tierra, no podrían llegar muy lejos.

Dorudon, con 35 Ma de antigüedad, vivió en casi todos los mares del mundo y es un cetáceo carnívoro que no tenía un buen sentido de la ecolocalización. La reducción de los miembros posteriores da lugar a que sean usados como sostén de los órganos genitales. *Dorudon* muestra un aumento en la cantidad de vértebras con lo que el cuerpo se estira y el largo del tronco llega a los seis metros, permitiéndole el uso de la cola como propulsor.

Es muy probable que estos mamíferos tuvieran un apareamiento y parto, así como el descanso en la tierra, de un modo semejante al de los lobos marinos actuales.

El estudio de la proporción de isótopos de oxígeno en los huesos de los primeros cetáceos muestra una pobre proporción del isótopo 18 del oxígeno (O_{18}) frente al O_{16} . Dado que la proporción de O_{18} es mayor en el agua de mar que en el agua dulce y el oxígeno se incorpora en los huesos a partir de la comida, es evidente que pasaban mucho tiempo fuera del agua.

Los ancestros de los cetáceos eran herbívoros y

omnívoros, pero sus descendientes cambiaron la dieta a peces y plancton. La dentición cambió radicalmente también. Hace unos 25 Ma (en el Mioceno) los cetáceos se dividieron en dos grupos, aquellos con dientes puntiagudos, capaces de cazar, y aquellos con barbas que les permiten filtrar. Las barbas de las ballenas actuales se encuentran formadas por placas de queratina (el material de las uñas) que cuelgan desde arriba, en el maxilar.

Con las narinas, la evolución de los órganos de ecolocalización muestra que la abertura emisora se movió desde el extremo del hocico hacia la parte superior de la cabeza. También la recepción se movió desde el extremo del oído hacia la mandíbula que, en forma de "Y", funciona como un diapasón (Fig. 14.16).

Uno de los primeros cetáceos, *Rodhocetus*, poseía un conducto lleno de aire que le permitía oír fuera del agua y un canal de grasa en la mandíbula que conducía las ondas en el agua. De esta forma mantenía la funcionalidad dentro y fuera del agua.

No obstante, las ondas transportadas por el canal de grasa bajo la mandíbula llegaban a ambos oídos a la vez, impidiendo determinar la posición de la fuente de sonido tal como ocurre en un medio aéreo. En el aire, los dos oídos reciben las señales sonoras con leves diferencias de amplitud y fase, lo cual permite determinar la posición de la fuente. Los mejores ecolocalizadores entre los cetáceos poseen sacos de aire que aíslan los sonidos, que llegan a los oídos. Es un mecanismo que mejora la detección direccional de la fuente.

Inicialmente, la ecolocalización fue usada para seguir a cefalópodos como el *Nautilus*. Pero hace unos 10 Ma estas presas habían disminuido en cantidad refugiándose en los arrecifes protegidos. Entonces, sobrevivieron los que, con un mejor sonar, podían localizar a los calamares.

A diferencia de los *Nautilus*, que poseen una conchilla dura, los calamares tienen sólo un cuerpo blando

y llegan a aguas profundas y oscuras durante el día. Así, solo las ballenas con una ecolocalización mejorada se vieron favorecidas en un medio donde la visión es casi imposible.

La evolución de los murciélagos

El otro grupo de mamíferos que desarrolló la ecolocalización tuvo su origen hacia la misma época que los cetáceos. Sin embargo, debido a su tamaño reducido, los fósiles son menos frecuentes. En esta historia no encontraremos etapas intermedias; los murciélagos de hace 52 Ma son casi iguales a los actuales; el desarrollo ocurrió en pocos millones de años.

El murciélago más antiguo conocido, *Onychonycteris*, vivió hace 52 Ma en Norteamérica. El reporte del hallazgo, publicado en 2008, muestra que tenía las alas y el sistema muscular adecuados para el vuelo activo (Fig. 14.17). Sin embargo, no tenía un órgano de ecolocalización desarrollado, el cual sí se observa en los murciélagos inmediatamente posteriores.

Como en los cetáceos el cambio en la movilidad de los sensores fue anterior al desarrollo del órgano de orientación.

Estos primeros murciélagos muestran una relación alar que sugiere un vuelo ondulatorio, combinando aleteo y planeo. Este tipo de vuelo es más lento pero a la vez más económico.

También se observa la presencia de un uropatagio, el pliegue de piel que une las patas con la cola. Se trata de un ala adicional que permite un vuelo de menor velocidad para capturar insectos.

Como la dentición muestra que eran insectívoros y no disponían aun de la ecolocalización, la detección de las presas se lograría mediante la vista. Por ello, serían probablemente diurnos o crepusculares. Muchas de estas características permanecen inalterables hasta el presente.

Anexo: La evolución en acción

Un pequeño paso para la Humanidad

A1. Los protagonistas

Somos humanos

“Somos la especie superior, la cúspide de la evolución. Nuestro planeta es el centro del universo. Nuestro dios es el único verdadero y los de los demás son mitos. Las especies del planeta sólo están ahí para que nos sirvan de comida o abrigo”.

Estos conceptos, producto de un cerebro desarrollado pero con una visión ajena a la realidad de su entorno, es la que hemos mantenido durante muchos siglos. Felizmente, esta visión ha cambiado con los años y muchos han logrado una comprensión más holista de la interacción de los humanos con el resto del planeta como parte de un todo indivisible. Hoy sabemos que no hay especies “más primitivas” y especies “más evolucionadas”. Todas recorrieron el mismo camino y todas evolucionaron a su modo, ya que la evolución no se detiene, ni siquiera en las bacterias. Todas las líneas evolutivas tienen la misma importancia y antigüedad. Aún los que

a simple vista se parecen a sus ancestros de millones de años atrás y nos hacen creer que nada han cambiado, claramente nos engañan. Los cambios evolutivos no se detienen nunca, surjan o no de allí nuevas especies.

Hemos colocado al estudio de la humanidad hacia el final del libro, convirtiéndolo de esta forma, en el corolario. Tal vez podríamos haberlo tratado luego del capítulo 10 siguiendo la secuencia de los sinápsidos terápsidos. Entonces, el final del libro correspondería a las aves, que son en realidad los vertebrados terrestres más exitosos de nuestros tiempos, con el mayor número de especies. Entonces, nos preguntaríamos ¿Es el mejor corolario para un libro sobre la Historia Natural? ¿No suena fuera de lugar? En definitiva cualquier final es el correcto porque la historia transcurre en paralelo para todos los grupos de seres vivos y una línea es tan importante como cualquier otra.

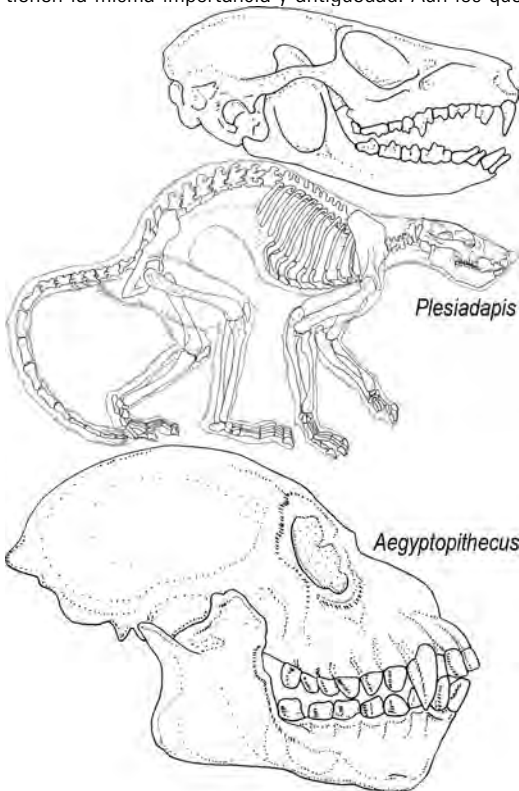
El orden Primates

Los humanos somos la única especie sobreviviente del género *Homo*, que se originó en África a principios del Pleistoceno. Somos parte de los Hominidae, una familia de primates catarrinos y, como tales, uno de los 28 órdenes vivos de mamíferos.

Los más antiguos primates fósiles datan de hasta hace unos 70-60 Ma. Uno de los mejor conocidos, *Plesiadapis*, se ha hallado en varios continentes (Fig. 14.18). Este primate arborícola, de un aspecto parecido al de la actual *Tupaia*, tenía garras inmóviles, los ojos a cada lado de la cabeza y se alimentaba de frutas y hojas.

A diferencia de la mayoría de los primates, carecían de un pulgar oponible en el pie y sus dedos poseían garras en lugar de uñas planas. Esto los coloca en el borde de la definición de primate, pero eran parte del mismo linaje.

En el Oligoceno y desde África, grupos de primates, resistiendo el hambre y la fatiga, tal vez porque el árbol donde dormía cayó al río, fueron llevados a la deriva sobre una isla flotante de vegetación, mar adentro por una tormenta. Así, se expandieron los primates hacia Sudamérica formando un grupo aislado (los monos del



14.18. *Plesiadapis*, con 70-60 Ma de antigüedad se encuentra entre los primeros primates. Un primate cercano a los homínidos es *Aegyptopithecus* con 29 Ma de antigüedad.

nuevo mundo). Lo hicieron gracias a que la separación continental era menor y, sea a través de pequeñas islas o de balsas naturales movidas por tormentas, permitieron el desplazamiento siguiendo las corrientes oceánicas desde África hacia América.

Una vez que llegaron, tal vez acompañados por roedores (¿vivían en el mismo árbol o vinieron por separado?), se expandieron al sur. Aquellos monos sudamericanos se paseaban por los bosques subtropicales de Santa Cruz, hace 16 Ma. Uno de ellos (*Killikaika blakei*), aunque pequeño, tenía un cerebro mucho más grande que los de sus contemporáneos en África. Esto muestra que la tendencia al aumento del cerebro en el linaje no se limitó a lo ocurrido en África, sino también en Sudamérica, entre los platirrinos patagónicos. De hecho el cerebro de *Killikaika* era comparable al de sus parientes actuales, los cebinos (*Cebus*, *Saimiri*, y formas extintas de Patagonia y Colombia), monos sudamericanos de complejo comportamiento social, lo que se manifiesta en un sistema visual avanzado y gran desarrollo cerebral.

Ameghino y los monos

Sin la información de la que disponemos hoy y mucho antes de la aparición de los fósiles africanos, Florentino Ameghino postuló en 1831, tras el descubrimiento del pequeño primate *Homunculus patagonicus*, que los humanos se habían originado en América a partir de los monos platirrinos patagónicos y que las pampas argentinas habían sido la cuna de nuestra especie. Luego, los humanos habrían poblado los demás continentes.

Ameghino se basó en fragmentos óseos que él asignó a *Tetraprothomo*, un teórico *Triprothomo*, y restos craneanos patológicos como los del *Diprothomo*, cuya frente inclinada llevó a Ameghino lógicamente a considerarlo como cercanamente emparentado con los monos.

El paleontólogo consideró que la evolución de los parientes de los homínidos había transcurrido a lo largo de algunos procesos particulares, como el de la bestialización, un proceso teórico que se manifestaba en huesos muy elaborados, engrosados, con crestas y rugosidades, que impedían al cerebro seguir creciendo. Para Ameghino, los chimpancés y gorilas no eran semejantes al ancestro común con el hombre ya que habían sucumbido al irreversible proceso de bestialización.

En lo que estaba cierto es en que tanto esos grandes simios como nosotros provenimos de un ancestro común, que es distinto tanto a ellos como a nosotros. Estudios posteriores demostraron el origen africano de los humanos, dando por tierra con las propuestas de Ameghino sobre el origen de los humanos. Sin embargo, así es

la ciencia. Nadie es dueño de la verdad, sino apenas de propuestas apoyadas por la evidencia. Las hipótesis se transforman en teorías válidas mientras no se halle información que las invalide.

Los simios antropoides más antiguos conocidos provienen del Eoceno (40 Ma) de Burma. Tanto *Amphipithecus* como *Pondaungia*, se hallarían cercanos al punto de divergencia entre los simios y el resto de los monos.

Hace 29 Ma, vivió en Egipto (Fig. 14.18). *Aegyptopithecus*, primate hominoideo, cercanamente emparentado con los grandes simios. Su largo hocico y pequeño cerebro lo asemejan a los lemures, pero en realidad es un pariente de los primates antropoideos. Puede considerárselo uno de los más tempranos simios. *Aegyptopithecus* tenían un movimiento cuadrúpedo arbóreo que le permitía saltar y suspenderse en las ramas. Por la forma de los ojos, se piensa que eran diurnos.

Las diferencias en el tamaño de los dientes muestran un marcado dimorfismo sexual, lo que indica que deberían vivir en grupos grandes. Los primates que tienen un alto grado de dimorfismo sexual (como los babuinos) a menudo viven en grandes unidades sociales, mientras que los que tienen poca diferencia (como los gibones) viven en grupos más pequeños.

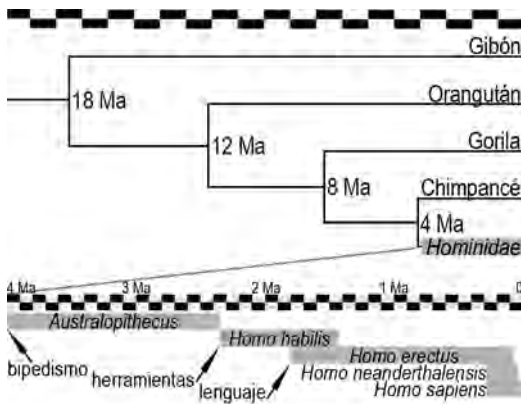
Lo primero es la familia: los primeros homínidos

Los humanos pertenecemos a la superfamilia de los Hominoidea u hominoideos, que incluye a los hilobátidos (gibones), a los ponginos (orangutanes) y a los homínidos, familia que a la vez incluye a todos los géneros cercanos al hombre (los grandes simios). Los homínidos incluyen entonces a las subfamilias de los gorilinos (gorilas), los paninos (chimpancés) y los homíninos.

