

I Taller de *Morfología de Vertebrados*

Virginia Abdala – Adriana Manzano – Aldo Vasallo
Compiladores



Índice

Prólogo	5
Introducción	7
Herramientas conceptuales y metodológicas para el estudio de la morfología y paleobiología de vertebrados <i>Sergio F. Vizcaíno, M. Susana Bargo, Néstor Toledo y Guillermo H. Cassini</i>	13
El oído medio de los cinodontes basales <i>Leandro C. Gaetano y Fernando Abdala</i>	35
La prensilidad en anfibios y reptiles: perspectivas evolutivas basadas en la anatomía y la función <i>A.S. Manzano, G. Fontanarrosa, Y. Prieto y V. Abdala</i>	59
Morfología funcional del aparato mio-esquelético de los mamíferos, con énfasis en especies del sur de América del Sur <i>Marcos Darío Ercoli y Alicia Álvarez</i>	83
Caracterización morfológica y análisis de glicoconjugados en el tracto digestivo de vertebrados de interés comercial y zootécnico <i>María Florencia Tano de la Hoz, Stefanía Cohen, Marina Vera Diaz, Mirta Alicia Flamini, Alcira Ofelia Díaz</i>	101
La morfología en el estudio de los peces: una aproximación instrumental <i>Sonia A. Crichigno, Juan P. Barriga y Víctor E. Cussac</i>	123
Relación entre ecomorfología y segregación trófica de cuatro especies de peces simpátricas en una laguna costera Argentina <i>Blasina G.E, Molina J.M, Lopez Cazorla A.C., Díaz de Astarloa J.M.</i>	
Metodologías morfométricas aplicadas a la Taxonomía Integrativa de peces <i>Mariano González-Castro y Juan Martín Díaz de Astarloa</i>	139
Variaciones morfológicas del sistema osteo-muscular de los miembros locomotores de las aves en relación a sus hábitos: el miembro pélvico de los Falconidae (Aves, Falconiformes) como ejemplo <i>Mariana B.J. Picasso, María Clelia Mosto y Laura Biondi</i>	161

Anatomía virtual del cerebro y órganos de los sentidos en Aves: aplicaciones en paleobiología	195
<i>Claudia Patricia Tambussi, Federico Javier Degrange, Julieta Carril y Ricardo Santiago De Mendoza</i>	
El complejo cráneo-mandibular de Aves: forma, desarrollo y función	227
<i>Federico Javier Degrange, Julieta Carril, María Manuela Demmel Ferreira, Sofía Pestoni y Claudia Patricia Tambussi</i>	
Ecomorfología en tetrapodos	257
<i>Tulli M. J., Cruz F.B., Carrizo L.V., Soliz M.C. y V. Abdala</i>	
Morfología funcional de los sistemas mandibular y locomotor en roedores caviomorfos	281
<i>Aldo Vassallo, Federico Becerra, Alejandra Echeverría, Guido Buezas, Oscar Rocha-Barbosa, Karine Chagas</i>	
Evolución del desarrollo en anfibios anuros	305
<i>Marissa Fabrezi, Javier Goldberg y Silvia Inés Quinzio</i>	
La ontogenia como fuente de diversidad morfológica en los anuros	333
<i>Florencia Vera Candiotti, María Laura Ponssa, Jimena Grosso, Ana Sofía Duport Bru y Esteban Lavilla</i>	
Cambios genéticos y epigenéticos inducidos por el estrés prenatal sobre el cerebro	361
<i>Marcela Adriana Brocco y Melisa Carolina Monteleone</i>	
El movimiento como agente epigenético	381
<i>María Laura Ponssa, Miriam Vera, Jessica Fratani J, Virginia Abdala</i>	
Landmarks y parsimonia: principios básicos	401
<i>Santiago A. Catalano y Pablo A. Goloboff</i>	
Epílogo	421

El oído medio de los cinodontes basales

Leandro C. Gaetano⁶ y Fernando Abdala⁷

Resumen

La anatomía del oído medio de los cinodontes no mamaliaformes es especialmente importante para comprender las modificaciones que dieron lugar al particular oído medio observado en los mamíferos. El estribo de los cinodontes no mammaliaformes, el único hueso del oído medio de estos taxones, está bien representado en el registro fósil aunque sólo ha sido estudiado superficialmente. Se analiza aquí con detalle la anatomía del estribo de numerosos cinodontes basales en un marco filogenético, mostrando que la morfología del estribo es más variable que lo que se creía previamente. La re-evaluación de las teorías relacionadas a la posición de la membrana timpánica en cinodontes no mamaliaformes permiten concluir que la hipotética membrana timpánica postcuadrática asociada al surco escamosal es en el mejor de los escenarios relictual y probablemente no funcional dado que no hay evidencia de una conexión directa con el estribo. Las ondas sonoras eran posiblemente transmitidas al estribo desde la membrana timpánica postdentaria (soportada por la lámina refleja del angular) a través del cuadrado. Nuestro análisis resulta en una mejor comprensión del sistema auditivo en cinodontes no mamaliaformes y su evolución, resaltando la variabilidad de la anatomía del estribo y la dificultad de poner a prueba hipótesis funcionales debido a la falta de análogos modernos.

Palabras clave: estribo; membrana timpánica; cinodontes no mamaliaformes

Abstract

The anatomy of the middle ear of non-mammaliaform cynodonts is especially important to understand the changes that led to the particular middle ear observed in mammals. The stapes of non-mammaliaform cynodonts, the only middle-ear bone in these taxa, is well represented in the fossil record although it has only been cursorily studied. Here we thoroughly analyze the stapedia anatomy of several basal cynodonts in a phylogenetic framework showing that the stapedia morphology is more variable than previously thought. The re-evaluation of the theories concerning the position of the tympanic membrane in non-mammaliaform cynodonts led to the conclusion that the hypothetical postquadrate tympanic membrane associated with the squamosal sulcus is at best relictual and most likely non-functional as a direct connection between the stapes is not hinted. The sound waves were most likely transmitted to the stapes from a postdentary tympanic membrane (supported by the reflected lamina of the angular) through the quadrate. Our analysis results in a better understanding of the auditory system in non-mammaliaform cynodonts and its evolution, highlighting the variability of the stapedia anatomy and the difficulty to test functional hypotheses due to the lack of extant analogues.

⁶ Departamento de Ciencias Geológicas, FCEyN, Instituto de Estudios Andinos "Don Pablo Groeber" – IDEAN (Universidad de Buenos Aires-CONICET), Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. lcgatano@gl.fcen.uba.ar

⁷ Evolutionary Studies Institute, University of the Witwatersrand, Johannesburg, South Africa

Key words: stapes; tympanic membrane; non-mammaliaform cynodonts

1. Introducción

Los mamíferos son los únicos representantes vivientes de Synapsida, un clado muy diverso que comprende numerosos linajes fósiles (Kemp, 2005). Entre los sinápsidos, los cinodontes no mamaliaformes constituyen un conjunto parafilético de taxones sucesivamente más cercanamente emparentados con los mamaliaformes, el grupo que incluye aquellos taxones que habrían dado origen a los mamíferos (Liu y Olsen, 2010). Los cinodontes no mamaliaformes son conocidos desde el Pérmico Tardío y están particularmente bien representados en el Triásico de Gondwana y en el Jurásico y Cretácico Temprano de Laurasia (Kemp, 2005; Abdala y Ribeiro, 2010). Estos taxones constituyen una fuente de evidencia muy rica para comprender el origen de algunas características clave asociadas al éxito evolutivo de los mamíferos (Kemp, 2005; Kielan-Jaworowska et al., 2004).

Los mamíferos son los únicos representantes vivientes de Synapsida, un clado muy diverso que comprende numerosos linajes fósiles (Kemp, 2005). Entre los sinápsidos, los cinodontes no mamaliaformes constituyen un conjunto parafilético de taxones sucesivamente más cercanamente emparentados con los mamaliaformes, el grupo que incluye aquellos taxones que habrían dado origen a los mamíferos (Liu y Olsen, 2010). Los cinodontes no mamaliaformes son conocidos desde el Pérmico Tardío y están particularmente bien representados en el Triásico de Gondwana y en el Jurásico y Cretácico Temprano de Laurasia (Kemp, 2005; Abdala y Ribeiro, 2010). Estos taxones constituyen una fuente de evidencia muy rica para comprender el origen de algunas características clave asociadas al éxito evolutivo de los mamíferos (Kemp, 2005; Kielan-Jaworowska et al., 2004).