Todos los homínidos son primates grandes (más de 50 kg), con brazos muy desarrollados. Los caracteriza el porte vertical y cerebros grandes y complejos. Todos tienen 32 dientes y las narinas pegadas y apuntando hacia abajo. Son omnívoros, pero principalmente vegetarianos. Los homínidos tienen una diferencia sexual en el tamaño a favor del macho; todos muestran cuidado parental de las crías y un comportamiento social complejo. África parece haber sido el proveedor habitual de homínidos para Asia y Europa. La primera oportunidad ocurrió hace 17 Ma, antes que el mar Mediterráneo comenzara a abrirse.

Entre los homínidos conocidos en el registro fósil destacan los driopitecos (como el pequeño *Proconsul*) que ya vivía en las sabanas y *Kenyapithecus*, del este de África.

Ante la falta de un registro fósil abundante, recurrimos al reloj molecular para conocer la historia de



14.19. Los grupos de Homínidos vivos comenzaron a separarse hace unos 18 Ma. La subfamilia Homininae tiene entre 4 y 6 Ma y el género *Homo* 2,5 Ma.

los homínidos vivos. La molécula de hemoglobina tiene 141 aminoácidos y la unidad de tiempo para el reloj molecular de la hemoglobina indica un tiempo de 3,7 Ma por cada cambio de aminoácido. Aplicando este reloj a los homínidos llegamos a la conclusión de que los gibones se separaron de nuestro linaje hace 18 Ma, los orangutanes hace 12 Ma, los gorilas hace 8 Ma y el chimpancé hace unos entre 5 y 4 Ma (Fig. 14.19).

Mientras el ADN humano es en un 98,4% igual al chimpancé, la molécula de hemoglobina es exactamente igual. La cercanía bioquímica es sorprendente. Sin embargo, los chimpancés no contraen SIDA, Alzheimer y otros males que sí afectan al hombre, ¿es posible que la causa se encuentre en esa pequeña diferencia genética?

En África, hace unos 7 Ma, un grupo de primates homínidos pasó por un proceso evolutivo conocido como neotenia, presente en mayor o menor grado en la evolución de todos los seres vivos, que hizo que los adultos parecieran individuos jóvenes de sus ancestros. Entre esas características se hallaban una gran cabeza y poco pelo. Ya hemos visto este proceso en muchos grupos a lo largo de estas páginas.

Los Homininos

Los homínidos compartimos la misma familia junto al gorila y al chimpancé y los homínidos (de la subfamilia Homininae), formamos un grupo mayoritario que incluye a los más relacionados con los humanos.

El desarrollo de un cerebro notablemente grande en relación con el cuerpo no fue explosivo sino gradual a lo largo de una multitud de homínidos africanos del grupo de los homínidos.

Entre los primeros homínidos conocidos se destaca *Sahelanthropus tchadensis* (apodado "Tumai"), una forma de dientes pequeños que vivió hace casi 7 Ma en una zona pantanosa que hoy es el desierto de Djurab (Chad), junto con la especie *Australopithecus bahrelghazali*, al oeste del valle del Rift, mostrando tal vez una primera dispersión del grupo.

A2. ¿Pequeños o grandes ajustes?

El origen del bipedismo en los primates

Los primates son originariamente arborícolas y por ello tienen en su mayoría un movimiento cuadrúpedo. Utilizan los cuatro miembros para sostenerse, columpiarse y alimentarse. El pulgar opuesto en las manos y pies sumado a una visión estereoscópica que permita acertar a la rama correcta sin errores son las claves para la vida en los árboles. No obstante, en los chimpancés, una extensión de la palma de la mano (metacarpianos más largos) hace que el pulgar haya quedado mucho más distanciado del resto de los dedos que en los humanos.

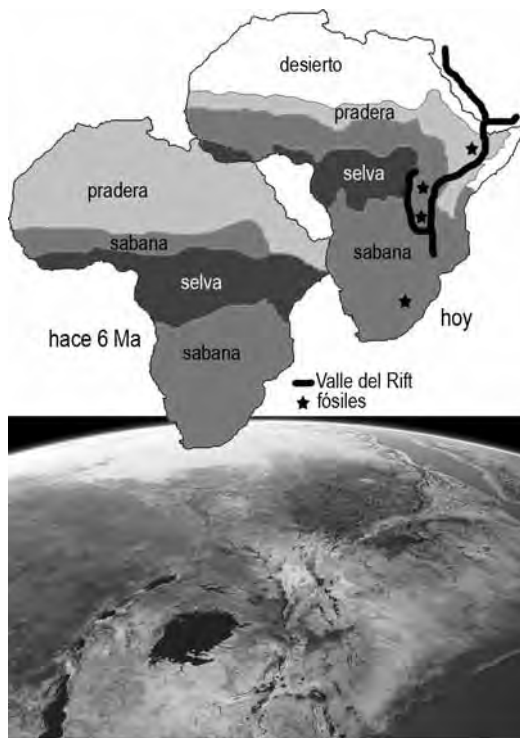
Hace cerca de 15 Ma, una mutación en un grupo de primates homínidos les permitía incorporarse y mantenerse erguidos por mucho tiempo. Aunque otros primates pueden hacer esto y, de hecho, es un comportamiento simpático en perros de las praderas y suricatas, en estos homínidos bípedos podía mantenerse por más tiempo, e incluso podían desplazarse así. Muchas de sus especies tenían colmillos reducidos.

El homínido *Orrorin tugenensis*, que vivió en Tugen, Kenia, hace al menos unos 6 Ma, era un omnívoro de dientes pequeños y de 1,40 m de altura, semejante a un chimpancé pero, sus fémures de forma y tamaño acordes a la disposición de la articulación con la pelvis, evidencian que podían caminar como bípedos.

A pesar de que los monos sudamericanos desarrollaron un cerebro relativamente grande antes que los africanos, nunca tuvieron la mutación que los hizo caminar erguidos. Tal vez por ello, su modo de vida arborícola prevaleció y se fueron retrayendo hacia el Norte durante el proceso de aridización que hizo desaparecer de la Patagonia a los bosques subtropicales.

En África, el registro fósil de los homínidos de la jungla es muy precario, ya que las condiciones climáticas allí son muy poco propicias para la fosilización (la humedad y los suelos ácidos disuelven los huesos con facilidad). En cambio, homínidos que habitaran un ambiente más árido tendrían mejores posibilidades de fosilización.

Es altamente posible que el bipedismo se haya dado en los bordes de la selva (no en la sabana), donde la



14.20. Un cambio climático producido por la formación de un proto-océano en las sabanas del oriente del África habría generado las condiciones adecuadas para que prosperara el bipedismo entre los homíninos.

posición erguida permitía alcanzar frutos (por ejemplo higos) de los árboles, pero rápidamente demostró su utilidad en las praderas.

Prueba de esto es que aunque la mayoría de los animales tienen la capacidad de sintetizar vitamina C, los homíninos no. Esta modificación no habría sido mortal en una especie que viviera originalmente en la selva y se alimentara de frutos, sustituyendo ampliamente la vitamina C no generada. En las especies de las praderas, habría sido un bien más difícil de obtener.

El nacimiento de un océano

Hace unos 12 Ma, un océano comenzó a nacer en África oriental. No era la primera vez, por supuesto. Uno (el Océano Atlántico), nació separando África de Sudamérica. Luego nació otro (el Mar Rojo) que se halla en plena expansión. Como todos, este nuevo océano comenzó con un punto más caliente bajo la corteza de África, que hizo que mucho magma fundido se acumulara bajo la corteza. Luego la zona se deprimió y se formó una zona baja por donde corrían ríos, se formaban lagunas

y acudían manadas a comer y beber, en fin, un paraíso para vivir: el Gran Valle del Rift (Fig. 14.20).

Este es un borde divergente donde África se dividió en dos placas continentales que ahora mismo se están separando. En algunos millones de años, el agua lo inundará y será mar, si es que el proceso no queda abortado, como ocurrió con la llanura Chacoparanaense en Argentina, que aun guarda bajo su superficie aquel magma acumulado y endurecido.

Sin embargo, la zona no es un bosque tropical ya que los bordes del valle forman una pantalla montañosa que en el futuro serán los bordes de ese océano. Ese paisaje serrano produjo hace 8 Ma una interrupción en el pasaje de los vientos cargados de humedad provenientes desde el Atlántico. Estos vientos, que alimentaban a la selva, cambiaron de dirección y, al interrumpirse la circulación, el clima empezó a cambiar. Selva a oeste y sabana al este (Fig. 14.20).

La diversidad climática de África y la falta de cadenas montañosas demasiado extensas que propiciaran vastas glaciaciones contribuyó a la existencia de numerosas especies de homíninos. Algunas especies, comedoras de hojas tiernas, vivían más cerca de las zonas selváticas, mientras que otras aprovechaban los recursos de las grandes praderas africanas: las sabanas.

El bipedismo

Así, según la hipótesis más aceptada, este cambio climático habría favorecido la preservación del modo de vida erguido entre los homíninos bípedos. Aunque en ámbitos abiertos no podían escapar fácilmente de un predador, el caminar erguidos permitió apostar vigías de un modo similar a como lo hacen hoy las suricatas. Ante la presencia de un predador, las alternativas estaban en la carrera o en la coordinación social para repelerlo en conjunto. Mientras que entre la maleza densa las hembras debían caminar con las crías a cuestas, en los pastizales podían usar los brazos para llevar a las crías que no se aferraban con fuerza como las de otros simios.

A la vez, el transporte de la cría dificultaría la obtención de alimento pero si dejaba a las crías solas el riesgo sería muy alto. La utilidad del auxilio del macho en todo el tiempo del año podría haberse relacionado a una receptividad sexual permanente, aun fuera del período de estro. Así, la permanencia con la pareja seleccionada sería beneficiosa para la especie. Paralelamente se beneficiaron los machos menos agresivos y que colaboraban más en el cuidado de las crías.

Los restos de *Orrorin* muestran que existían homíninos bípedos hace ya 6 Ma, como lo confirmaría *Sahelanthropus* (aunque solo representado por un cráneo). Esto parece fortalecer la hipótesis de Deloison,

que sostiene que el bipedalismo fue heredado por los homínidos y se perdió en otros grandes simios. En otras palabras, los grandes simios serían ramas que perdieron el bipedalismo, o, en palabras de Ameghino, se “bestializaron”. Por ello es posible que la marcha bípeda estuviera ya presente en los ardipteicos. A principios de los años 90, se descubrieron en Etiopía restos de *Ardipithecus ramidus*, de más de 4 Ma. La pelvis y la columna recta indican que eran bípedos, pero el dedo gordo del pie, dirigido hacia adentro, indica que no era demasiado diestro para una larga caminata.

Sabemos que la marcha bípeda estaba ya completamente desarrollada hace 3,5 Ma; así lo demuestran los famosos hallazgos de *Lucy* y las huellas de Laetoli, África (Fig. 14.21, 14.23).

Entre las ventajas que otorga este tipo de movimiento se hallan:

- Permite observar el horizonte por encima de la vegetación de la sabana, descubrir a los cazadores encubiertos e identificar una arboleda cercana que sirva de refugio.
- Facilita el transporte de comida y crías.
- Expone menor superficie al sol, aprovecha la brisa para evaporar el sudor ayudando en la termorregulación y reduce el consumo de agua por transpiración.
- Aleja el cuerpo de la refracción del piso en las zonas áridas, contribuyendo con la termorregulación (esta explicación también se utiliza para el bipedismo de los dinosauriomorfos).

Entre las desventajas podemos citar:

- Lleva tiempo desarrollar las habilidades para caminar así (no menos de un año).
- Es más lenta que la movilidad cuadrúpeda, pero menos costosa en energía. Esto es útil en la sabana donde la disponibilidad de alimento es menor que en la selva.
- El parto en un animal bípedo es más dificultoso debido a la estructura de la pelvis.

Varias modificaciones físicas se relacionan a la adquisición del bipedismo.

- Un cambio en la posición de la unión entre el cráneo y el cuello que torna a la cabeza directamente vertical.
- La columna vertebral desarrolló una curvatura en la cintura que permite sostener mejor la parte superior del torso.
- La pelvis también se puso vertical lo que disminuyó la velocidad de movimiento.
- El canal de parto se extendió, por lo que debió ajustarse la forma del parto. Las crías deben nacer algo prematuras y cambiar el ángulo de la cabeza para poder pasar por la pelvis. Por ello, el período de

dependencia materna aumentó. Esto fue una importante limitación en los homínidos de la sabana para el acarreo de las crías. Las crías humanas nacen casi desvalidas y requieren años para desarrollar el movimiento y la visión coordinada.

- En las piernas, el fémur giró ubicándose debajo de la pelvis y la rodilla se ajustó permitiendo la caminata en lugar de los movimientos en los árboles.
- El pie perdió su capacidad prensil ya que el pulgar se alineó al resto de los dedos. A la vez, logró mejorar la estabilidad bípeda.

El resultado es un homínido que es altamente especializado en su modo de caminar pero generalista en otros aspectos, y por ello, aunque altamente vulnerable en condiciones naturales, resulta muy adaptable.

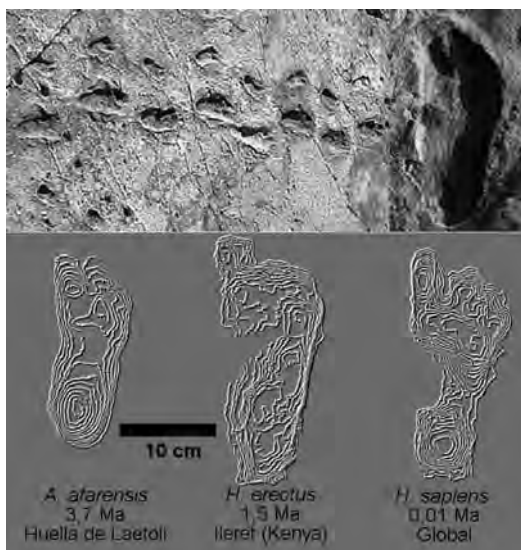
Otros bípedos han sido estudiados en comparación con el desarrollo humano. Un caso mediático es el del terópodo *Troodon*, el de mayor encefalización entre los dinosaurios, estereoscópico, con una cola no muy larga y un dedo oponible a los demás. El paleontólogo Dale Russell propuso que si los dinosaurios no se hubieran extinto tal vez su linaje hubiera podido desarrollar una especie con características humanoides, o mejor dicho “dinosauroides”. El punto es: ¿qué ventaja adaptativa le hubiera representado en aquella época? ¿Por qué la selección natural hubiera favorecido su aparición? Evidentemente, no lo hizo. Sino, los “dinosauroides” hubieran existido.

Hay hipótesis alternativas que tratan de explicar el origen del bipedismo mediante la búsqueda del potenciador selectivo. Una de ellas dice que el bipedismo se generó en homínidos que habitaban zonas acuáticas. Se la conoce como la hipótesis del simio acuático. Si bien esta hipótesis se apoya en argumentos como la desnudez de los humanos, la respiración, la acumulación de grasa y la sudoración excesiva, tiene muy pocos adeptos entre la comunidad científica. De hecho, su principal problema es que intenta explicar estas características cuando en realidad estas surgieron evolutivamente por neotenia y luego permitieron o no a la especie sobrevivir en su ambiente.

Mandíbulas y alimentación

En general, los homínidos tenían una dentadura que les permitía comer casi de todo y, en efecto, eran omnívoros. Algunos, como *Australopithecus africanus*, tenían dentaduras muy fuertes pero otros, como las especies de *Homo*, en caso de nutrirse de alimentos que no podían masticar bien, deberían utilizar herramientas para romperlos.

Australopithecus africanus, con el apodo de “hombrerompenueces”, vivió en África hace más de 2 Ma.



14.21. La evolución en el modo de caminar de los homininos ha quedado plasmada en sus huellas. Aquí se comparan las famosas huellas de *Australopithecus afarensis* halladas en Laetoli, Tanzania por Mary Leakey, con las de *Homo erectus* y *Homo sapiens*. Todos ellos eran claros bípedos. Modificada de Science 323.

Sus premolares eran grandes y reforzados y les permitían romper grandes nueces y semillas duras para comer su contenido.

A lo largo de su evolución, sobrevivieron sólo homininos de mandíbulas más reducidas y una dentadura modesta, que era inútil en la defensa. Esto redujo también su capacidad de defensa y de consumo de alimentos en estado natural. La protección y la procura de alimentos pasó a ser un problema para un individuo, pero no tanto para un grupo organizado, un clan familiar.

El tipo de dientes condiciona el alimento que puede consumirse. Las aves, por ejemplo, tragan el alimento entero, no tienen dientes, pero su sistema digestivo permite esto y muchas tienen un sector del esófago, la molleja, altamente muscular y a veces con piedritas que tragan, y allí se produce un amasado y reducción de la comida sin desgaste de dientes. De hecho, para digerir el alimento típico de las aves (insectos, anfibios, reptiles y mamíferos) solo se necesitan enzimas. Distinto es el caso de las herbívoras.

Los ungulados, en cambio, mastican los vegetales por horas y la comida va y vuelve de los distintos estómagos hasta pasar a las cámaras fermentadoras

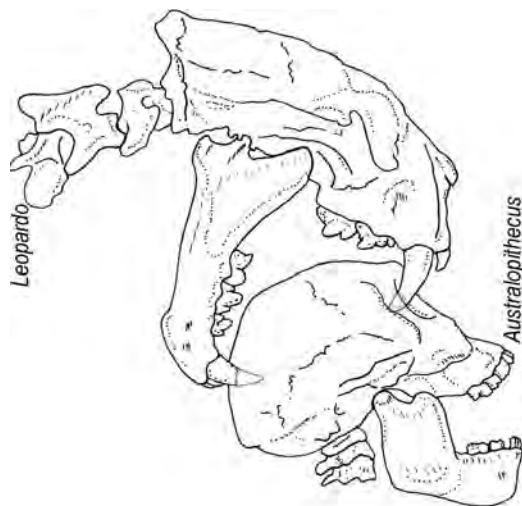
donde alojan bacterias capaces de degradar los vegetales. Los homininos bien podrían haber tragado sin masticar alimentos no vegetales, pero con los vegetales es distinto. Suelen contener sustancias abrasivas, en especial pequeñas espinitas de sílice (el mismo material de la arena) que desgastan los dientes rápidamente. Un alimento que no puede ser procesado, sencillamente no es alimento. La fuerte dentadura de nuestros ancestros indica que podían alimentarse de vegetales (y, de hecho, en gran cantidad para obtener suficientes energías). Cuando agregaron la carne les permitió tragarla sin masticar y obtener mejores resultados energéticos.

En la sabana, el alimento es abundante pero diferente al que provee la selva. Abundan las gramíneas y los animales herbívoros. Diferente alimento, diferentes exigencias para la mandíbula y dientes.

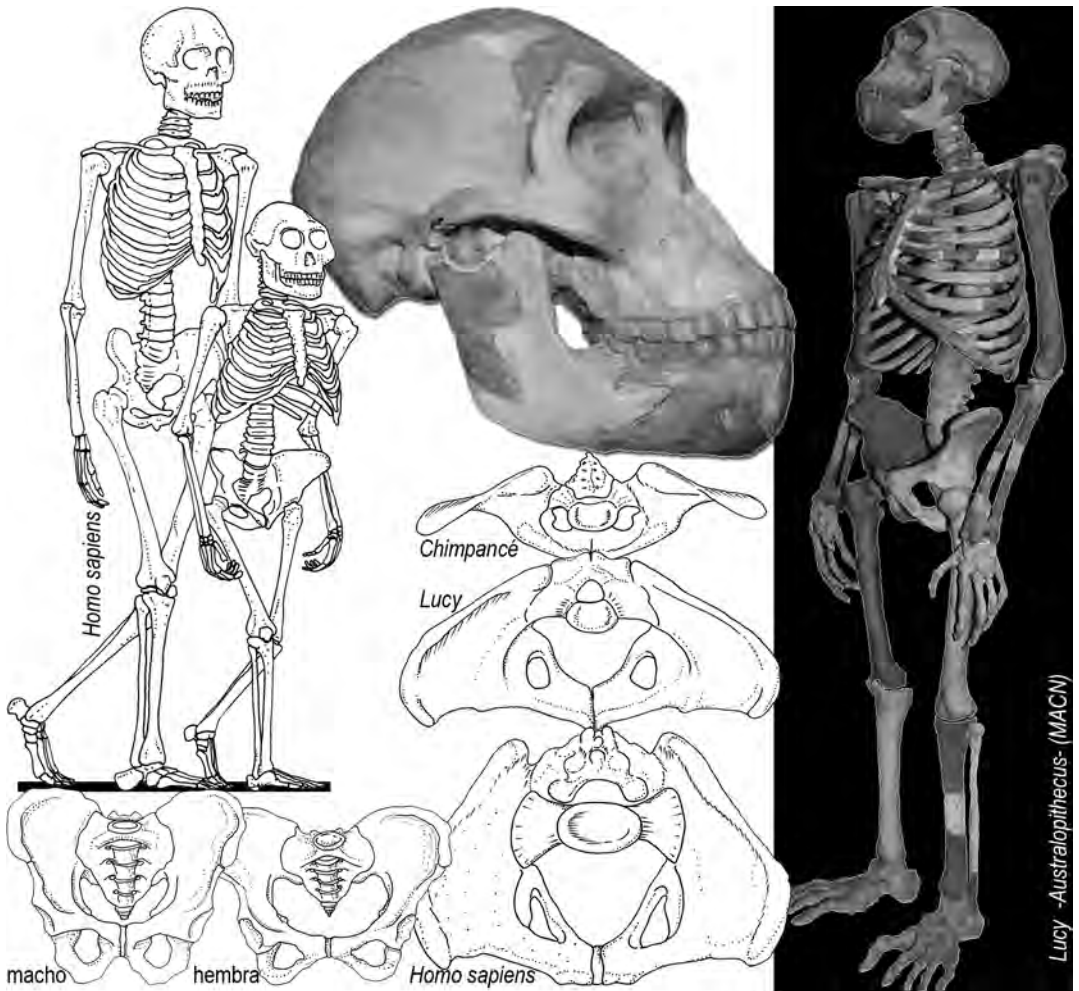
El género *Australopithecus*

Dentro de la subfamilia de los homininos, el género *Australopithecus* es de gran importancia para comprender la aparición del género *Homo*, con quienes llegaron a convivir.

Los fósiles anteriores a *Australopithecus* son muy fragmentarios como para asegurar que eran bípedos y demasiado escasos como para reconstruir la secuencia de especies (cuántas y cómo se interrelacionaban).



14.22. *Australopithecus* era más una presa que un predador. En la figura se muestra un cráneo hallado en una cueva de Sudáfrica junto con los restos de su victimario, un leopardo, experto cazador de grandes simios. El carnívoro llevó a la presa hasta una cueva donde con el tiempo también moriría, junto a los restos devorados de... más de cien *Australopithecus*.



14.23. *Australopithecus afarensis* (Lucy) comparado con el esqueleto y la pelvis de *Homo sapiens*. Lucy fue encontrada en 1974 en Etiopía, en terrenos de 3,5 Ma. Lleva este nombre por la canción de los Beatles (Lucy in the sky with diamonds), favorita del grupo explorador. Lucy entró a la fama por haber preservado un esqueleto muy completo (al 40%) que ha permitido observar muchas de las características de los primeros homínidos. Los huesos encontrados se diferencian de los agregados en la reconstrucción de la derecha. Se piensa que Lucy tenía entre 20 y 30 años al morir; una edad algo avanzada para la época. Murió en paz, distendida a la orilla de un curso de agua, sin mostrar trazas de violencia alguna en los huesos producto de cazadores o carroñeros. Tenía 110 cm de altura y pesaría unos 27 kg. Probablemente fue madre, pero no sabemos de cuántas crías. Los huesos dejan ver ciertos problemas de artritis en las vértebras y con las muelas de juicio recién salidas. Posteriormente, no muy lejos, se hallaron los restos de una familia completa (al menos de 13 miembros) que falleció toda junta hace 3 Ma. Este hallazgo es casi tan importante como el de Lucy, ya que permite deducir que vivían en grupo, tal vez trepando a los árboles al caer la noche. Sus dientes poco especializados indican una alimentación omnívora que les llevaría varias horas de búsqueda durante el día. No hay pruebas, pero es posible que usaran materiales del medioambiente para procurarse los vegetales enterrados.

Estamos seguros que *Australopithecus* era bípedo y ésta característica es distintiva para el género. Se conocen cinco especies de este género distribuidos entre 4 y 2,5 Ma, cuando se extinguieron. Todos se encontraron en África, por lo que se dice que es la cuna de la Humanidad.

El modo alimentario y las adaptaciones concernientes a él habrían marcado la evolución de los homínidos tempranos. En especial porque *Australopithecus* vivió en una época de inestabilidad climática, y la habilidad para comer alimentos “difíciles” habría marcado la diferencia entre la vida y la muerte.

Entre las características generales de aquellos australopitecos se incluye que apoyaban el peso del cuerpo sobre toda la planta del pie, en lugar del lateral como hacemos nosotros. Eran omnívoros, pero principalmente vegetarianos y probablemente no cazaban. De hecho, eran más bien una presa para los otros mamíferos cazadores (Fig. 14.22). A este género pertenecen los célebres fósiles de *Lucy* y las pisadas de Laetoli (Fig. 14.21).

Lucy es hoy día el espécimen de *Australopithecus afarensis* más famoso (Fig. 14.23). El esqueleto de esta hembra se encuentra completo al 40% y nos permite conocer a un ancestro directo de 3,5 Ma. *Lucy* apareció cerca de una familia completa de al menos 13 miembros que falleció hace 3 Ma. Este descubrimiento permite hacer hipótesis sobre la forma de vida.

Las pisadas de Laetoli tienen 3,7 Ma y muestran a tres *Australopithecus* mientras caminaban en el barro antes de ser tapado por cenizas volcánicas. Las icnitas —huellas fosilizadas— muestran que dos mayores caminaban delante de un menor. La secuencia de pisadas más pequeñas se superpone sobre la más grande (el macho) poniendo en evidencia que caminó jugando a copiar el paso del que lo precedió. Este grupo caminaba en forma erguida y sin apresurarse. Si se calcula la altura del cuerpo partiendo del paso impreso se llega a valores entre 123 y 150 cm de altura (Fig. 14.21).

Si los hubiéramos visto caminar desde nuestra perspectiva que mezcla las cosas, hubiéramos pensado que estos homínidos bípedos, sin un gran cerebro ni lenguaje hablado, parecían hombrecitos con cabeza de simio. Además, los homínidos habían perdido ya parte de su pelo corporal, aunque se preservaba más en el macho que en la hembra.

Estas características fueron heredadas por un pariente cercano de los australopitecos, pertenecientes al género *Homo*. Una mirada al pasado ayudará a comprender cómo se produjo la aparición de los primeros *Homo* y qué consecuencias trajo a su entorno hace 3 Ma.

El género *Homo*

Otro género de homínidos es *Homo*. Con un origen aproximado hace 2,5 Ma, podría considerarse un género casi en extinción, dado que sólo sobrevive una especie, *Homo sapiens*, aunque muy ampliamente distribuida.