La modificación paulatina de una estructura es raramente documentada a través de fósiles. Por otro lado, los cambios en los huesos posteriores al dentario registrados en el linaje de los sinápsidos constituyen uno de los mejores ejemplos de evolución gradual de sistemas complejos. Numerosos taxones, particularmente cinodontes no mamaliaformes y mamaliaformes basales, evidencian la variación de características morfológicas en la quijada inferior y la suspensión mandibular que paulatinamente se asemejan a la estructura de la mandíbula y oído medio particular de los mamíferos (Allin y Hopson, 1992; Allin, 1975). La evidencia provista por los sinápsidos basales apoya la teoría Reichert-Gaup (Maier, 1990; Presley, 1984), la cual se basa principalmente en observaciones embriológicas que sugieren que el oído medio mamaliano (incluyendo tres huesos que conectan la membrana timpánica con la fenestra oval) deriva de huesos asociados a la suspensión mandibular (Takechi y Kuratani, 2010; Allin y Hopson, 1992). En los mamíferos, la estructura del oído medio permite la transmisión eficiente de sonido a través del aire y contrarresta en gran medida la pérdida energética asociada a la transición de las ondas sonoras de un medio de baja densidad (aire) a uno de alta densidad (endolinfa). Los tres huesos del oído medio (estribo,

yunque y martillo) han sido reconocidos como homólogos a la columella auris, cuadrado, articular y gonial (prearticular) (Anthwal et al., 2012; Goodrich, 1930; Klaauw, 1923; Gaupp, 1913; Reichert, 1837). La columella auris o estribo es el único hueso del oído medio en tetrápodos no mamaliaformes mientras que el cuadrado y el articular están involucrados en la suspensión mandibular (Clack y Allin, 2004). En los sinápsidos, los huesos postdentarios muestran una reducción gradual y, especialmente entre los cinodontes, una progresiva desvinculación del dentario, que constituye el único hueso en la quijada inferior de las formas avanzadas (Meng et al., 2011; Luo, 2007; Clack y Allin, 2004). Los cinodontes no mamaliaformes son particularmente relevantes para comprender los cambios finales que condujeron a la condición auditiva observada en los mamíferos, pues presentan una notable reducción de los huesos postdentarios y la presencia de un estribo más delicado (Allin y Hopson, 1992; Allin, 1975). La morfología de los huesos postdentarios de muchos cinodontes no mamaliaformes ha sido exhaustivamente descrita (Kemp, 1979; 2007; Allin, 1975; Romer, 1970; Barghusen y Hopson, 1970; Barghusen, 1968, 1972; Fourie, 1968; Crompton, 1963, 1972) aunque sólo en algunas pocas contribuciones se analiza con detalle la anatomía del estribo de estos taxones y se explora su variabilidad morfológica (Kemp, 1979; Allin, 1975; Fourie, 1974; Estes, 1961; Parrington, 1946, 1979). Únicamente Novacek y Wyss (1986) presentaron una comparación gráfica de los estribos de varios cinodontes no mamaliaformes aunque solamente discutieron su anatomía general y el desarrollo del foramen estapedial en el marco de la morfología observada en los estribos de mamíferos actuales.

Aporte de la Investigación y preguntas principales

En el linaje de los sinápsidos se reconoce la variación de características morfológicas en la quijada inferior y la suspensión mandibular que paulatinamente se asemejan a la estructura de la mandíbula y oído medio particular de los mamíferos. Los cinodontes no mamaliaformes son particularmente relevantes para comprender los cambios finales que condujeron a la condición auditiva observada en los mamíferos, pues presentan una notable reducción de los huesos postdentarios y la presencia de un estribo más delicado. Sin embargo, son escasos los estudios morfológicos detallados sobre el estribo de estos taxones y, consecuentemente, las reconstrucciones de tejidos blandos e hipótesis funcionales relativas al oído medio de los cinodontes no mamaliaformes no están sustentadas por una robusta base anatómica. Considerando que el estribo de numerosos cinodontes no mamaliaformes ha sido hallado, se presenta aquí un análisis morfológico detallado en un contexto comparativo y filogenético. Adicionalmente, en base a la nueva evidencia disponible, se discuten las características del oído medio en los cinodontes no mamaliaformes con el objetivo de reconstruir la estructura auditiva de estos taxones y aportar a la comprensión del origen del oído medio tri-oscicular característico de los mamíferos actuales. Es así que en este capítulo se intenta abordar preguntas como: ¿es el estribo de los cinodontes no mamaliaformes un hueso conservativo morfológicamente? ¿qué tanto varía este elemento? ¿tienen las diferencias reconocidas implicancias filogenéticas? ¿qué nos dice la evidencia disponible sobre la posición y homologías de la membrana timpánica? ¿cómo era la cadena de conducción del sonido en estos

taxones? ¿con qué taxones actuales es comparable la estructura del oído medio de los cinodontes no mamaliaformes?

Los mamíferos presentan un conjunto de características particulares que permiten distinguirlos de otros vertebrados, varias de las cuales se relacionan con el sistema auditivo. Entre estas últimas se encuentran la presencia de tres osículos en el oído medio (Colbert y Morales, 1991; Lim, 1968), la presencia de capas de fibras de colágeno orientadas radialmente y en forma circular en la membrana timpánica (Fay et al., 2006; Rabbitt y Holmes, 1986; Funnell y Laszlo, 1982; Lim, 1968), la elongación de la membrana basilar (Manley, 1971) y la movilidad de las cilias externas de las células del órgano de Corti (Brownell et al., 1985). Estas particularidades, entre otras, contribuyen a dotar a los mamíferos de su capacidad única de percibir sonidos de alta frecuencia. Llamativamente, se ha prestado relativamente poca atención al rol de los osículos del oído medio en cuanto a la audición de altas frecuencias (Taylor, 1969).

Históricamente, la condición tri-osicular del oído medio presente en los mamíferos ha sido considerada un sistema de amplificación sonora mucho más eficiente que la de los restantes tetrápodos, que poseen un único hueso en el oído medio (Manley y Sienknecht, 2013; Masterton et al., 1969; Taylor, 1969). El oído medio de los tetrápodos no mamaliaformes se creía “inferior” a aquel de los mamíferos; sin embargo, los tres mecanismos asociados a contrarrestar la impedancia acústica en los oídos tri-osiculares (i.e., relación entre el área del tímpano y de la base del estribo, proporción entre los brazos de palanca del yunque y el martillo, y la curvatura de la membrana timpánica) están también presentes en los mono-osiculares (Manley y Sienknecht, 2013; Manley, 1972). La única diferencia entre estos tipos de oído medio es el sistema de palancas primario que se observa en los mamíferos, comparado con el sistema de palancas secundario a lo largo del complejo extracolumella-columella en los tetrápodos no mamaliaformes con oídos mono-osiculares (Manley y Sienknecht, 2013).

En virtud de su condición mono-osicular, el oído medio de los cinodontes no mamaliaformes ha sido interpretado a la luz de lo observado en tetrápodos no mamalianos con oídos timpánicos. Sin embargo, estas hipótesis se apoyan sobre un pobre conocimiento del estribo en estas formas extintas. Como se muestra a continuación, el estribo de los cinodontes no mamaliaformes no es comparable a lo observado en tetrápodos actuales por lo que sólo su análisis detallado permite comprender las características del sistema auditivo de estos organismos. A pesar de su estructura delicada y frágil que dificulta su preservación, el estribo de numerosos cinodontes no mamaliaformes ha sido hallado, lo que ha permitido un análisis detallado de las características del estribo en un contexto comparativo y filogenético. Adicionalmente, la disponibilidad de varios especímenes de un mismo taxón en los que se preserva el estribo ha posibilitado el estudio de la variabilidad intraespecífica en estas formas. En este capítulo se presenta una visión actualizada de las características del oído medio en los cinodontes no mamaliaformes con el objetivo de reconstruir la estructura auditiva de estos

taxones y aportar a la comprensión del origen del oído medio tri-oscicular característico de los mamíferos actuales.

La condición tri-oscicular del oído medio presente en los mamíferos ha sido considerada un sistema de amplificación sonora mucho más eficiente que la de los restantes tetrápodos, que poseen un único hueso en el oído medio (Manley y Sienknecht, 2013; Masterton et al., 1969; Taylor, 1969). El oído medio de los tetrápodos no mamaliaformes se creía “inferior” a aquel de los mamíferos; sin embargo, los tres mecanismos asociados a contrarrestar la impedancia acústica en los oídos tri-osciculares (i.e., relación entre el área del tímpano y de la base del estribo, proporción entre los brazos de palanca del yunque y el martillo, y la curvatura de la membrana timpánica) están también presentes en los mono-osciculares (Manley y Sienknecht, 2013; Manley, 1972). La única diferencia entre estos tipos de oído medio es el sistema de palancas primario que se observa en los mamíferos, comparado con el sistema de palancas secundario a lo largo del complejo extracolumella-columella en los tetrápodos no mamaliaformes con oídos mono-osciculares (Manley y Sienknecht, 2013).