Es inútil que expliquemos que es un bípedo de pies no préniles ya que sus compañeros homínidos también lo eran, pero sí es interesante decir que presenta un agrandamiento sustancial del cráneo con la consecuente encefalización que redundó en una verticalización del cráneo (en la frente) y la capacidad de fabricar herramientas.

Es posible que unos 4 Ma atrás, un grupo de australopitecos haya quedado al oeste del Valle del Rift, tal vez aislado de los demás por el surgimiento de las nuevas serranías. Con el tiempo, acumularon más diferencias genéticas, algunas relacionadas a la neotenia de la que ya hablamos, que incluían menor pelambre, un cerebro de mayor tamaño y pies con dedos bastante alineados. En una región distinta, tal vez menos rocosa, comenzaron a valorar las herramientas de piedra y poco tiempo después a mejorarlas con algunos retoques. Por crecer en número cuando fueron exitosos o, por el contrario, tal vez huyendo de desastres volcánicos o la sequía, volvieron a entrar al territorio de sus ancestros australopitecos. Sin embargo, ellos eran ahora tan distintos que nada tenían que ver con aquellos, ni en lo físico ni en lo cultural, y ya no los reconocieron como “su gente”.

La aparición de los *Homo* en el valle del Rift hace 1,8 Ma es coincidente con los niveles de hallazgo de rocas trabajadas conocidas como “industria Oldowán”, que dan formalmente comienzo al Paleolítico (piedra antigua). Aunque convivió con las diferentes especies de *Australopithecus*, es posible que la presión ejercida por el género *Homo* contribuyera a su desaparición. También es posible que los atacaran para ocupar recursos alimenticios o, simplemente, por intolerancia cultural. A pesar de la aparente superioridad tecnológica y cerebral de los primeros *Homo* como *H. habilis* sobre sus parientes, las diferencias anatómicas eran relativamente escasas.

El género *Homo* se encuentra representado por varias especies que convivieron entre sí. La mayor parte de ellas habrían sido de piel oscura.

-*H. habilis* (2,4 a 1,4 Ma);

-*H. erectus* (1,8 Ma y 70.000 años);

-*H. neanderthalensis* (250.000 a 30.000 años) y

-*H. sapiens* (250.000 años hasta el presente).

H. habilis es una de las especies más tempranas. Convivieron largo tiempo con los *Australopithecus* y es posible que haya existido un aislamiento sexual entre

ellos, tanto por razones culturales como biológicas. *H. habilis* tenía molares más pequeños y cerebro más grande. Producía herramientas de piedra y quizás de hueso. Es posible que de la misma línea que originó a *H. habilis* hayan surgido su coetáneo temprano *H. rudolfensis* (2,1-1,8 Ma) y su coetáneo tardío *H. ergaster* (1,8-1,2 Ma), responsabilizado de la aparición de las nuevas herramientas conocidas como acheuleanas.

El origen de la tecnología

El uso de herramientas es considerado como un signo de inteligencia. Se dice que las manos precedieron y favorecieron el desarrollo cerebral aunque quien dice a las manos qué hacer, claro está, es la pre-existencia del desarrollo en el cerebro.

El bipedismo se dio antes de los 4 Ma, pero la fabricación de herramientas recién hace 2 Ma. Por ello es que la vinculación entre ambos eventos es poco evidente.

El dedo pulgar opuesto en las manos, también presente en los ancestros de los homínidos, era originalmente usado para aferrarse a las ramas. Luego por acortamiento de los metacarpianos y un proceso de nivelación de los dedos (tal vez una versión menos acentuada del que ocurrió en los pies), llevó a una mano más corta accidentalmente, capaz de manipular instrumentos con mayor habilidad que la de un chimpancé.

Es probable que *Australopithecus* haya usado elementos naturales como herramientas, tanto de piedra como de huesos rotos, pero no que las haya construido.

La disponibilidad de alimentos en la sabana era de un 70% de vegetales y el 30% restante de carne (como carroña). Así que el primer uso de las herramientas debe haber tenido relación con los vegetales, no con la carne. Como la carga de alimentar a las crías estaba a cargo de las hembras, es muy probable que ésta necesidad las haya impulsado a crear herramientas. Primero mediante un palo para extraer tubérculos o vegetales de la tierra, luego piedras para procesarlos.

La hembra habría sido la primera en usar herramientas en la recolección de vegetales, mucho antes de los machos las usaran para cazar.

Los primeros homínidos en aprovechar la carne debieron ser carroñeros y mucho después perfeccionaron el uso de herramientas y las técnicas de caza. Sin embargo, ellos llegarían luego de los leones y las hienas, desafiando a los chacales y los buitres.

Las primeras herramientas construidas se asignan a *H. habilis* (2,5 Ma), que habría aplicado una técnica muy simple. Partiendo de una roca redondeada se la partía golpeándola. Esta técnica rudimentaria perduró por mucho tiempo. Especies posteriores usarían técnicas más complejas. Un aspecto importante entre los

primeros *H. habilis* es que podían memorizar la forma de uso de las herramientas naturales. Es el momento en que comienza a jugar el cerebro con la memoria visual y el inicio de la transmisión cultural de la información. El lenguaje sufrió una fuerte presión selectiva pues permitía comunicar los avances en el uso de las herramientas.

Una técnica más avanzada de construcción de herramientas fue utilizada por *H. erectus* (antes de 350.000 años) golpeando piedras de sílex y cuarcita, hasta lograr un filo de corte. Más tarde aparecieron técnicas que, a partir de piedras y huesos, permitieron construir raspadores, cortadores y agujas.

H. erectus (1,3 Ma-150.000 años), el "viajero", sospechoso de ser el dominador del fuego para beneficio propio, se habría originado hace 1,3 Ma relacionado a *H. ergaster*. Denominado al principio como *Pithecanthropus*, *H. erectus* se caracterizaba porque el bloqueo de sus rodillas le daba un buen bipedismo y le permitía caminar largas distancias, además de una modificación en la relación entre la posición del cráneo y la columna vertebral.

El control del fuego

El control y dominio del fuego fue una de las llaves de la cultura humana. No solo era útil para calentarse y cocinar los alimentos volviéndolos más blandos, sino que la posesión del fuego se convirtió en una herramienta de poder y superstición.

Hasta hace poco, la evidencia más antigua sobre el control del fuego por parte del *Homo* se localizaba en la cueva de Zhoukoudian (China). En esos sedimentos de 500 a 300 mil años de antigüedad se encontró materia orgánica, huesos y útiles de piedra con signos de haber sido quemados intencionalmente.

Pero en el 2004 se reportó un hallazgo de 790 mil años en el norte de Israel. A orillas de un antiguo lago se halló madera quemada y fosilizada, con una excelente preservación.

El análisis de las semillas, madera y pedernales demostró que apenas el 2% de las muestras exhibía signos de combustión. Si el fuego hubiera sido de origen natural el porcentaje habría sido muy superior. También se observó que las piedras carbonizadas estaban agrupadas, lo que indica que se usaron para armar un fogón. En esas fogatas ardieron maderas de seis tipos de árboles, incluso de olivos. Además, hay evidencias de que el fuego está distribuido en varias capas sedimentarias, por lo que se deduce que la habilidad de hacerlo era conocida por el clan y fue transmitida entre generaciones por miles de años. Esto habría favorecido cambios en la dieta y en la interacción social de los *Homo*.

Hace casi 1 Ma, aquellos individuos se dedicaban

a la caza y recolectaban frutas. Esta zona de Israel fue puente entre África y Europa y sucesivas oleadas de homínidos la utilizaron para esparcirse por el mundo.

Adiós África

A lo largo de más de un millón de años de vida, *H. erectus* habría llegado a habitar gran parte del Viejo Mundo, incluyendo África, Asia (China, Indonesia) y tal vez otros lugares del mundo. Es muy posible que hubieran dominado la navegación, dado que su distribución incluye varias islas. (¿Hallaremos alguna vez sus restos en América? ¿Los halló Ameghino? ¿Era *Diprothomo* una hembra de *H. erectus*?).

La distribución de *H. erectus* en Asia parece haber incluido a la isla de Flores, donde originó a la especie *H. floresiensis*, de pequeño tamaño, resultado de su distribución en un hábitat limitado. No obstante, algunos los consideran una población de *H. sapiens* con abundancia de enanos.

La cantidad de veces que los *Homo* salieron de África está en discusión. Una hipótesis dice que habrían salido "una y otra vez desde África", mientras que la alternativa sostiene que ocurrió "una sola vez hace dos millones de años". La última alternativa supone que existió un solo grupo *Homo* original de África y que fue evolucionando en sucesivas migraciones al pasar entre lugares de Asia y Europa (se la llama hipótesis de la Continuidad Regional).

Sin embargo, la más aceptada es la primera, que sostiene que en varias oportunidades se produjeron migraciones salientes desde África. No sabemos con certeza si esos grupos que llegaron a Europa habrían sido de piel oscura, aunque muy probablemente sí, dado que es el color original de los humanos.

Los estudios genéticos sobre las distintas poblaciones humanas demostraron que existe mayor disparidad genética entre individuos africanos de piel oscura que entre algunos de ellos y un blanco o un asiático.

Es bajo este supuesto que no se puede considerar la existencia de una subespecie geográfica o "raza" negra. Esto responde a que en su lugar de origen (África), los humanos se diversificaron durante muchísimo tiempo, antes que unos pocos de ellos hallaran el modo de migrar. Así, los blancos por un lado y la rama asiática-americana por otro, se hallan cercanamente emparentados entre sí y a la vez, se relacionan directamente a un grupo ancestral de color oscura, pero no necesariamente a otro, dado que todos ellos derivarían de un único ancestro distinto al de los demás.

Hace casi un millón de años, a partir de parientes del mismo *H. ergaster*, surgió una línea de especies relacionadas: *H. antecesor* (1-0,8 Ma) y *H. heidelbergensis*

(0,7-0,2 Ma). Estas especies, formas arcaicas de *H. sapiens*, poseían un cerebro más grande que *H. erectus* y se habían distribuido con rapidez para hace entre 400 y 250 mil años.

En algún momento, entre el linaje de *H. erectus* y el de *H. neanderthalensis*, la anatomía humana permitió un cambio de locomoción. Además de caminar, los humanos aprendieron a trotar y a correr controladamente. Son no menos de 26 las novedades evolutivas que permiten a una persona mantener un trote sostenido y según D. Bramble y D. Lieberman, esta característica habría sido no menor en importancia que el cerebro grande, para permitir a los humanos su éxito mundial.

Los descubrimientos en la Sima de los Huesos en Atapuerca (Burgos, España), en 1994, permitieron iniciar los estudios genéticos y concluir la presencia de dos líneas evolutivas: una desarrollada en Eurasia que tiene entre sus miembros a *H. heidelbergensis* y a su pariente cercano *H. neanderthalensis*; y otra que permaneció en el interior de África, que incluye a *H. rhodesiensis* y a *H. sapiens*, para quien los estudios genéticos señalan un origen único africano.

H. neanderthalensis es una de las especies más conocidas de *Homo*. La especie parece haberse originado, tanto como los *H. sapiens*, de miembros del linaje que originara a *H. heidelbergensis* pero, de acuerdo con el estudio del genoma humano, poco o ningún flujo de genes ha habido entre *H. sapiens* y *H. neanderthalensis*. *H. neanderthalensis* no es un ancestro del *H. sapiens*. Ambas especies convivieron, pero es muy probable que no hayan sido fértiles entre sí.

De hecho, es muy posible que *H. sapiens* contribuyera sustancialmente a la extinción de aquella magnífica especie que sobrevivió con éxito la Edad de Hielo. Un *H. neanderthalensis* (apodado Shanidar III) que vivió hace solo 50.000 años en Irak, muestra evidencias de haber sido asesinado por una flecha pequeña de punta muy cortante. Una última muestra de esta convivencia intolerante ha sido descrita por el viajero Ahmad Ibn Fadlan, enviado de Al-Muqtadir, califa de Bagdad. Raptado por vikingos que navegaban el río Volga en el año 921, se enfrentó a un grupo de hombres cuya descripción, motivo de páginas de discusiones académicas y llevado a la novela por M. Crichton (1942-2008), recuerda asombrosamente a los *H. neanderthalensis*.

Cerebro y lenguaje

La aparición de las características que consideramos como mas cercanas a las humanas no pueden ser puestas en línea, porque nuestra evolución no es una línea sino la aparición de caracteres aislados en distintas ramas y momentos, que son heredados y generalizados

mucho después en la población. Sin embargo, si nos tomáramos la libertad de poner esos eventos en orden, serían:

- El bipedismo (6-4 Ma), sostenido por cambios climáticos que generaron la sabana en el ecuador oriental de África.
- Una primera etapa en el crecimiento del cerebro.
- El uso de herramientas naturales (4-2,5 Ma) que facilitan la provisión de alimentos, en especial los vegetales.
- La transmisión mediante la comunicación al grupo de los aspectos culturales ligados a las herramientas (2 Ma).
- Ahora agregamos, el desarrollo de un lenguaje abstracto y un aumento sustancial en el crecimiento del cerebro.

El cerebro humano es un gran consumidor de energía. Cerca de 20 watt, lo que equivale a la quinta parte de la que consume el cuerpo humano. El uso de herramientas permitió la caza y el consumo de carne, que es más rica en energía que las plantas. La alimentación mediante carne permitió la manutención a los nacidos con cerebros de mayor desarrollo.

Un cerebro grande es un problema importante a corta edad. Como el tamaño de la cabeza dificulta el parto, éste debe ser anticipado y por ello la cría debe ser atendida por más tiempo. Pero esto tiene una consecuencia social importante; el grupo familiar se une y la estructura de la familia humana se ve acentuada.