2. El oído medio de los cinodontes no mamaliaformes

El estribo, el único hueso del oído medio en los cinodontes no mamaliaformes, es un elemento liviano y frágil caracterizado por la presencia de dos cruras que convergen lateral y medialmente definiendo el foramen estapedial orientado dorsoventralmente. El sector medial al foramen estapedial incluye la base del estribo, que contacta con la fenestra oval. El sector lateral al foramen estapedial está involucrado con la articulación con el cuadrado. Las regiones lateral y medial al foramen estapedial, constituidas por la fusión de las cruras, pueden estar expandidas lateromedialmente dando lugar a plataformas. Los márgenes lateral y medial del estribo pueden estar proyectados anterior y/o posteriormente. Finalmente, en algunos taxones se reconoce un proceso dorsal, proyectado dorsalmente desde la crura posterior.

2.1. Anatomía del estribo de los cinodontes no mamaliaformes: casos de estudio

A pesar de que los rasgos generales arriba mencionados se reconocen en la mayoría de los cinodontes no mamaliaformes, existe variación morfológica representada en este pequeño hueso entre diferentes taxones así como también intraespecíficamente (Gaetano y Abdala, 2015). Las variaciones resultan en un estribo rectangular o triangular; más o menos robusto de acuerdo a la predominancia de plataformas laterales y mediales o de un foramen estapedial grande; en el desarrollo de un proceso dorsal en la crura posterior que puede estar ausente o presente así como también mostrar variaciones en su morfología y posición relativa; en el diferente tamaño relativo de las cruras, que pueden ser

similares entre sí o una de ellas mayor que la otra; en la presencia variable de proyecciones en los extremos del estribo; y en la diferenciación de áreas ventrales planas o cóncavas en las plataformas medial y lateral. Se presenta a continuación la descripción anatómica del estribo de tres especies de cinodontes no mamaliaformes para ejemplificar las notorias diferencias interespecíficas observadas en la anatomía del estribo.

2.1.a. El estribo de *Diademodon tetragonus*

El estribo de *Diademodon* es esbelto y notablemente largo, de aspecto triangular en vista ventral, angosto lateralmente y más ancho medialmente. La crura anterior es más ancha anteroposteriormente que la crura posterior. El foramen estapedial es muy largo mediolateralmente y relativamente angosto anteroposteriormente. Este hueso presenta una amplia plataforma media con una concavidad en su mitad posterior (Fig. 1A). La base del estribo es circular y proyectada ventralmente, mostrando pequeñas proyecciones anteriores y posteriores (Fig. 1A). Lateralmente, las cruras convergen en una estructura en forma de barra que está separada por una marcada constricción del extremo lateral esférico (Fig. 1A). La mencionada estructura en forma de barra representa la plataforma lateral observada en otros cinodontes no mamaliaformes y es tan extensa lateromedialmente como la plataforma medial. La angosta porción lateral del estribo está en contacto con la mucho más amplia superficie medial del cuadrado. Los especímenes disponibles no permiten discernir la presencia o ausencia de un proceso dorsal.

2.1.b. El estribo de *Exaeretodon argentinus*

El estribo de *Exaeretodon argentinus* es esbelto y de aspecto rectangular. Está integrado por dos cruras muy delgadas, especialmente la crura anterior (Fig. 1C-F), aproximadamente paralelas entre sí (Fig. 1D). En algunos especímenes, ambas cruras son rectas mientras que en otros la crura anterior o la posterior son ligeramente curvas. Las cruras están relativamente bien desarrolladas dorsoventralmente en vista posterior. El foramen estapedial es ovalado y muy grande, ocupando casi totalmente la extensión lateromedial del estribo (Fig. 1C-F). Lateral y medialmente, las cruras convergen en plataformas angostas que representan únicamente 1/5 de la longitud total del estribo (Fig. 1D-F). La plataforma medial es plana ventralmente (aunque en uno de los especímenes estudiados se observa una depresión en esta región). Los márgenes medial y lateral del estribo son cóncavos en vista ventral. Estos márgenes no se proyectan anterior ni posteriormente en uno de los especímenes (Fig. 1D) mientras que una pequeña proyección anteromedial se reconoce en otro de los especímenes (Fig. 2H-I). Lateralmente, se observan proyecciones anteriores y posteriores (Fig. 1E-F). El proceso dorsal no está presente. Uno de los estribos de *Exaeretodon*

argentinus se ha preservado en posición de vida, mostrando que todo su margen lateral estaba en contacto con el cuadrado (Fig. 1F).

Integración con otras disciplinas

El análisis realizado en este capítulo deja abiertos numerosos interrogantes sobre la anatomía y características funcionales del oído medio de los cinodontes no mamaliaformes así como también sobre la evolución de este complejo sistema sensorial a lo largo del linaje de los tetrápodos y particularmente los sinápsidos. El abordaje detallado de cada una de estas temáticas se ve dificultado por diferentes razones como la ausencia de preservación de tejidos blandos y las dificultades inherentes a su reconstrucción, la incertidumbre asociada a las hipótesis funcionales y a la ausencia de análogos modernos. Es así que resulta necesaria la interrelación con diferentes disciplinas (por ejemplo: biofísica, acústica, anatomía y comportamiento) que contribuyan en conjunto a una comprensión conceptual cada vez más acabada de estas problemáticas y den lugar a la generación de ingeniosos diseños experimentales.

2.1.c. El estribo de *Tritylodon longaevus*

El estribo de *Tritylodon* es muy corto lateromedialmente y presenta un contorno triangular en vista ventral, con un sector medial expandido anteroposteriormente en contraposición al estrecho sector lateral (Fig. 1B). En vista ventral, el margen medial es convexo y la base del estribo no está proyectada ventralmente o anteroposteriormente. Por otro lado, el margen lateral está proyectado posteriormente (Fig. 1B). La plataforma lateral está más expandida lateromedialmente que la medial. La plataforma medial es cóncava ventralmente mientras que la plataforma lateral es plana (Fig. 1B). El foramen estapedial es casi circular y relativamente pequeño (Fig. 1B). La crura posterior es muy delgada mientras que la anterior es comparativamente robusta y no hay proceso dorsal (Fig. 1B).

2.2. Variaciones intraespecíficas en estribo de los cinodontes no mamaliaformes

Dado su impacto directo en la capacidad auditiva, el estribo ha sido considerado siempre como un elemento conservativo pues es esperable que los miembros de una misma especie sean capaces de percibir sonidos en el mismo rango de frecuencias permitiendo la comunicación intraespecífica y percibiendo el ambiente de forma similar. De este modo, el reconocimiento de variaciones intraespecíficas en la morfología del estribo que no pueden ser atribuidas a diferencias en el estadio ontogenético de los especímenes es sorprendente y permanece aún no explicada (Gaetano y Abdala, 2015). Por otro lado, notorias diferencias anatómicas han sido identificadas en el estribo humano (Wadhwa et

al., 2005; aWengen et al., 1995; Dass et al., 1966). En algunos casos, estas diferencias han sido interpretadas como malformaciones y vinculadas con problemas auditivos (Park et al., 2009). Con el objetivo de ejemplificar la variación intraespecífica en el estribo de los cinodontes no mamaliaformes, se exponen a continuación las diferencias morfológicas reconocidas en *Massetognathus pascuali*, un taxón representado por varios individuos con el estribo preservado.