El volumen del cerebro comenzó a crecer hace 2 Ma y el tamaño actual se alcanzó hace 160 mil años, con los *H. sapiens* más antiguos. De hecho, el *H. neanderthalensis* desarrollaba un cerebro con mayor volumen que el *H. sapiens* por su crecimiento veloz, pero eran del mismo tamaño al nacer.

¿Eran los *H. neanderthalensis* más inteligentes que nosotros? ¿Podemos ahora afirmar que el tamaño del cerebro no es la clave para conocer la inteligencia?

Tal vez sí, eran inteligentes, pero les tocó vivir una época terrible (las glaciaciones), para la cual sus características resultaron de gran utilidad, y además su glotis no les daba la amplitud de vocalización que nosotros poseemos.

La lateralización del cerebro (diferencias de uso entre ambos lados del cerebro) es uno de los indicadores del lenguaje simbólico. Dado que los chimpancés pueden tener un lenguaje mímico aunque no verbal, el lenguaje simbólico tuvo que originarse antes que los cambios del sistema nervioso central (la cerebriización). De esta forma, debió producirse la adaptación de la faringe y laringe permitiendo el habla antes del aumento del cerebro.

Se estima así que el lenguaje oral articulado estaba disponible ya 800.000 años atrás. Con seguridad algún tipo de lenguaje hablado fue utilizado hace unos dos millones de años por los *H. neanderthalensis* permitiéndoles transmitir las técnicas aprendidas de construcción y uso de herramientas.

Para tener una idea sobre el origen del lenguaje (o al menos para poder hacernos algunas preguntas) seguiremos a Noam Chomsky (1928-).

La pregunta que desata la imaginación es: ¿Aprendemos el lenguaje por el método de "prueba y error" o existe un "conocimiento innato" sobre el cual se hacen ciertos ajustes?

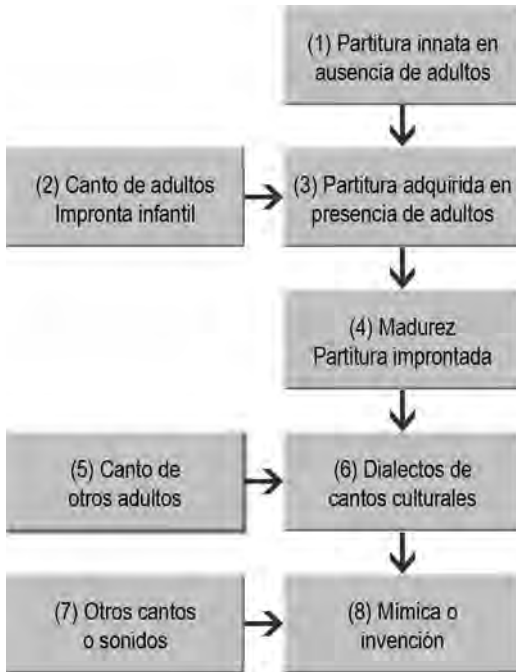
Existen varias respuestas alternativas. La escuela de Chomsky es quizás la de mayor prestigio. Chomsky ha observado que la estructura con que se organiza el lenguaje (la gramática) sigue reglas universales, por lo que ha supuesto que la base de la gramática es innata (genética).

Todas las reglas gramaticales son tan complejas que sería imposible que se aprendan en los 2 primeros años de vida. Por ello, indica que existe una base innata sobre la que se escribe y se hacen los ajustes para un idioma específico. Sobre eso deberá aprenderse todo el vocabulario asociado.

Un ejemplo que se ha propuesto como equivalente es el de la visión en los gatos. Si se priva de la visión a un gato recién nacido tendrá en el futuro problemas. Si se restituye la vista antes de las ocho semanas de vida, se vuelve a un desarrollo normal. Si se restituye después de esa fecha el deterioro es para toda la vida. Esto significa que el desarrollo de la visión tiene una base genética y que se ajusta al inicio de la vida mediante estímulos externos.

La neuroanatomía nos enseña que las conexiones sinápticas en el cerebro se generan a partir de estímulos externos. Por ello es que los juegos en los niños son tan importantes. En el caso del lenguaje sería algo similar. Una zona en el cerebro posee la capacidad de aprender el lenguaje mediante estímulos externos durante los primeros años de vida. Si se quitan estos estímulos (aislando de sonidos a los bebés) difícilmente se desarrolle un lenguaje. Lo mismo ocurrió con los niños criados por lobos, como el francés Víctor de Aveyron (1799), el alemán Kaspar Hauser (1828), las hindúes Amala y Kamala (1920), la ucraniana Oxana (1991) o el ruso Lyokha (2007) que, integrados ya crecidos a la sociedad humana, nunca pudieron hablar.

Ahora, ¿por qué el vocabulario no es también innato? Si las palabras fueran innatas, la evolución cultural sería tan lenta como la evolución genética. Esto es observable en las aves que cantan (una minoría,



14.24. Aprendizaje del canto en las aves cantoras. Sin una impronta (2) en la juventud cantarán un canto básico (1) que es innato. En condiciones normales, retienen la forma de canto de los padres (4) y requiere ser ajustado (5) durante la vida para mantenerse coordinado a la cultura de su grupo (6). Algunas aves son capaces de imitar a otras aves, improvisar cantos o simular sonidos escuchados (8).

perteneciente al orden Passeriformes, las cuales son relativamente recientes en la evolución).

Las aves desarrollan la capacidad mecánica para el canto recién cuando son adultas (el órgano de la siringe, a la entrada de los pulmones). Si se les priva del canto de los padres al nacer, de adultos tendrán un canto básico simplificado (es el innato). El canto de los padres funciona como una "impronta" que recuperan cuando son adultos. Ya adultos, cantan como cantaban sus padres, aunque éstos ya no estén con ellos (Fig. 14.24).

Algunas aves han desarrollado la capacidad para aprender dialectos de su propia especie pero de distinta zona, o imitar cantos de aves de otra especie o incluso sonidos que no son de las aves. ¿Habrán logrado ciertas aves una gramática básica innata? ¿El canto de las aves tendrá una gramática?

Si así fuera, otras preguntas relacionadas nos quedan por formular (como siempre, responder es más difícil) ¿En qué momento de la evolución se convirtió en

innata la gramática en el *Homo*? Seguramente luego de cuatro millones de años, momento de separación del linaje de los homínidos de los paninos (chimpancés) y probablemente cerca de los dos millones de años, junto con el uso de las herramientas.

Aunque se supone que hace 200.000 años el *H. sapiens* tenía un potencial intelectual similar al actual, no fue sino hasta muy avanzada la evolución del género *Homo* que la comunicación se volvió realmente compleja.

Los primeros registros de arte ocurren recién hace 75.000 años y la primera escritura conocida no tiene más que 5.500 años. Contemporánea a ésta surgen los registros de la agricultura, por lo que deben haber resultado relativamente contemporáneas y mutuamente influenciadas. Los huecos de tiempo implicados son llamativos.

La genética del *H. sapiens* y las huellas del Diluvio... de cenizas

H. sapiens convivió con *H. erectus* y *H. neanderthalensis*. Sin embargo, las otras dos especies hermanas se extinguieron. Es posible que haya existido un lento debilitamiento por la competencia de los mejores lugares para alimentarse gracias a que *H. sapiens* lograba las mejores herramientas, vestimentas y quizás el desarrollo del intercambio comercial entre tribus. Sin embargo, también es posible que *H. sapiens* sea completamente inocente de la extinción de las otras especies, como veremos a continuación.

Se ha comprobado que los genes de los actuales humanos son muy homogéneos, más de lo habitual comparado con el resto de las especies. Las evidencias provienen del estudio molecular y puede tener una causa discernible: una gran catástrofe en el pasado.

Sin embargo, no fueron tormentas sin precedentes, ni el aumento de los mares lo que arrinconó a la humanidad hasta llevarla al borde de la extinción.

Hace 75.000 años, la catástrofe de Toba (Sumatra), un evento volcánico de máximo nivel, produjo un impacto climático mayúsculo. Esto tuvo efectos sobre la población humana, llevándola a valores críticos de entre apenas 1.000 y 10.000 parejas. Estos eventos de reducción poblacional extrema, conocidos como "cuello de botella" marcan genéticamente a las especies y pueden haber dejado su impronta en la evolución del *H. sapiens* (Fig. 14.25).

El vulcanismo de entonces habría reducido la temperatura global en 5° C y generado una edad de hielo de varios años. En este contexto habría ocurrido la extinción de otras especies de *Homo* (como el *H. erectus*) y redujo las de *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*. Luego de esta catástrofe se produjo un nuevo aumento en la población

de *H. sapiens* y una nueva y última gran migración (la única que registran los genes) que cubrió la totalidad del planeta. Las especies que han pasado por un cuello de botella son genéticamente endeables y, aunque tengan un número poblacional alto, sus genes son repeticiones de otros con pocas variantes acumuladas. Por ello, su resistencia a grandes epidemias es baja.

El análisis de la diversidad molecular en la humanidad ha permitido armar un diagrama evolutivo. Se concluyó que todos los humanos actuales descienden de un ancestro. El estudio por vía masculina ha llevado a un macho al que se bautizó Adán ("Adán del cromosoma-Y") y por vía femenina a una hembra a la que se llamó (¡adivinen cómo!): Eva ("Eva mitocondrial"). Los nombres, por supuesto, responden sólo a una alegoría poéticas a la Biblia, ya que ni siquiera vivieron juntos (cada árbol genealógico armado de esta manera es distinto).

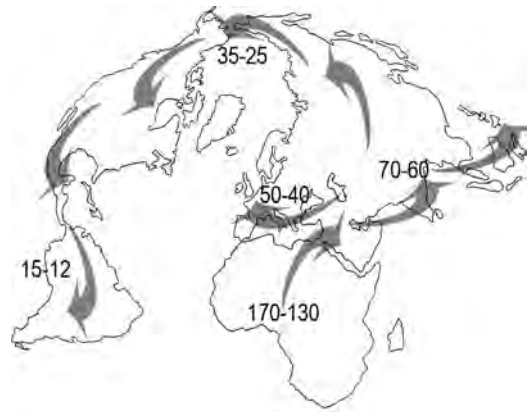
Las evidencias femeninas provienen del estudio molecular mitocondrial. Las mitocondrias, como hemos visto en los primeros capítulos, fueron organismos independientes con ADN propio que, como los cloroplastos en los vegetales y los peroxisomas, terminaron viviendo simbióticamente insertos en las células eucariotas y que son heredadas por vía materna. El ADN encerrado en las mitocondrias de las hembras humanas, mostró que el ancestro común más cercano de todas las mujeres actuales, la "Eva-mitocondrial", habría vivido hace cerca de 140 mil años.

El cromosoma-Y, en cambio, es privativo del macho y, de hecho, es una mutación en la especie que permite la reproducción sexual.

Cuando se estudió el cromosoma-Y de los machos humanos, se encontró que todos los machos vivientes proceden de un cuello de botella que ocurrió en África hace apenas entre 90 y 60 mil años (la catástrofe de Toba).

A pesar de que existía una comunidad en la que estaba inserto, este Adán es el único que tiene descendencia hasta hoy (según el rastreo del cromosoma-Y). La diferencia de edad entre el Adán y la Eva se debe a la diferente estrategia reproductiva. La hembra tiene igual probabilidad de nacimientos, mientras que el macho puede tener descendencia con varias mujeres, dependiendo de la organización social.

Una hipótesis sugiere que un cambio genético hace unos 50 mil años fue el disparador de las funcionalidades modernas del cerebro humano. Los que se oponen a un cambio abrupto sugieren que el incremento de las capacidades fue gradual. Ven señales de arte o herramientas sofisticadas como anzuelos, muy anteriores a esta fecha.



14.25. Aunque es posible que varias especies de homínidos migraran, en especial *H. erectus* y *H. neanderthalensis*, la última ola de dispersión desde África correspondió a *Homo sapiens*. Se dispersó con intensidad hace 70.000 años, luego que el vulcanismo en Toba casi exterminara a la especie. La llegada a América tiene 4 teorías. Una propone un puente a través de Bering (Alaska) que se formó entre glaciares. Otra menciona una ruta marítima siguiendo la costa del Pacífico entre Asia y América. La tercera nos habla de una ruta transpacífica siguiendo las islas del océano. La última corresponde a una navegación transatlántica siguiendo Escandinavia y Groenlandia. Una hipótesis mas, poco sustentada, sugiere la navegación cercana a la Antártida a través de la región Australiana.

La Selección Natural y la Cultura

Es inevitable observar lo que los humanos hemos construido y pensar en que mucho nos diferencia de otros simios. Aún en lo físico nos vemos como muy diferentes

¿Es el *Homo sapiens* una obra maestra o simplemente un producto de pequeños ajustes en la Selección Natural? ¿Bastó con la Selección Natural para generar una especie que luego, gracias a la transmisión cultural, llegara a lo que somos hoy día? ¿Era inevitable que se llegara a un grado de inteligencia similar, aun partiendo desde otras líneas evolutivas distintas a los mamíferos? ¿Continúa el hombre evolucionando y veremos aparecer a otra especie en el futuro donde la nuestra sea su ancestro? Estas y otras preguntas nos abruman, pero tienen respuesta.

Como todas las especies, *H. sapiens* evolucionó bajo las leyes de la Selección Natural. Luego, sus normas culturales han hecho el resto del trabajo para construir

la civilización actual. Una parte es innata y otra parte cultural, y entonces, ¿Cuánto será de cada cosa?

Según una idea muy difundida, el lenguaje fue la última de las características del *Homo* logradas mediante Selección Natural. Esto ocurrió hace cerca de dos millones de años. Pero ¿no es la cultura parte de la Selección Natural? ¿No lleva la cultura a expresar características que van a fijar el destino de la especie? ¿No afecta a la evolucionabilidad? Claro que una vez desencadenada la evolución cultural, ésta parece tener sus propias reglas.

Es muy probable que no exista una especie *Homo* nueva en el futuro; lo cual no significa que no cambie dentro de la misma especie, ya que los genes siguen variando sus características (frecuencias alélicas) al azar, generando cambios permanentemente. La permanente y global hibridización entre humanos de todo el planeta impide que existan grupos aislados para una especiación natural y convencional. Sin embargo, la deriva génica hace lo suyo, y la tecnología genética del futuro podría crear nuevas especies patentadas de *Homo* a la medida de las "necesidades". Este será un problema ético para nuestros descendientes.

La asombrosa cercanía genética que tenemos con los chimpancés, gorilas y orangutanes nos obliga a plantearnos que quienes están tan cerca nuestro deben también ver, sentir e interpretar su entorno de un modo muy similar a nosotros. Sin embargo, nosotros los tratamos como a cualquier otro animal. Algunos han ido mas allá.

En 1993, se fundó en Proyecto Gran Simio, liderado entre otros por la famosa primatóloga Jane Goodall (Fig. 14.26). La propuesta plantea una extensión de la igualdad moral que aplicamos a los humanos hacia los grandes simios, con la imposibilidad de encarcelarlos o usarlos para experimentos. Lamentablemente, el escepticismo reina y solo Nueva Zelanda y España han visto

con seriedad estas propuestas. Otros se refugian en el lugar común de "¿cómo garantizar derechos a un orangután si no podemos dárselos a todos los humanos?".

Es difícil imaginar qué hubiéramos hecho si otro homínido como *Australopithecus* o aún otra especie de *Homo* como *H. habilis* hubiera sobrevivido hasta nuestros días.

Frente a nuestra capacidad cognitiva, seguramente parecerían algo retardados. ¿Los hubiéramos tratado como iguales, los hubiéramos ayudado o los hubiéramos discriminado y destruido? Tal vez nuestra condición de única especie actualmente viviente del género *Homo* nos esté diciendo algo respecto a nuestra historia: Que a los humanos nos falta madurar para ver y valorar al resto de los seres vivos como iguales.



14.26. Uno de los autores (S.A.) junto a Jane Goodall, durante su visita a Buenos Aires. Goodall hizo notables aportes a la comprensión de las capacidades cognitivas y culturales de los chimpancés de Gombe sin utilizar rejas ni electrodos, tan solo paciencia, cariño, percepción y, sobre todo, respeto.

Epílogo

Hemos recorrido a lo largo de estas páginas lo que sabemos sobre cómo ocurrió la evolución de la vida en nuestro planeta. Cuales fueron sus etapas, sus callejones, sus alternativas y sus soluciones.

Hemos acompañado a los protagonistas de muchos de esos descubrimientos y, sin embargo, poca atención hemos puesto en cómo ocurre la evolución.

¿Por qué usted y yo somos diferentes?

Desde los inicios de la historia y aún antes, las personas reconocieron que existen semejanzas entre los seres vivos, que son más cercanas mientras mayor es el parentesco (por ejemplo, de los hijos con los padres, y luego con los tíos y abuelos). A la vez, existe también un parentesco menor, pero importante, que distingue a las personas de una región frente a los de otra muy lejana. Los griegos, grandes navegantes y mercaderes, notaron esto rápidamente. Sin embargo, también resultaba claro para ellos que existían diferencias entre las personas, aún entre familiares cercanos. Los padres originaban hijos que, aunque semejantes, eran diferentes. Había una **descendencia modificada**, tal como podía verse no sólo entre personas, sino también en los perros o caballos de criadero. Tampoco los renovales de una planta eran exactamente iguales a la planta que los originara. ¿Por qué somos diferentes? ¿Cómo surgen las diferencias? ¿Cómo se relaciona eso con la evolución?

Los antiguos griegos habían reconocido que había variaciones y, siguiendo a Platón, las relacionaron a diferencias en la proyección que existía en la Tierra con respecto a un modelo original perfecto e ideal, de cuya forma general participaban. Hoy podríamos decir que, efectivamente, todos somos herederos modificados, con múltiples "errores de copia" (una de las fuentes del cambio), de un lejanísimo ancestro que no era ni perfecto ni ideal, pero sí era apto para vivir en su ambiente y en su momento. El entendimiento de estos cambios ha incorporado, a diferencia de lo propuesto por Platón, una dimensión histórica y evolutiva.

Mucho antes de Darwin, los científicos se habían percatado de las variaciones existentes dentro de una especie, lo que no aceptaban era que esas diferencias

mínimas podían llevar a diferenciar a un ciervo de una ballena, o a un mono de una persona. No obstante, hubo muchos que sí supieron ver las consecuencias de esas pequeñas variantes. En la época pre-darwiniana, Lamarck destacó en su *Philosophie Zoologique* (1809) que los animales podían cambiar, adquiriendo características novedosas a lo largo de sus vidas, que serían luego transmitidas a sus descendientes. Entonces, Lamarck se atrevió a decir lo que muchos pensaban y pocos se atrevían. El transformismo era real: las especies cambian. No obstante, sus argumentos cayeron bajo la feroz oratoria del joven y brillante Cuvier, quien lo dejó moralmente herido. Pero las evidencias se seguían acumulando, y lo que Lamarck propuso fue evaluado por muchos otros, lo que de a poco condujo a un cambio en el modo de ver las cosas (paradigma), con una bandera que izarían Darwin y Wallace, medio siglo después.

La selección natural planteada por Darwin y Wallace es el principal mecanismo de "decisión" sobre quien se queda y quien se va del juego de la vida, pero no es el único. Luego de Darwin se ha prestado mucha atención a los mecanismos que generan esos cambios, si aparecen solos o en un "combo" y hasta que punto dependen de la selección natural. Además, ¿qué ocurre con la evolución cuando las poblaciones no se aíslan, como en nuestro caso humano? Darwin y Wallace no menospreciaron el papel de las pequeñas diferencias que existen entre una persona y otra y, de hecho, las destacaron como el motor principal de la transformación de una especie en otra, con la fundamental actuación de la Selección Natural incrementando diferencias. Luego, de Vries le aportó las leyes de la Herencia de Mendel quien, trabajando en forma independiente, resolvió cómo se transmitían los cambios de una generación a otra.

A mediados del siglo veinte, con los conocimientos genéticos de Mendel encima, ya aplicados a las poblaciones y con nuevos enfoques desde la Paleontología, un refuerzo de la visión del transformismo o evolucionismo fue establecido por la Teoría Sintética. Ésta redefinió a la evolución como un cambio en la frecuencia de los alelos (formas alternativas de un gen) en una población a lo largo de las generaciones.

¿Qué ocasiona las diferencias?

La gran fuente de variaciones o de diversidad genética son las **mutaciones**, es decir, cambios puntuales en el material genético (ADN o ARN) que quedan establecidos en forma permanente y que, durante la replicación del material genético de la célula, se transmiten a las células hijas. Las mutaciones son permanentemente producidas por la misma incidencia de la radiación solar, por errores en la copia genética, o durante la división celular meiótica, y se incrementan sustancialmente durante la exposición a radiaciones mas intensas, a agentes químicos nocivos o por un ataque viral. Aunque hay mutaciones que no son heredables, como las hipermutaciones (mutaciones dirigidas que afectan la zona variable del gen de la inmunoglobulina, permitiendo al sistema inmune reconocer nuevos peligros), las que nos incumben aquí son aquellas germinales, es decir, que se transmiten a la descendencia.

Aunque su concepto atemoriza, la mayor parte de las mutaciones son neutras; son invisibles para la gauda de la selección natural (el mecanismo propuesto por Darwin y Wallace que fija una característica en lugar de otra), ya que no tienen efecto alguno sobre la supervivencia y reproducción de los organismos que las portan. Las mutaciones ocurren aleatoriamente y a una velocidad constante y su acumulación, a lo largo del tiempo, va generando diferencias genéticas. No obstante, hay algunas que sí tienen efectos más evidentes y, en muchos casos, afectan al portador de forma que puede ser vista por el proceso de selección natural ya que su "eficacia biológica" (contribución de genes de un individuo hacia la generación siguiente) se ve afectada. De estas mutaciones "visibles", algunas pueden ser perjudiciales, incluso mortales y otras serán beneficiosas, confiriendo alguna ventaja específica al portador en el ambiente particular donde vive. Algunas podrán variar su tamaño, velocidad de desarrollo, tiempo de vida, resistencia a enfermedades, o incluso podrá sintetizar proteínas diferentes a las de sus parientes que resulten mas eficientes o durables.

Muchos creen que estas variaciones son muy poco frecuentes, pero sin embargo, son visibles en tiempo real, como lo demuestra la presencia de bacterias mutantes resistentes a antibióticos en cualquier cultivo bacteriano y a la vez aquellas capaces de sintetizar proteínas que las otras no. Esas bacterias existían ya en la población por azar y su eficacia queda en evidencia al ser sometida toda la población a un antibiótico. En muchos casos, las mutaciones implican grandes cambios en sus portadores, son las llamadas macromutaciones, o también pueden tener grandes efectos al desactivar vías importantes de desarrollo en el organismo.

Hoy sabemos, además, que los cambios son también resultado o efecto de procesos como la **deriva génica** (estabilizaciones en la frecuencia alélica distintas a la que le dio origen) y la **migración** (flujo génico). También los cambios pueden deberse a variaciones en la recombinación de los genes, que ocurre durante la meiosis cuando los fragmentos de ADN se redistribuyen entre dos cromosomas, o en la expresión misma de los genes involucrados. Por ejemplo, de hecho, hay genes que regulan la actividad de otro activándolo o desactivándolo, pero sin que ese gen desaparezca.

También pueden ocurrir variaciones durante la deco-dificación de la información hereditaria, por la transmisión de información estructural o distinta al ADN en la meiosis o mitosis (herencia epigenética). La importancia de esta última fuente de variabilidad es que puede producir variaciones que responden a estímulos ambientales, sin modificar el ADN, con lo cual sería un caso no explicado por el modelo Darwin-Wallace.

¿Cómo funciona la evolución?

La **selección natural** es el punto más importante en el que coincidieron Darwin y Wallace, y que había sido ya anticipado por otros investigadores. En otras palabras, el resultado de la reproducción diferencial de los individuos, de acuerdo a su dotación genética en interacción con un ambiente y momento determinado. Este mecanismo puede tener múltiples diferentes manifestaciones, pudiendo actuar tanto a favor como en contra de las características que poseen los organismos. Puede actuar como selección ecológica (mediante la capacidad diferencial de los organismos para alimentarse, tolerar variaciones ambientales, o protegerse de predadores o enfermedades) o como selección sexual (los diferentes organismos de una población pueden poseer capacidades diferentes para reproducirse ya sea porque acceden a un mayor número de parejas o porque son mas elegidos por el sexo opuesto). En todos los casos, lo que en definitiva ocurrirá, es la reproducción diferencial: ciertos organismos se reproducirán más que otros. De esta manera, la eficacia biológica (supervivencia, fertilidad, fecundidad) va a ser diferente para los distintos organismos porque cada uno tendrá un número diferente de descendientes. Entonces, aquellos organismos con mayor aptitud en el lugar y momento que les tocó vivir, estarán más representados en la próxima generación (por haber dejado más descendientes), aumentando en la población, consecuentemente, la frecuencia de los caracteres que resultaron beneficiosos para sus portadores.

La Selección Natural también actúa eliminando

individuos que portan mutaciones dañinas (selección purificadora), aumentando la representación de los individuos con mutaciones benéficas (selección positiva) o manteniendo las variaciones o polimorfismos dentro de una población (selección de balanceo) a través de distintos mecanismos. Aquellas características que permiten la supervivencia diferencial de sus portadores, al otorgar una ventaja en el ambiente en que se desenvuelven, se denominan **adaptaciones**. La única fuerza evolutiva capaz de moldear adaptaciones a partir de la materia prima azarosa de las mutaciones es la Selección Natural. Este mecanismo deducido por nuestros amigos Darwin y Wallace funciona en forma autónoma, sin necesidad de explicaciones sobrenaturales. Solamente necesita variabilidad, herencia y reproducción diferencial, y el proceso se dispara naturalmente.

Cuando Darwin y Wallace expusieron sus deducciones, hace ya 150 años, algunos científicos coincidieron con estas mientras que a otros les tomo su tiempo. Sin embargo, este es el mecanismo que utilizamos hoy en día al buscar respuestas sobre la evolución de la vida. Pero con el correr de estos últimos 150 años hemos observado la existencia de otros mecanismos, no menos importantes, que generan diferencias entre las poblaciones. Uno de ellos es la **deriva génica**. En este mecanismo las características (alelos) en una población, que no son vistas por la Selección Natural porque no aportan una ventaja o desventaja a su portador (no afectan la aptitud y por lo tanto son neutras), como ser alto o bajo, o rubio o castaño, van fluctuando en la población en forma aleatoria a lo largo de las generaciones. Esto es más marcado en poblaciones pequeñas. Si una población queda subdividida en dos, cada una de ellas fluctuará al azar hasta diferir notablemente, incluso con la desaparición de algunas de las características originales.

Veamos un ejemplo, si una población se constituye a partir de los inmigrantes que arriban casualmente a una isla oceánica o a un continente (como los primates que llegaron a Sudamérica en el Oligoceno), éstos son una parte de la población total por lo tanto son poco representativos genéticamente con respecto a su comunidad originaria. Aquí la deriva génica será fundamental en la conformación génica de la población (efecto fundador). Otro caso que puede ocurrir es que si los supervivientes de una catástrofe natural, como los tuataras de Nueva Zelanda tras la gran inundación de las islas en el Oligoceno, forman una nueva población, tal vez numerosa, éstos supervivientes se enfrentarán a que su diversidad génica se encuentra muy reducida, pesando muy cerca sobre ellos la guadaña de la extinción (cuello de botella).