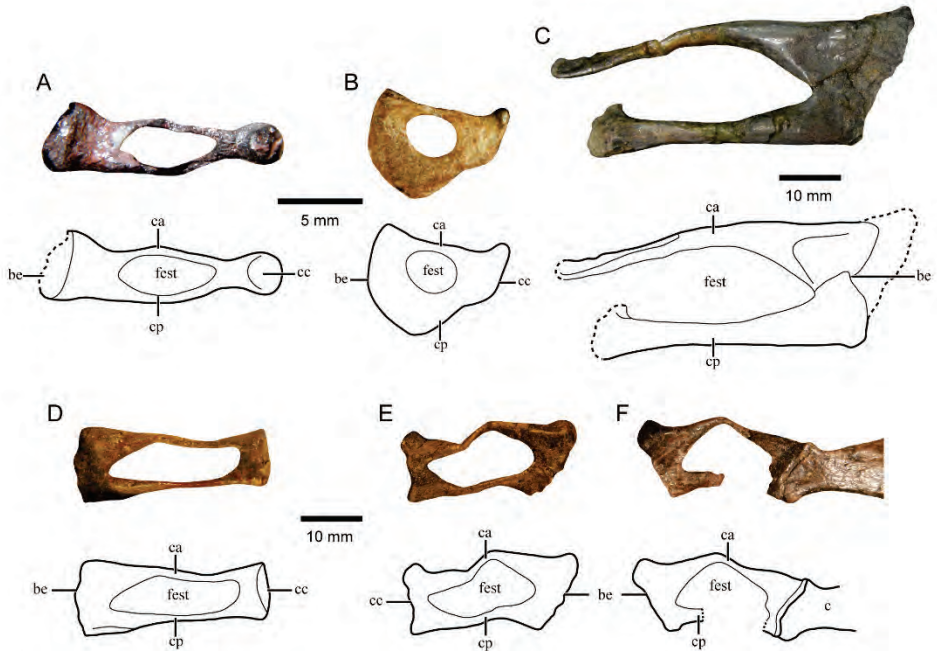


Figura 1. Fotografía en vista ventral y dibujo en línea de: **A**, estribo izquierdo de espécimen BP/1/3773 correspondiente a *Diademodon tetragonus*; **B**, estribo izquierdo de espécimen BP/1/5288 correspondiente a *Tritylodon longaevus*; **C-F**, estribo izquierdo de espécimen MACN 18125 (**C**), estribo derecho de espécimen MCZ 4510 (**D**) y estribos derecho (**E**) e izquierdo (**F**) de espécimen MCZ 4493 correspondientes a *Exaeretodon argentinus*. **Abreviaturas:** be, base del estribo; c, cuadrado; ca, crura anterior; cc, área de contacto con el cuadrado; cp, crura posterior; fest, foramen estapedial. Las líneas punteadas indican fracturas o márgenes incompletos. La barra de escala de 5mm corresponde a A-B y la de 10mm a C-F.

2.2.a. El caso de *Massetognathus pascuali*

Se conocen cuatro especímenes de *Massetognathus pascuali* en los que se preserva el estribo (Fig. 2). Las únicas características compartidas por todos ellos son la presencia de un estribo aproximadamente rectangular en vista ventral con dos cruras que definen un foramen estapedial. Por otro lado, notables diferencias se observan en la anatomía del estribo entre los distintos individuos analizados de *Massetognathus pascuali* (Fig. 2). Entre ellas se pueden mencionar: un foramen estapedial de diferente tamaño relativo, cruras rectas o curvas, plataformas lateral y medial con diferente grado de desarrollo, proyecciones anteriores y posteriores variablemente presentes, y un proceso dorsal conspicuo aunque sólo presente en algunos especímenes que a su vez difieren en su forma y posición. Únicamente la variación en el tamaño del foramen estapedial puede correlacionarse con el estadio ontogenético inferido para los especímenes. Por otro lado, las otras variaciones registradas remarcan la plasticidad morfológica intraespecífica del estribo de *Massetognathus pascuali*.

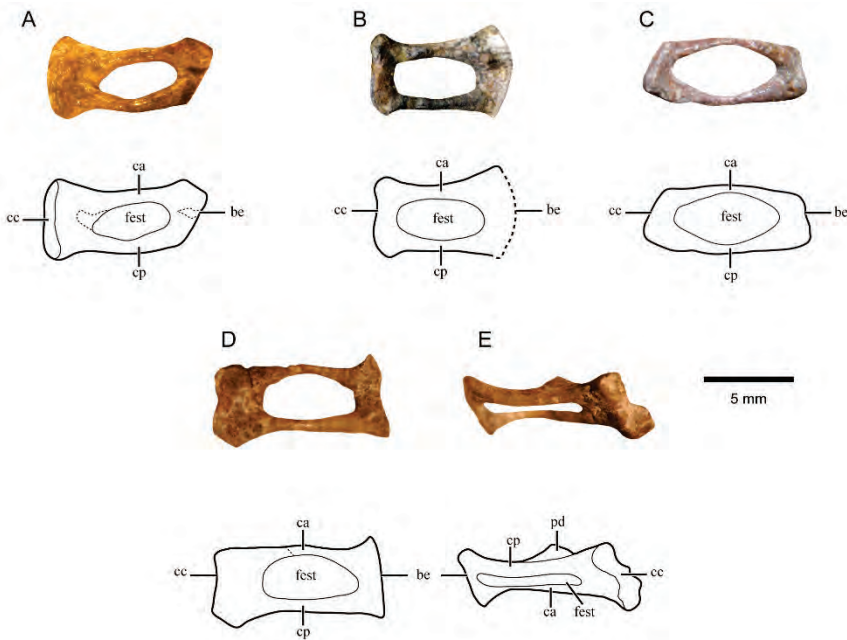


Figura 2. A-E, fotografía y dibujo en línea de estribo derecho de los especímenes MCZ 3807 (A), PVL 4727 (B), BP/1/4245 (C) y CRILAR PV 414 (D-E) en vista ventral (A-D) y posteroventral (E). **Abreviaturas:** be, base del estribo; ca, crura anterior; cc, área de contacto con el cuadrado; cp, crura posterior; fest, foramen estapedial; pd, proceso dorsal. Las líneas punteadas indican fracturas o márgenes incompletos. La barra de escala de 5mm corresponde a A-E.

2.3. La anatomía del estribo en un marco filogenético

Hasta el momento, han sido principalmente las características craneodentarias y secundariamente las postcraneanas aquellas consideradas al momento de la diagnosis de taxones y para establecer relaciones de parentesco entre los cinodontes no mamaliaformes. La anatomía del estribo ha sido sólo estudiada superficialmente y por ende no ha sido considerada en estudios taxonómicos o evolutivos. Sin embargo, un estudio reciente ha demostrado el valor filogenético de caracteres del estribo (véase Tabla 1) en cinodontes no mamaliaformes, particularmente en un grupo de taxones herbívoros denominados gonfodontes por las características de su dentición (Gaetano y Abdala, 2015). Dicho estudio muestra que las características del estribo de estos taxones son filogenéticamente informativas al mismo tiempo que resalta la variabilidad morfológica de este elemento incluso entre taxones cercanamente relacionados (Fig. 3-4).

Tabla 1. Listado de caracteres filogenéticos del estribo y sus correspondientes estados de acuerdo al estudio de Gaetano y Abdala, 2015.

Carácter	Estado
1- Número de cruras	(0) una (1) dos
2- Curvatura de las cruras	(0) ambas rectas (1) ambas curvadas (2) posterior curvada y anterior recta (3) anterior curvada y posterior recta
3- Tamaño relativo del foramen estapedial	(0) grande ($\approx 3/4$ del largo del estribo) (1) mediano ($\approx 2/3$ del largo del estribo) (2) pequeño ($\approx 1/2$ del largo del estribo)
4- Plataforma medial y lateral osificadas	(0) sector medial y lateral del estribo restringidos a la unión de las cruras (plataformas ausentes) (1) plataforma medial presente (2) plataforma lateral presente (3) plataformas lateral y medial presentes
5- Tamaño relativo de la porción lateral y medial al foramen estapedial	(0) porción medial mayor que la lateral (1) porción lateral mayor que la medial (2) porción medial y lateral similares
6- Proceso dorsal osificado	(0) presente (1) ausente
7- Proyección anteromedial	(0) ausente (1) presente
8- Proyección posteromedial	(0) ausente (1) presente
9- Proyección anterolateral	(0) ausente (1) presente
10- Proyección posterolateral	(0) ausente (1) presente
11- Base del estribo expandida	(0) ausente (1) presente
12- Largo del estribo	(0) mayor al 7% del largo del cráneo (1) menor al 5,5% del largo del cráneo

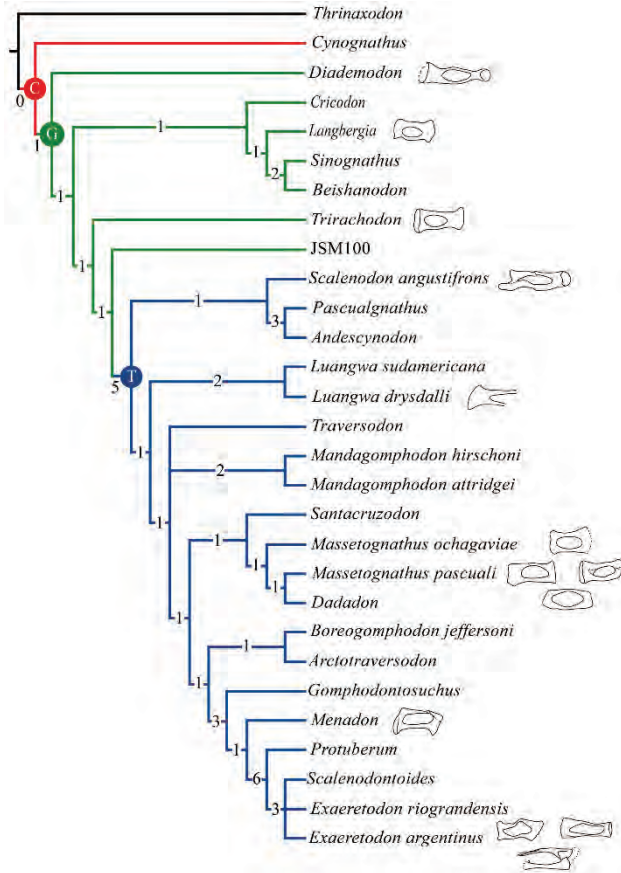


Figura 3. Cladograma de consenso estricto de las relaciones entre los cinognátidos realizado por Gaetano y Abdala (2015) mostrando el estribo de aquellos gonfodontes en donde este hueso es conocido. Los números representan los valores del soporte de Bremer. Las letras en los nodos indican clados relevantes: C, Cynognathia; G, Gomphodontia; T, Traversodontidae.

Todos los gonfodontes presentan un estribo con dos cruras, una condición que es común a todos los cinodontes no mamaliaformes y también observada en los mamaliaformes basales (Fig. 4A). La presencia de cruras rectas paralelas entre sí es la condición basal y más ampliamente distribuida entre los cinodontes no mamaliaformes (Fig. 4B). Presente en los cinodontes más basales (*Procyonosuchus*, *Galesaurus*, *Thrinaxodon* y *Platycraniellus*), esta condición es plesiomórfica para los cinognátidos (un grupo que incluye a los gonfodontes) y también representada en los gonfodontes derivados (Fig. 4B). Un foramen estapedial relativamente grande, aproximadamente $\frac{3}{4}$ del largo total del estribo, es sinapomórfico de un conjunto de gonfodontes avanzados (Fig. 4C).

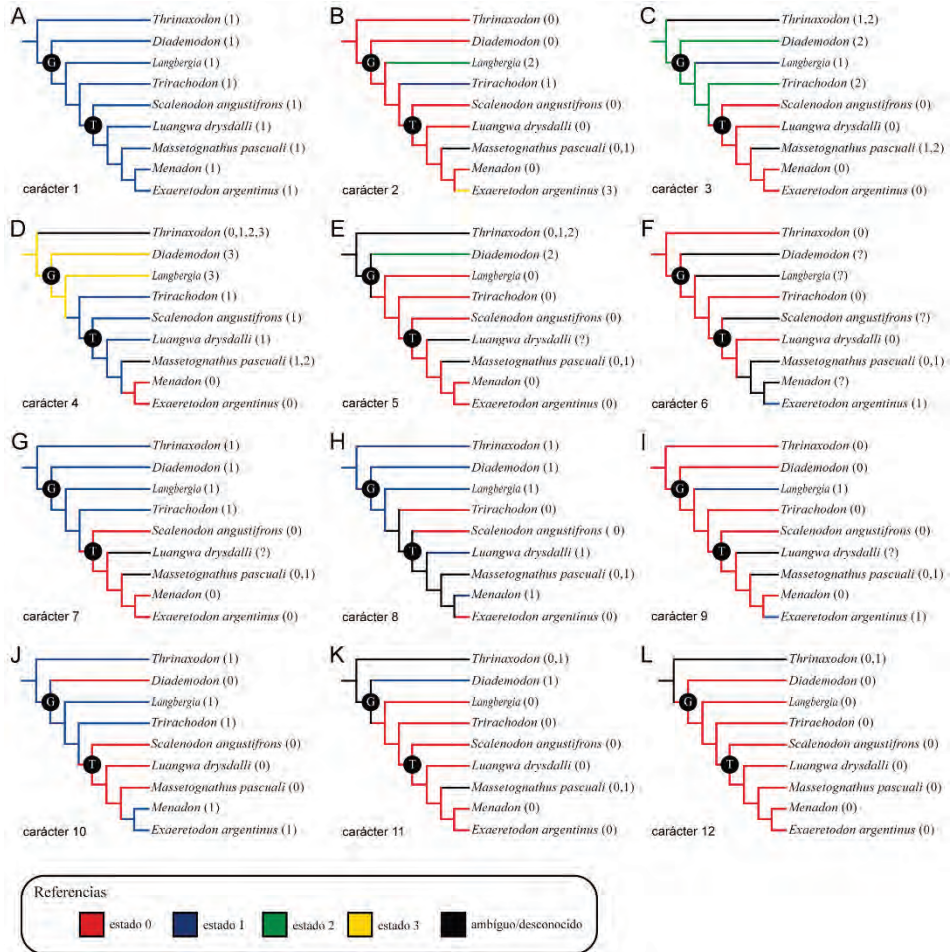


Figura 4. Cladogramas reducidos (no se incluyen aquellos taxones donde el estribo no es conocido) mostrando la distribución de estados de los caracteres del estribo, resaltando la señal filogenética de los mismos y la variabilidad morfológica de este elemento incluso entre taxones cercanamente relacionados (Gaetano y Abdala, 2015). Las letras en los nodos indican clados relevantes: C, Cynognathia; G, Gomphodontia; T, Traversodontidae. Los números entre paréntesis representan la codificación para cada taxón.

La presencia variable de plataformas medial y lateral es sinapomórfica de varios clados (Fig. 4D). Basalmente, los gonfodontes presentan ambas plataformas bien desarrolladas. Un conjunto de cinognátidos relativamente más basal se caracterizan por el desarrollo de una plataforma medial. Por otro lado, la ausencia de plataformas es sinapomórfica de un conjunto derivado de gonfodontes (Fig. 4D). Independientemente del desarrollo de una plataforma medial y/o lateral, la porción osificada del estribo medial al foramen estapedial está más desarrollada

que la porción lateral en los gonfodontes derivados (Fig. 4E). Por otro lado, si bien un proceso dorsal se reconoce en varios de los taxones analizados, su señal filogenética no es clara (Fig. 4F). Los traversodóntidos (un grupo derivado de gonfodontes), se caracterizan por la ausencia de una proyección anterior medialmente y de una proyección posterior lateralmente (Fig. 4G-J). La base del estribo pobremente expandida dorsoventralmente permite caracterizar a los cinognátidos más derivados que *Trirachodon* (Fig. 4K). Los gonfodontes poseen un estribo relativamente grande en comparación con el largo del cráneo, con proporciones que varían entre 7% y el 13% (Fig. 4L).

3. Evolución de la membrana timpánica en cinodontes y sus posibles correlatos en otros grupos.

La estructura del oído medio de los cinodontes no mamaliaformes está derivada de la condición mono-osicular presente en sinápsidos más basales, siendo claramente diferente de la estructura tri-osicular presente en los mamaliaformes (exceptuando a los más basales) y del patrón mono-osicular de los reptiles actuales (Anthwal et al., 2012; Clack y Allin, 2004; Allin y Hopson, 1992; Allin, 1975; Hotton, 1959; Romer, 1956; Watson, 1953; Tumarkin, 1948; Parrington, 1946; Westoll, 1943). Uno de las mayores problemáticas aún no resueltas en cuanto a la estructura del oído medio de los cinodontes no mamaliaformes es la posición de la membrana timpánica. Existen tres teorías principales (Allin y Hopson, 1992). La primera considera que la membrana timpánica era de posición posterior al cuadrado, asociada con el surco escamosal (que alojaría al meato auditivo externo) y que esta membrana era contactada por un extracolumella no osificada o un proceso timpánico del estribo (Hopson, 1966; Estes, 1961; Parrington, 1946, 1955; Westoll, 1943, 1945) (Fig. 5A-B). La principal línea de evidencia que apoyaba esta teoría era la presencia de un supuesto proceso lateral en el estribo del cinodonte *Scalenodon* (Parrington, 1946, 1955, 1979) y en el hipotético contacto entre el sector posterolateral del estribo en cinodontes no mamaliaformes con el proceso paroccipital (Kemp, 1979; Parrington, 1946). Sin embargo, análisis detallados demostraron concluyentemente que la evidencia disponible no es concordante con estas interpretaciones (Gaetano y Abdala, 2015; Allin y Hopson, 1992; Allin, 1975; Broom, 1912).