Esos cambios de las frecuencias génicas a pequeña escala y a lo largo de varias generaciones, que ocurren por los procesos mencionados (mutación, flujo génico, deriva génica) y bajo el efecto de la Selección Natural, son estudiados por los genetistas de poblaciones, como Lewontin. Al hablar de **microevolución** nos referimos a estos procesos. En cambio, cuando los procesos afectan a niveles superiores a las poblaciones, como especies, géneros o familias, hablamos de **macroevolución**. Básicamente, aunque existen numerosos orígenes para la variabilidad de alelos (alternativas) en los genes, la rueda de la evolución funciona con las diferencias en la frecuencia de esos alelos, es decir, cuales alelos están más representados en la naturaleza y cuáles van disminuyendo o desaparecen.

El Origen y fin de las especies

En alegoría al título que Darwin pusiera a su libro, tratamos brevemente este tema complejo. Por un lado, las especies se originan, se reproducen y se extinguen, casi como un ser vivo. Los modos en que una especie puede surgir, por otro lado, son diversos, pero todos ellos implican algún tipo de aislamiento, sea físico, génico, reproductivo o por comportamiento.

El modo más sencillo de entender el origen de una especie es cuando en la zona de distribución de una población original, surge una barrera infranqueable que antes no existía (un océano, un río, montañas, un desierto, una autopista) y los alelos de cada población pueden ir cambiando tanto a lo largo del tiempo, que si en algún momento futuro estas poblaciones volviesen a estar en contacto, serían incapaces de reproducirse entre sí; es la especiación alopatrica. Pero también puede ocurrir especiación (surgimiento de especies) por causas de aislamiento no necesariamente físicas/geográficas, sino que ocurran en la misma región (simpátrica) o también la peripátrica (zonas cercanas) o parapátrica (zonas biogeográficas aledañas, con flujo génico muy bajo). Estos procesos pueden darse en forma lenta y gradual, por acumulación de cambios y sin saltos abruptos (anagénesis o evolución filética), como proponía Darwin a partir de la herencia gradualista de la geología de Hutton y Lyell, o en forma rápida, saltando de una larga etapa sin cambios apreciables (estasis) a la adquisición súbita (en términos del registro fósil o de tiempos evolutivos) de una novedad morfológica que lleva a la aparición de una especie completamente distinta (un comportamiento denominado saltacionista, propio de la teoría conocida como de Equilibrios Puntuados).

Así es cómo se originan las especies, así nacen. Algo que los antiguos naturalistas han tratado de expli-

carse por miles de años. El proceso puede ser tanto imperceptible como repentino y, durante su desarrollo a lo largo de 3.500 a 4.000 Ma, ha arrastrado a la vida por innumerables caminos y henchido el planeta con sus dos millones de especies, un número bajo frente a los diez a treinta millones que se supone que existen. ¿A qué velocidad ha crecido el número de especies en el planeta? ¿Hay muchas más especies ahora que en el Carbonífero? Probablemente no. La evolución es rápida a escala geológica. Tal vez el número se incrementó velozmente desde aquella célula ancestral (ACU) que vivía en la periferia de fuentes hidrotermales y después sólo se fue reponiendo tras cada extinción masiva. No obstante, cada umbral de extinción ha reducido la diversidad general (por la existencia de grandes grupos) y aumentado la particular (la diversidad interna en unos pocos grupos).

La extinción de las especies puede ocurrir de muchos modos, pero básicamente hay dos modelos básicos: la extinción de fondo y las extinciones masivas. Por un lado, la extinción de fondo es la que ocurre en todo momento, y que lleva a la desaparición de una especie porque sus capacidades de adaptación se hallan fuera de la velocidad de cambio de un ambiente. Por otro lado, las extinciones masivas son aquellos eventos excepcionales que ocurren a gran escala y cuya consecuencia es la desaparición de un gran número de especies. Este tipo de extinciones fueron tratadas en detalle en el libro.

Evolución HOY

Desde principios del siglo XXI, la capacidad explicativa de la Teoría Evolutiva sigue vigente, pero el avance en el conocimiento de los detalles de “la cocina” evolutiva, requiere de algunos ajustes, ya que los mecanismos parecen ser mucho más variados que los que propusieron los primeros evolucionistas y aún los sintéticos.

Aquellos que propusieron la síntesis evolutiva, excluían algunos aspectos importantes en la evolución como la biología del desarrollo individual y además centraban a la evolución en los genes y sus interacciones inmediatas, sin analizar sus propiedades emergentes o las interacciones locales de desarrollo. Tampoco contemplaba aspectos como la evolucionabilidad (características que potencian la evolución), la robustez y la modularidad que, aunque propuestas mucho después de la Síntesis, son parte de su cuerpo explicativo. Richard Lewontin (genetista de poblaciones) destacó que los organismos deberían ser considerados de modo integral como resultado de la interacción entre la filogenia y su desarrollo individual u ontogenético (en sus restricciones y potencialidades, estudiados por la embriología). Eso es porque un organismo no se divide en fragmentos estan-

cos, sino que es un todo, una pluralidad de sistemas y como tal no puede ser reducida a su estudio mediante explicaciones fragmentarias.

Además, hoy sabemos que los seres vivos son capaces de habituarse o acomodarse a un medio cambiante a lo largo de su vida, e incluso torcer su entorno produciendo nuevas fuerzas de selección (evolución baldwiniana). En ese contexto, es posible que el comportamiento continuo de los miembros de una especie a causa de su cultura pueda alterar la evolución de su especie. De hecho, un cambio en el comportamiento de un organismo como resultado de su interacción con el ambiente, puede asimilarse (por el éxito que conlleva esa conducta) en su repertorio genético/epigenético de desarrollo. La capacidad de aprender ese comportamiento será seleccionada.

¿Puede el comportamiento humano continuado modificar su evolucionabilidad? Si una norma cultural impide la regulación natural, por ejemplo, del tabú del incesto, ¿Quita esto presión de la selección natural sobre este hecho y sus problemas genéticos? Pasan estas regulaciones a ser invisibles para la selección natural?

Con la publicación de *Ontogenia y Filogenia* (1977), Stephen Jay Gould combatió varios conceptos evolutivos erróneos, uno de ellos es el de que los organismos pudieran estar preadaptados a situaciones particulares, y el otro es el de la direccionalidad o finalismo, arraigado en muchos paleontólogos de entonces.

Los biólogos evolutivos comenzaron entonces a apuntar a las características del desarrollo (un campo con fuerza propia desde los embriólogos como Haeckel). Así nació un estudio combinado que amalgama evolución y desarrollo y se conoce como “biología evolutiva del desarrollo” (o “evo-devo”). Un cambio evo-devo será aquel que se manifiesta como una profunda alteración en la forma y/o tamaño de algún estadio del descendiente. Este campo incluye los cambios en los tiempos relativos de desarrollo de partes del organismo respecto al desarrollo de la especie ancestral (heterocronías), en los cambios genéticos resultantes en modificaciones de la forma y posición de las estructuras (heterotopías) y las alteraciones genéticas que implican un cambio de función en una estructura (homeosis). Básicamente, indica cómo las modificaciones en el desarrollo ontogenético pueden regular y muchas veces limitar la evolución.

La evo-devo permite apreciar cómo variaciones que actúan restringiendo los modos del desarrollo en alguna etapa de la ontogenia o efectos relacionados a las particularidades ambientales, pueden actuar sobre caracteres de importancia ecológica. Así, individuos con una genética comparable o incluso idéntica, se diferencian

sustancialmente desarrollando características distintas (fenotipos), pero cuya interfertilidad posible los convierte en parte de la misma especie.

Estas variaciones "epigenéticas" demuestran que, en cierto grado, hay información heredable no contenida en el ADN, de origen no genético. Por un lado, esa información, que surge de la actuación de las enzimas codificadas por los genes, no altera la secuencia de ADN, pero sí es capaz de controlar su resultado, es decir, la expresión de los genes. Esto es posible a través de los patrones de metilación del ADN (modificación de la citosina del ADN por una proteína específica), la impronta genética (diferencias en el funcionamiento de un gen según su origen paterno o materno) y la modificación de histonas (proteínas fundamentales en el empaquetamiento del ADN). Por otro lado, existe información que proveen proteínas de la membrana de las organelas a reproducir, que es transmitida a través de la organela misma.

A la vez, el fenotipo (características de un organismo) resultó no ser una respuesta rígida del genotipo (instrucciones en el ADN que definen las características de un organismo) al ambiente sino el fruto de la interacción continua de estos dos actores.

De hecho, sobre el nuevo organismo tienen efecto las características aportadas por la madre (en cuanto a materiales constitutivos), las propiedades y dinámica de sus células y tejidos (físicas y autoorganizativas), así como la temperatura, humedad, luminosidad y radiación presentes durante su desarrollo. Todo esto explica las discordancias sobre un mismo ADN como por ejemplo, entre gemelos idénticos.

Así, vemos que el medio ambiente es un factor importante que afecta y determina al fenotipo casi tanto como los genes. Es decir, que el ambiente sí afecta al desarrollo, como la sugirieron tantos antiguos naturalistas (como Al Jahiz y Lamarck), aunque por vías erróneas. Esta nueva frontera de estudios debe evaluar con herramientas genéticas y ecológicas como funcionan las variaciones epigenéticas en las poblaciones naturales. Pero también se hallan en el ojo de la tormenta los modelos de transferencia horizontal de genes (es decir, no por relación ancestro-descendiente), asimilación genómica que incrementa la complejidad del nuevo organismo, y la selección que actúa sobre niveles dis-

tintos al individuo (genes, individuos, grupos familiares, poblaciones y especies).

¿Qué es, en definitiva, la evolución?

Siguiendo a Darwin podríamos reducirla sencillamente a la existencia de descendencia con modificaciones. Siguiendo a los sintéticos, como un cambio en la frecuencia de los alelos en una población a lo largo de las generaciones. Lo importante es que la evolución explica la maravillosa diversidad de formas de vida de nuestro planeta, todas descendientes de un ancestro único. Los organismos evolucionan. Todos ellos. Esto ya no es materia de debate. Lo que sí lo es son los mecanismos por los cuales ocurre, sus detalles e importancia relativa en cada nivel evaluado.

La actual teoría evolutiva o como la llaman algunos, Síntesis Evolutiva Ampliada (SEA) incluye no solo los viejos postulados de Darwin y Wallace y los de la Síntesis, sino también la eco-evo-devo; es decir, procesos de herencia epigenética (cambios heredables por vías extra-ADN); la plasticidad ecológica de los fenotipos, y la evolucionabilidad, la adquisición de características que potencian la evolución, como la resistencia al estrés y las perturbaciones en las especies o la modularidad de los sistemas de desarrollo. A la vez, la evolucionabilidad varía las posibilidades de diferentes grupos de evolucionar de acuerdo a las grandes transiciones de su propia historia evolutiva y dar origen a nuevas especies con innovaciones adaptativas respecto a sus ancestros.

La explicación que nos dio Darwin para entender el funcionamiento de la naturaleza, proponiendo que un mecanismo biológico (la selección natural) explicara la adaptación de los seres vivos al entorno fijando cambios mínimos heredables, sigue vigente. Todas las variaciones, mejoras y explicaciones y aun excepciones, no han hecho sino robustecer el cuerpo de la Teoría de la Evolución, explicando no solo el origen de las especies, sino también la mayor parte de nuestra constitución física y nuestros actos, deseos y creencias, tan humanos. No obstante, lo descubierto hasta el momento acerca del funcionamiento de la evolución de los seres vivos es apenas el andamiaje desnudo de una obra magnífica, cuya compleja arquitectura forma la biósfera, esa capa de verdín sobre las rocas del Tercer Planeta.

BIBLIOGRAFÍA

Capítulo 1

-Daniel Boorstin, *"Los Descubridores"*. Entrega una visión histórica sobre el estudio de la Historia Natural.

-L. Dingus y T. Rowe. *"The mistaken extinction"*. W.H.Freeman-1998. Trata la evolución de los dinosaurios y el origen de las aves.

-R. Bambach et al, *"Origination, extinction and mass depletions of marine diversity"*. Paleobiology-2004. Este artículo entrega información cuantitativa muy interesante sobre las extinciones en masa.

-R. Leakey y R. Lewin, *"La sexta extinción"*. Tusquest Editores-1997. Una visión personal sobre las extinciones y el futuro de la humanidad.

-D. Jablonski, *"Lessons from the past: Evolutionary impact of mass extinctions"*. PNAS-2001.

-E. Jansen y J. Overpeck, *"Palaeoclimate"*. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)-2007.

-S. Apesteguía, "Breves Biografías en Ciencias Naturales"-(inédito)

-S. J. Gould."La estructura de la Teoría de la Evolución".-Metatemas-2004.

-C. Darwin. "El origen de las especies"-1859 (1ª edición).

Capítulo 2

-R. Wicander y J. Monroe, *"Fundamentos de geología"*. Internacional Thomson Editores-2000.

-Selecciones de Scientific American, *"Deriva continental y tectónica de placas"*. H. Blume Ediciones-1976.

-R. J. Sureda y R. H. Omarini, *"Evolución geológica y nomenclatura pre-Gondwánica en el Noroeste de Argentina (1800-160 Ma)"*. Acta Geológica Hispánica-1999.

-R. Caminos (Ed), *"Geología Argentina"*, Servicio geológico minero argentino-1999.

Capítulo 3

-L. Bromham y D. Penny, *"The modern molecular clock"*. Nature-2003.

-A. d'Orbigny, "Voyage dans l'Amerique Méridionale"-1834

-International Commission of Stratigraphy, "International Stratigraphic Chart"-2009.

-F. Ayala. "La Naturaleza Inacabada". Salvat Ciencia-1994.

-S. J. Gould."Dientes de gallina y dedos de caballo".-Drakontos-1984. En especial el capítulo 6, sobre Hutton y el tiempo profundo.

Capítulo 4

-L. Margulis y D. Sagan, *"Microcosmos"*. Metatemas-1995. Aporta una interesante visión sobre los primeros 3.500 Ma de evolución.

-E. Spivak, *"El árbol de la vida"*. Revista Ciencia Hoy-Febrero 2006. Una discusión interesante sobre la cantidad y diversidad de reinos.

-Edgard Wilson, *"La diversidad de la vida"*. Crítica-1994.

-E. Douzery et al, *"The timing of eukaryotic: does a relaxed molecular clock reconcile proteins and fossils?"*. PNAS No 43, octubre 2004. El aporte del reloj molecular para la evolución de los reinos.

-Stefan Bengtson, *"Origen and early evolution of predation"*. Paleontological Society Papers V.8-2002. Una visión sobre la importancia en la evolución de los predadores.

-J.M.Smith y E.Szathmáry, *"Ocho hitos de la evolución"*. Tusquest Editores-2001.

-John Maddox, *"Lo que queda por descubrir"*. Debate-1999.

-S. J. Gould."La sonrisa del flamenco".-Drakontos-1987. En especial el capítulo 4, sobre la individualidad de los organismos.

-P. Forterre y H. Grosjean. "The Interplay between RNA and DNA Modifications: Back to the RNA World" (capítulo 19)-2009. En *"DNA and RNA Modification Enzymes: Structure, Mechanism, Function and Evolution"*, editado por Landes Bioscience.

Capítulo 5

-J. Carrión y B- Cabezudo, *"Perspectivas recientes en la evolución vegetal"*. Anales de Biología 25, año 2003.

-Karl Niklas, *"The evolutionary biology of plants"*. University Chicago Press-1997.

-W. Jensen y F. Salisbury *"Botánica"*. McGraw-Hill-1988.

-C. Bianco, T. Graus y C. Núñez, *"Botánica agrícola"*. Universidad Nacional Río Cuarto-2002.

-Roger Seymour "*Plantas endotérmicas*". Investigación y Ciencia No 248.

Capítulo 6

-Stephen Jay Gould, "*La vida maravillosa*". Editorial Crítica-1991. Un relato apasionante sobre los descubrimientos de Burgess Shale.

-Derek Briggs et al, "*The fossils of the Burgess Shale*". Entrega un resumen de cada espécimen de Burgess Shale.

-Mark McMenamin, "*La radiación de la vida animal*". Revista Investigación y ciencia No 129. Sobre la transición Precámbrico y Cámbrico.

-Riccardo Levi-Setti, "*Trilobites*". El libro más interesante sobre la biología de los trilobites.

-Andrew Knoll "*El final del eón proterozoico*". Investigación y Ciencia No 183.

Capítulo 7

-D. Grimaldi y M. Ángel, "*Evolution of the Insects*". Cambridge University Press-2006. El libro científico más completo sobre la evolución de los insectos.

-G. McGavin, "*Entomología esencial*". Ariel ciencia-2002. Un libro recomendable sobre evolución y biología de los insectos.

-D. Grimaldi, "*Atrapados en ámbar*". Revista Investigación y ciencia-junio 1996.

-Pierre Jaisson, "*La hormiga y el sociobiólogo*". Fondo de Cultura Económica-2000. Trata sobre la evolución sobre la sociabilidad de las hormigas y otras sociedades.

-Publicación del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt de Colombia. Varios autores-2003. Presenta una actualización de los temas relacionados con las hormigas de la región neotropical.

-J. Deutsch. "El gusano que usaba el caracol como taxi". Fondo de cultura económica-2009.

Capítulo 8

-Carl Sagan, "*Sombras de antepasados olvidados*". Planeta-1993. Como en sus otras obras nos entrega una visión atrevida sobre el origen y evolución de la vida.

-G. Beck y G. Habicht, "*Origen de la inmunidad de los invertebrados*". Investigación y Ciencia No 224.

-J. G. Maisey. "Discovering fossil fishes". Westview-1996.

-S. J. Gould y otros. "El libro de la Vida". Drakontos-1993.

Capítulo 9

S. Cote et al, "*Vertebral development in the devo-*

nian sarcopterygian fish Eusthenopteron fordi and the polarity of vertebral evolution in non-amniote tetrapods". Journal of Vertebrate Paleontology-2002.

-P. Ward et al, "*Confirmation of Romer's Gap as a low oxygen interval constraining the timing of initial arthropod and vertebrate terrestrialization*". PNAS-2006.

-K. Roelants et al, "Global patterns of diversification in the history of modern amphibians". PNAS No 3-2007.

-R. Carroll et al, "*Thermal physiology and the origin of terrestriality in vertebrates*". Zoological Journal of the Linnean Society-2005. Una presentación actualizada sobre el origen de los tetrapodos.

-R. Carroll, "The Palaeozoic Ancestry of Salamanders, Frogs and Caecilians". Zoological Journal of the Linnean Society-2007. Una explicación sobre los posibles orígenes de los anfibios actuales.

-S. Steyer, "La Terre avant les dinosaures". Belin-2009. Muy buena síntesis de la evolución de los primeros tetrápodos, bellamente ilustrada.

-Stephen Jay Gould, "*Ocho cerditos, reflexiones sobre historia natural*". Editorial Crítica-2005. Una joya, excelentes ensayos.

-D. Marjanovic, D. M. y Laurin. "Fossils, Molecules, Divergence Times, and the Origin of Lissamphibians". Systematical Biology-2007.

-J. A. Clack. "Devonian climate change, breathing, and the origin of the tetrapod stem group"-2007. Puesta al día técnica sobre los primeros tetrápodos.

-S. J. Gould. "El Pulgar del Panda" Hyspamerica-1980.

Capítulo 10

-José Bonaparte, "*El Triásico de San Juan-La Rioja Argentina y sus dinosaurios*". Museo Argentino de Ciencias Naturales-1997. Una obra cumbre sobre la sucesión de terópodos a arcosaurios en la formación Ischigualasto.

-Douglas Edwin, "*La mayor extinción biológica conocida*". Investigación y Ciencia No 240.

-S. Steyer, "La Terre avant les dinosaures". Belin-2009. Muy buena síntesis de la evolución de los primeros tetrápodos, bellamente ilustrada.

-N. Vidal y S. B. Hedges "Molecular evidence for a terrestrial origin of snakes", Proc. R. Soc. Lond. B (Suppl.) (2004).

-S.E. Evans "At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards". Biol. Rev.-2003.

-S. Apesteguía. 2007. La evolución de los lepidosaurios. Investigación y Ciencia 367.

-S. Apesteguía. 2007. Lepidosaurios en movimiento: de los lagartos a las serpientes. Investigación y Ciencia 371.

Capítulo 11

-D. Norman y P. Wellnhofer "*Dinosaurs*", Salamander Books-2000. La sección 2 de este libro es el mayor compendio sobre Pterosaurios que se pueda encontrar.

-R. Motani "*Los señores de los mares jurásicos*". Revista Investigación y ciencia-Feb 2001. Artículo de revisión a cerca de los ichthyosaurios.

-W. Langston "*Gli pterosauri*", Le Scienze quaderni No 76. Un resumen del status de los pterosaurios.

-C. McGowan "*Dinosaurios y dragones de mar*", Editorial Crítica-1993. Un libro ameno y cuidadosamente didáctico sobre ichthyosaurios y pterosaurios.

-G. Rougier, M. Fuente y A. Arcucci, "*La evolución de las tortugas*". Investigación y Ciencia No 258.

-R. L. Carroll. 1988. Vertebrate Paleontology and Evolution. *W. H. Freeman and Company*.

-P. Wellnhofer. "The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs"-2004.

-Z. Gasparini y otros. "The elasmosaurid plesiosaur *Aristonectes* Cabrera from the Latest Cretaceous of South America and Antarctica". *J. of Vert. Paleont.*-2003.

-M. Fernández "Redescription and phylogenetic position of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae)". *J. of Paleont.*-2007.

-F. Novas. "*Lakumasaurus antarcticus*, n. gen. et sp., a new mosasaur (Reptilia, Squamata) from the Upper Cretaceous of Antarctica". *Ameghiniana*-2002.

Capítulo 12

-José Bonaparte, "*Dinosaurios de América del Sur*". Museo Argentino de Ciencias Naturales-1996.

-Steve Wang y Meter Dodson, "*Estimating the diversity of dinosaurs*". *PNAS*, vol. 103, No 37. Ofrece las estadísticas y cálculos de la diversidad de dinosaurios conocidos.

-Martin Lockley "*Siguiendo las huellas de los dinosaurios*". Mc Graw Hill-1993. Estudia las evidencias de las icnitas.

-M. Norrell, L. Dingus y E. Gaffney, "*Discovering dinosaurs*". University of California Press-2000.

-S. Apesteguía. "Nuestros Dinosaurios, I: Ornitisquios", Ed. Lumen-1998.

-S. Apesteguía. "Nuestros Dinosaurios, II: Saurópodos", Ed. Lumen-1998. Ed. Lumen-1998. Ed. Lumen-2002.

-David Lambert, "*The ultimate dinosaurs book*". DK Publishing Inc-1993.

-L. M. Witmer y R.C. Ridgely. "New insights into the brain, braincase, and ear region of tyrannosaurs, with implications for sensory organization and behavior". *Anat. Rec.*-2009.

-J. R. Horner y R. Makela "Nest of juveniles provides evidence of family structure among dinosaurs". *Nature* -1979.

-M. Langer y otros. "Origin and early evolution of dinosaurs". *Biol. Rev.*-2009.

- J. F. Bonaparte J. F. "Faunal replacement in the Triassic of South America". *J. of Vert. Paleont.*-1982.

- J. F. Bonaparte "History of the terrestrial Cretaceous vertebrates of Gondwana. IV Congr. Argentino Paleontol Biostratigrafica Actas-1986.

- J. F. Bonaparte y M. Vince. "El hallazgo del primer nido de dinosaurios triásicos (Saurischia, Prosauropoda) del Triásico superior de Patagonia, Argentina". *Ameghiniana*-1979.

-R. T. Bakker. "Dinosaur physiology and the origin of mammals". *Evolution*-1971.

-R. T. Bakker. "*The dinosaur heresies*". Bath Press-1986.

-H. G. Seeley. "Dragons of the air: An account of extinct flying reptiles"-1901.

-L. Chiappe y L. Dingus, "*Walking on eggs*". Scribner-2001. La historia de los descubrimientos de nidos de titanosaurios en Auca Mahuida.

-S. J. Gould. "Dientes de gallina y dedos de caballo". -Drakontos-1984. En especial el capítulo 3, sobre las aves súlidas y el anillo de guano.

-W. Alvarez, "Tyrannosaurus rex y el cráter de la muerte". Drakontos-1997.

Capítulo 13

-Peter Larson, "*The theropod reproductive system*". Gaia No 15-1998. Entrega un resumen comparativo de la reproducción de cocodrilos, aves y dinosaurios.

-L. Chiappe y L. Dingus, "*Walking on eggs*". Scribner-2001. La historia de los descubrimientos de nidos de titanosaurios en Auca Mahuida.

-Roberto Ares, "*Aves, vida y conducta*". Vázquez Mazzini Editores-2007. Contiene información la evolución de la biología y comportamiento de las aves.

-B. S. Tullberg et al, "*Phylogenetic reconstruction of parental-care systems in the ancestors of birds*". *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*-2002. Un estudio abarcativo de la evolución del cuidado parental.

-Claudia Tambussi, "*Fororracoideos: las grandes aves carnívoras de la patagonia de antaño*". Revista Museo Junio-1998

-H. Alvarenga y E. Höfling, "*Systematic revision of the Phorusrhacidae*". *Papéis Avulsos de Zoologia*-2003.

-J. Clark, M. Norrel y L. Chiappe "*An oviraptorid skeleton...*", American Museum Novitates-1999. Se realiza el reporte detallado sobre el *Oviraptor* de Mongolia

-S. Chatterjee y R. Templin, "*Biplano wing planform and flight performance of the feathered dinosaurs Microraptor gui*". PNAS No5-2007

-Hoy las ciencias adelantan que es una barbaridad. Varios autores. Libros del Rojas-2005.

-G. G. Simpson. "Splendid Isolation : The Curious History of South American Mammals". YUP-1983.

-L. M: Chiappe y L. Witmer (Eds). "Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs". UCP-2002.

-S. Chatterjee. "The Rise of Birds: 225 Million Years of Evolution". JHUP-1997.

-A. Feduccia. "The Origin and Evolution of Birds". YUP-1996.

Capítulo 14

-R. Glenn Northcutt, "*Understanding vertebrate brain evolution*". Integ. and Com. Biol.-2002.

-R. Pasquali y E. Tonni, "*Los mamíferos fósiles de Buenos Aires*". Universitas libros-2004.

-E. Tonni y A. Cione, "*Rastreado el pasado,...*". Revista Museo Noviembre-1996.

-Fernando Novas, "*Buenos Aires, un millón de años atrás*". Siglo XXI editores-2006.

-Alberto Salza, "*Ominidi: uomini e ambienti*". Giunti-1989.

-E. Buffetaut. "Fósiles y Hombres". Plaza & Janes-1992.

-Science et Vie. Varios autores. "La nouvelle histoire des hommes disparus"-2006.



Trabajamos desde el año 2000 para promover la investigación en el campo de las ciencias de la vida y de la tierra. Llevamos adelante proyectos de investigación en paleontología y promovemos la divulgación de los conocimientos científicos a través de publicaciones como el presente libro.

Para conocer más sobre nuestras acciones: www.fundacionazara.org.ar



Consultas, sugerencias y propuestas: info@vmeditores.com.ar
Dejanos tus datos para recibir información sobre otros títulos y próximas ediciones
www.vmeditores.com.ar