Una segunda teoría propone que la membrana timpánica estaba asociada a los huesos postdentarios (Kemp, 2007; Kermack y Mussett, 1983; Kermack, 1982; Kermack et al., 1981; Allin, 1975) (Fig. 5C). De acuerdo a esta teoría, las ondas sonoras eran transmitidas a través del articular (martillo), cuadrado (yunque) y estribo a la fenestra oval. Esta propuesta es preferible a la anterior dado que no implica un cambio en la cadena ósea de transmisión del sonido entre los cinodontes no mamaliaformes y los mamíferos. Adicionalmente, no requiere especular acerca de la presencia de un proceso timpánico del estribo (Gaetano y

Abdala, 2015). El problema de esta teoría es que no propone una explicación funcional para la presencia de un surco escamosal conspicuo.

La tercer teoría propone una solución de compromiso, sugiriendo que existían conjuntamente una membrana timpánica postcuadrática y una postdentaria (separadamente o en continuo; Fig. 5D-E) (Meng et al., 2011; Allin y Hopson, 1992; Allin, 1986; Watson, 1953). La propuesta de una membrana timpánica continua (Meng et al., 2011; Allin y Hopson, 1992; Allin, 1986) desde el área postcuadrática a la región postdentaria encuentra sustento en observaciones del desarrollo embrionario de mamíferos actuales (Meng et al., 2011). Sin embargo, no existe ningún análogo funcional moderno con una morfología comparable en un estadio no embrionario. Por otro lado, la presencia de dos membranas timpánicas discontinuas sería más acorde a la evidencia disponible. El principal problema de esta última hipótesis es que implica que la membrana timpánica de los saurópsidos y de otros tetrápodos más basales (así como también la de los sinápsidos basales, si se los reconstruye como presentando un tímpano postcuadrático) no puede ser homologada con aquella de los mamíferos actuales ni con la membrana timpánica postdentaria de los cinodontes no mamalianformes, contraponiéndose a lo tradicionalmente aceptado (Westoll, 1945, 1944). Por otro lado, un estudio reciente (Kitazawa et al., 2015) sobre las bases genéticas del desarrollo de la membrana timpánica sugiere que ésta habría surgido independientemente en diápsidos y mamíferos.

Una problemática adicional con aquellas hipótesis que reconocen una membrana timpánica postcuadrática es si ésta está en contacto con el estribo o si, tal como lo sugiere la evidencia disponible, no lo está (Gaetano y Abdala, 2015; Meng et al., 2011). Algunos autores han sugerido que dicha conexión habría ocurrido a través del proceso dorsal del estribo (Allin y Hopson, 1992). Sin embargo, esta suposición es cuestionable dado que este proceso no siempre está representado en el estribo de los cinodontes no mamaliaformes (incluso está alternativamente presente/ausente en representantes de especies cercanamente relacionadas así como en miembros de una misma especie). Adicionalmente, cuando el proceso dorsal está presente, su morfología (laminar, triangular y orientado dorsal o dorsomedialmente) permite inferir que posiblemente se trate de un sitio de unión del cartílago de Paauw o el músculo estapedial (Fig. 5C-E; Gaetano y Abdala, 2015; Allin y Hopson, 1992; Novacek y Wyss, 1986; Barghusen y Hopson, 1970). Tampoco existe ninguna evidencia que sugiera una conexión a través del ángulo posterolateral del estribo como han inferido otros autores (Allin y Hopson, 1992).

Se ha sugerido que una membrana timpánica postcuadrática funcional podría haber existido en los cinodontes no mamaliaformes, incluso en ausencia de una conexión directa entre el estribo y dicha membrana timpánica (Meng et al., 2011). La dificultad de contrastar este argumento ha llevado a considerar que la membrana timpánica postcuadrática no conectada al estribo sería relictual, y posiblemente no participaba en la transmisión del sonido (Gaetano y Abdala, 2015).

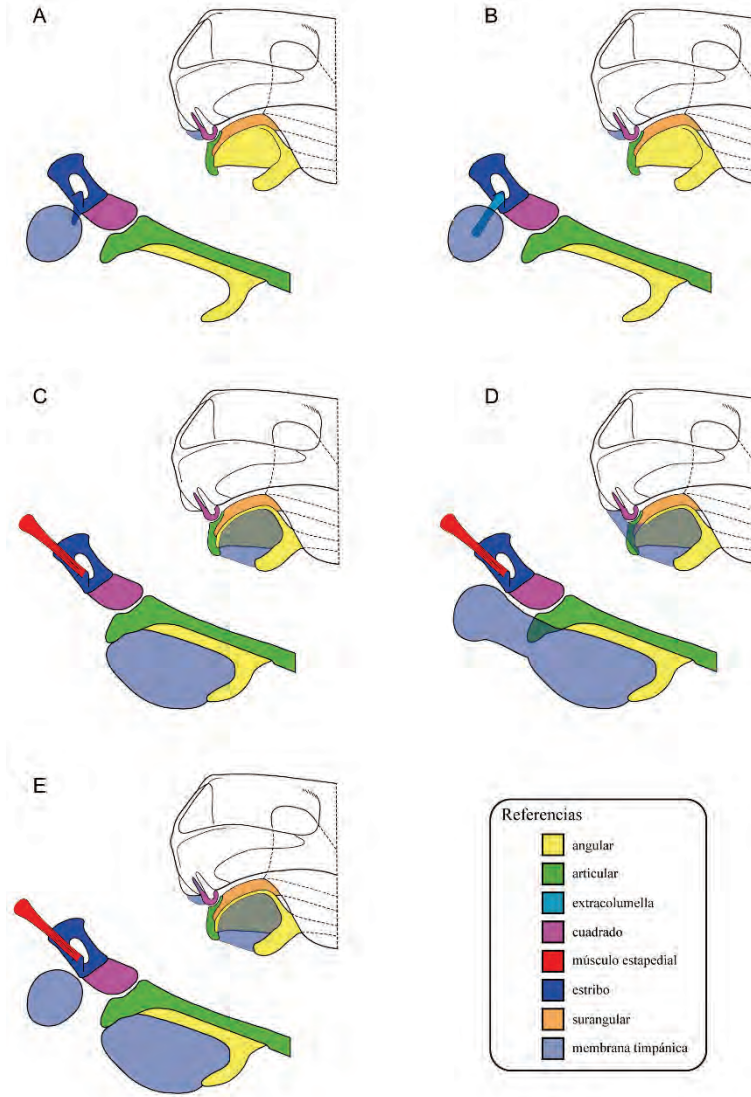


Figura 5. Reconstrucción esquemática de la porción posterior del cráneo y quijada inferior en vista lateral mostrando las diferentes hipótesis concernientes al estribo y membrana timpánica. Los diagramas muestra: **A-B**, una única membrana timpánica postcuadrática asociada al surco escamosal; **C**, una única membrana timpánica en la porción posterior al dentario de la quijada inferior; **D**, una única membrana timpánica continua desde la porción posterior al dentario hasta la región postcuadrática; **E**, dos membranas timpánicas independientes, una postcuadrática asociada al surco escamosal y otra en la región posterior al dentario. El estribo ha sido representado con la superficie lateral contactando completamente el cuadrado y con un proceso timpánico (**A**), con una extracolumella unida al proceso dorsal (**B**), o con el músculo estapedial unido al proceso dorsal (**C-E**).

4. Hipótesis Funcionales

A lo largo de la historia de los sinápsidos, la quijada inferior (especialmente los elementos postdentarios), el cuadrado y el estribo habrían estado involucrados en la transmisión de las ondas sonoras hacia el oído interno (Laaß, 2015; Allin y Hopson, 1992; Kermack y Kermack, 1984; Kermack y Mussett, 1983; Allin, 1975; Tumarkin, 1955, 1968). En los sinápsidos más basales, el estribo es un elemento robusto que participa en el sostén del basicráneo. Las características del estribo de las formas basales sugieren que este elemento habría actuado como un sistema inercial (Laaß, 2015; Manley, 1973). Por lo tanto, la vibración del cráneo causada por las vibraciones de baja frecuencia del sustrato habría sido acompañada por un retraso en el movimiento del estribo, el cual habría vibrado a destiempo con respecto al resto del cráneo y, por lo tanto, estimulado al oído interno (Laaß, 2015).

A lo largo de la evolución de los sinápsidos, el estribo muestra una paulatina pérdida de su función estructural para convertirse en un elemento más grácil y orientado horizontalmente que eventualmente habría sido capaz de vibrar y transmitir estas vibraciones a la fenestra oval (Clack, 2002; Allin y Hopson, 1992; Lombard y Bolt, 1979). Sin embargo, es incierta la etapa de la evolución de los sinápsidos en la que el estribo se transformó en un elemento sensible a los sonidos transmitidos a través del aire. Esto se debe principalmente a que los tejidos blandos asociados con la audición no se preservan y a la dificultad en la determinación exacta de las propiedades acústicas de las estructuras involucradas en los fósiles (Laaß, 2015).

Kemp (2007) analizó con detalle las capacidades auditivas de varios cinodontes no mamaliaformes. Este autor concluyó que para que los elementos postdentarios y el cuadrado de estos taxones permitieran la transmisión del sonido aéreo sería necesario un compromiso entre el aislamiento acústico y la presencia de vínculos acústicos que considere: (1) aislamiento acústico de los elementos postdentarios con respecto al dentario y del cuadrado con respecto al cráneo; y (2) vínculo acústico entre el articular y el cuadrado y entre el cuadrado y el estribo. También es necesario un sistema para contrarrestar la impedancia a través de un mecanismo de transformación de presión entre la superficie receptora del sonido aéreo y la fenestra oval. Finalmente, la masa y flexibilidad de los elementos involucrados en la transmisión del sonido aéreo deben estar entre determinados límites.

De acuerdo a los resultados obtenidos por Kemp (2007), las propiedades físicas de los elementos involucrados en la audición de los cinodontes no mamaliaformes (i.e., membrana timpánica, elementos postdentarios, cuadrado y estribo) les habrían permitido la percepción de sonidos aéreos de bajas frecuencias, una conclusión consistente con las características del receso coclear de estas formas (Luo et al., 1995). Estos resultados serían congruentes con la existencia de una membrana timpánica postdentaria funcional.

Más allá de la capacidad auditiva de los cinodontes no mamaliaformes, lo que es claro es que estos taxones no contaban con un sistema de palancas para la amplificación del sonido como el observado en taxones actuales con oídos timpánico mono- o tri-osciculares. El análisis del estribo de los cinodontes no mamaliaformes indica que la amplificación sonora a través de palancas en la línea de los sinápsidos habría surgido entre los mamaliaformes, a través de la inclusión del yunque y el martillo en el oído medio luego de la pérdida de su participación en la suspensión mandibular.

Agradecimientos

Las fuentes de financiamiento para este trabajo fueron PICT 2013-2701 y PIP 11220150100760CO (a LCG), National Research Foundation of South Africa y Centre of Excellence in Palaeosciences of South Africa (a FA), Proyecto de Cooperación Bi-Nacional entre Argentina (MINCYT a C. Marsicano) y Sudáfrica (Department of Science and Technology a B. Rubidge), PICT 2014-1921 (a V. Krapovickas), UBACyT X 133 y UBACyT 00728 2011-2014 (a C. Marsicano), PICT 07-373 (a M. de la Fuente) y PIP 0209/10 (a G. Ottone). Agradecemos por el acceso a los especímenes estudiados a S. Álvarez y A. Kramarz (MACN), J. Cundiff (MCZ), L. Fiorelli (CRILAR), J. Flynn (AMNH), S. Kaal y R. Smith (SAM), J. Powell (Instituto Miguel Lillo), B. Simpson (Field Museum of Natural History), A. Wyss (University of California) y B. Zipfel y B. Rubidge (Evolutionary Studies Institute). Se agradece también a los participantes de la expedición paleontológica a La Rioja (J. Leardi, A. Mancuso, C. Marsicano y E. Previtara), al personal del Parque Nacional Talampaya y a la Secretaría de Cultura de la Provincia de La Rioja por garantizar la extracción y estudio de especímenes relevantes para este trabajo. C. Dube y M. Iberlucea prepararon algunos de los especímenes aquí estudiados. Los comentarios y sugerencias de E. Allin, J. Hopson y J. Leardi han mejorado notablemente la calidad de este trabajo. Esta es la contribución R-189 al IDEAN de LCG.

Sobre la línea de trabajo de los autores y su grupo de investigación

Los autores del presente capítulo están abocados al estudio de la taxonomía, evolución y paleobiogeografía de los terápsidos basales, particularmente de los cinodontes del Pérmico y el Triásico de Gondwana. Son parte de un grupo de investigación basado en Argentina y Sudáfrica que, a través de diversas líneas de trabajo, tiene como objetivo conocer integralmente las biotas continentales de Gondwana durante fines del Paleozoico y el inicio de Mesozoico.

Literatura Citada

- Abdala F, Ribeiro AM. 2010.** Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **286**: 202-217.
- Allin EF. 1975.** Evolution of the mammalian middle ear. *Journal of Morphology*, **147**: 403-438.
- Allin EF. 1986.** The auditory apparatus of advanced mammal-like reptiles and early mammals. En: Hotton N, MacLean PD, Roth JJ, Roth, EC, eds. *The ecology and biology of mammal-like reptiles*. Washington: Smithsonian Institution Press. pp. 283-294.
- Allin EF, Hopson JA. 1992.** Evolution of the auditory system in Synapsida (“mammal-like reptiles” and primitive mammals) as seen in the fossil record. En: Webster DB, Fay RR y Popper AN, eds. *The evolutionary biology of hearing*. New York: Springer-Verlag. pp. 587-614.
- Anthwal N, Joshi L, Tucker AS. 2012.** Evolution of the mammalian middle ear and jaw: adaptations and novel structures. *Journal of Anatomy*, **222**: 147-160.
- aWengen DF, Nishihara S, Kurokawa H, Goode RL. 1995.** Measurements of stapes superstructure. *Annals of Otology Rhinology Laryngology*, **104**: 311-316.
- Barghusen HR. 1968.** The lower jaw of cynodonts (Reptilia, Therapsida) and the evolutionary origin of mammal-like adductor jaw musculature. *Postilla*, **116**: 1-49.
- Barghusen HR, Hopson JA. 1970.** Dentary-squamosal joint and the origin of mammals. *Science*, **168**: 573-575.
- Barghusen HR. 1972.** The origin of the mammalian jaw apparatus. En: Schumacher GH, ed. *Morphology of the maxillo-mandibular apparatus*. Leipzig: Thieme. pp. 26-32.
- Broom R. 1912.** On the structure of the internal ear and the basicranial nerves in *Dicynodon*, and on the homology of the mammalian auditory ossicles. *Proceedings of the Royal Society of London*, **82**: 419-425.
- Brownell WE, Bader CR, Bertrand D, de Ribaupierre Y. 1985.** Evoked mechanical responses of isolated cochlear outer hair cells. *Science*, **227**: 194-196.
- Clack JA. 2002.** Patterns and processes in the early evolution of the tetrapod ear. *Journal of Neurobiology*, **53**: 251-264.
- Clack JA, Allin EF. 2004** The evolution of single- and multiple-ossicle ears in fishes and tetrapods. En: GA Manley, AN Popper y RR Fay, eds. *Evolution of the Vertebrate Auditory System*. New York: Springer. pp. 128-163.
- Colbert EH, Morales M. 1991.** *Evolution of the Vertebrates: A History of the Backboned Animals Through Time*. Wiley-Liss, New York.
- Crompton AW. 1963.** On the lower jaw of *Diarthrognathus* and the origin of the mammalian lower jaw. *Proceedings of the Royal Society of London*, **140**: 697-753.
- Crompton AW. 1972.** Evolution of the jaw articulation in cynodonts. En: Joysey KA y Kemp TS, eds. *Studies in Vertebrate Evolution*. Edinburgh: Oliver & Boyd. pp. 231-53.
- Dass R, Grewal BS, Thapar SP. 1966.** Human stapes and its variations. 1. General Features. *The Journal of Laryngology and Otology*, **80**:11-25.
- Estes R. 1961.** Cranial anatomy of the cynodont reptile *Thrinaxodon liorhinus*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **125**: 165-180.
- Fay JP, Puria S, Steele CR. 2006.** The discordant eardrum. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **103**, 19743-19748.

- Fourie S. 1968.** The jaw articulation of *Tritylodontoideus maximus*. *South African Journal of Science*, **64**: 255-265.
- Fourie S. 1974.** the cranial morphology of *Thrinaxodon liorhinus* Seeley. *Annals of the South African Museum*, **65**: 337-400.
- Funnell WR, Laszlo CA. 1982.)** A critical review of experimental observations on eardrum structure and function. *Journal for otorhinolaryngology and its related specialties*, **44**: 181-205.
- Gaetano LC, Abdala F. 2015.** The stapes of gomphodont cynodonts: insights into the middle ear structure of non-mammaliaform cynodonts. *PLoS ONE* **10**(7): e0131174. doi:10.1371/journal.pone.0131174.
- Gaupp E. 1913.** Die Reichertsche Theorie (Hammer-, Amboss- und Kieferfrage). *Archiv für Anatomie Entwicklungs*, **1912**: 1-426.
- Goodrich ES. 1930.** *Studies on the structure and development of vertebrates*. London: Macmillan. 837 p.
- Hopson JA. 1966.** The origin of the mammalian middle ear. *American Zoologist*, **6**: 437-450.
- Hotton N III. 1959.** The pelycosaur tympanum and the early evolution of the middle ear. *Evolution*, **13**: 99-121.
- Kemp TS. 1979.** The primitive cynodont *Procynosuchus*: functional anatomy of the skull and relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, **285**: 73-122.
- Kemp TS. 2005.** *The origin and evolution of Mammals*. Oxford: Oxford University Press. 331 p.
- Kemp TS. 2007.** Acoustic transformer function of the postdentary bones and quadrate of a nonmammalian cynodont. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**: 431-441.
- Kermack KA. 1982.** The ear in the Theropsida. *Geobios, Memoire Special*, **6**: 151-156.
- Kermack DM, Kermack KA. 1984.** *The Evolution of Mammalian Characters*. London y Sydney: Croom Helm, Washington D.C.: Kapitan Szabo Publishers.
- Kermack KA, Mussett F. 1983.** The ear in mammal-like reptiles and early mammals. *Acta Palaeontologica Polonica*, **28**: 147-158.
- Kermack KA, Mussett F, Rigney HW. 1981.** The skull of *Morganucodon*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **71**: 1-158.
- Kielan-Jaworowska Z, Cifelli RL, Luo Z-X. 2004.** *Mammals from the age of dinosaurs: origins, evolution, and structure*. New York: Columbia University Press. 630 p.
- Kitazawa T, Takechi M, Hirasawa T, Adachi N, Narboux-Nême N, Kumel H, Maeda K, Hirai T, Miyagawa-Tomita S, Kurihara Y, Hitomi J, Levi G, Kuratani S, Kurihara H. 2015.** Developmental genetic bases behind the independent origin of the tympanic membrane in mammals and diapsids. *Nature Communications*, **6853**: 1-7 DOI: 10.1038/ncomms7853.
- Klaauw CJ, van der. 1923.** Die Skelettstücke in der Sehne des Musculus stapedius und nahe dem Ursprung der Chorda tympani. *Zeitschrift für Anatomie Entwicklungs*, **69**: 32-83.
- Laaß M. 2015.** Bone-conduction hearing and seismic sensitivity of the Late Permian anodont Kawingasaurus fossilis. *Journal of Morphology*, **276**: 121-143.
- Lim DJ. 1968.** Tympanic membrane. Electron microscopic observation. I: pars tensa. *Acta Otolaryngologica*, **66**: 181-198.
- Liu J, Olsen PE. 2010.** The phylogenetic relationships of Eucynodontia (Amniota, Synapsida). *Journal of Mammalian Evolution*, **17**: 151-176.

- Lombard RE, Bolt JR. 1979.** Evolution of the tetrapod ear: an analysis and reinterpretation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **11**: 19–76.
- Luo Z-X. 2007.** Transformation and diversification in the early mammalian evolution. *Nature*, **450**: 1011-1019.
- Luo Z-X, Crompton AW, Lucas SG. 1995.** Evolutionary origins of the mammalian promontorium and cochlea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **15**: 113–121.
- Maier W. 1990.** Phylogeny and ontogeny of mammalian middle ear structures. *Netherlands Journal of Zoology*, **40**: 55-75.
- Manley GA. 1971.** Some aspects of the evolution of hearing in vertebrates. *Nature*, **230**: 506–509.
- Manley GA. 1972.** Frequency response of the middle ear of geckos. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, **81**: 251–258.
- Manley GA. 1973.** A review of some current concepts of the functional evolution of the ear in terrestrial vertebrates. *Evolution*, **26**: 608–621.
- Manley GA, Sienknecht UJ. 2013.** The Evolution and Development of Middle Ears in Land Vertebrates En: Puria S, Fay RR y Popper A, eds. *The Middle Ear: Science, Otosurgery, and Technology*. Springer Handbook of Auditory Research 46: 7–30.
- Masterton B, Heffner H, Ravizza R. 1969.** The evolution of mammalian hearing. *Journal of the Acoustical Society of America*, **45**: 966–985.
- Meng J, Wang Y, Li C. 2011.** Transitional mammalian middle ear from a new Cretaceous Jehol eutriconodont. *Nature*, **472**: 181-185.
- Novacek MJ, Wyss A. 1986.** Origin and transformation of the mammalian stapes. *Contributions to Geology, University of Wyoming, Special Paper*, **3**: 35-53.
- Park HY, Han DH, Lee JB, Han NS, Choung Y-H, Park K. 2009.** Congenital Stapes Anomalies with Normal Eardrum. *Clinical and Experimental Otorhinolaryngology*, **2**: 33-38.
- Parrington FR. 1946.** On the cranial anatomy of cynodonts. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **116**: 181-197.
- Parrington FR. 1955.** On the cranial anatomy of some gorgonopsids and the synapsid middle ear. *Proceedings of the Royal Society of London*, **125**: 1-40.
- Parrington FR. 1979.** The evolution of the mammalian middle and outer ears: a personal review. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **54**: 369-387.
- Presley R. 1984.** Lizards, mammals and the primitive tetrapod tympanic membrane. *Symposia of the Zoological Society of London*, **52**: 127-152.
- Rabbitt RD, Holmes MH. 1986.** A fibrous dynamic continuum model of the tympanic membrane. *Journal of Acoustical Society of America*, **80**: 1716-1728.
- Reichert KB. 1837.** Über die visceralbogen der wirbelthiere im allgemeinen und deren metamorphosen bei den Vögeln und Säugethieren. *Archiv für Anatomie, Physiologie und Wissenschaftliche Medicin*, **1837**: 120-220.
- Romer AS. 1956.** *Osteology of the reptiles*. Chicago: University of Chicago Press. 772 p.
- Romer AS. 1970.** The Chañares (Argentina) Triassic reptilian fauna VI. A chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal-dentary jaw articulation. *Breviora*, **344**: 1-18.
- Takechi M, Kuratani S. 2010.** History of studies on mammalian middle ear evolution: a comparative morphological and developmental biology perspective. *Journal of Experimental Zoology Part B*, **314**: 417-433.
- Taylor GD. 1969.** Evolution of the ear. *Laryngoscope*, **79**: 638–651.

- Tumarkin A. 1948.** On the phylogeny of the mammalian auditory ossicles. *The Journal of Laryngology and Otology*, **62**: 687-690.
- Tumarkin A. 1955.** On the evolution of the auditory conducting apparatus. *Evolution*, **9**: 221-242.
- Tumarkin A. 1968.** The evolution of the auditory conducting apparatus in terrestrial vertebrates. En: Reuck AS de, Knight J, eds. *Ciba Foundation Symposium on Hearing Mechanisms in Vertebrates*. London: Churchill. pp 18-37.
- Wadhwa S, Kaul JM, Agarwal AK. 2005.** Morphometric study of stapes and its clinical implications. *Journal of the Anatomical Society of India*, **54**: 1-9.
- Watson DMS. 1953.** Evolution of the mammalian ear. *Evolution*, **7**: 159-177.
- Westoll TS. 1943.** The hyomandibular of *Eusthenopteron* and the tetrapod middle ear. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **131**: 393-414.
- Westoll TS. 1944.** New light on the mammalian ear ossicles. *Nature*, **154**: 770-771.
- Westoll TS. 1945.** The mammalian middle ear. *Nature*, **155**: 114-115.

Glosario

Cuadrado: es un hueso craneano que tiene su origen en la región posterior del cartílago palatocadrado. En los tetrápodos no mamaliaformes y en los mamaliaformes basales este elemento participa de la suspensión mandibular contactando con el hueso articular en la región posterior de la quijada inferior. Por otro lado, en mamaliaformes más derivados (incluyendo los mamíferos), el cuadrado (yunque) es uno de los tres huesecillos del oído medio contactando con el estribo y el martillo.

Cynodontia: es el clado más inclusivo que comprende a aquellos taxones más cercanamente relacionados a Mammaliaformes que a Therocephalia.

Estribo: homólogo con la columella auris de otros tetrápodos, es el único hueso del oído medio en los cinodontes no mamalianos y uno de los tres huesecillos del oído medio presentes en mamíferos actuales.

Huesos postdentarios: son un conjunto de huesos de la quijada inferior de posición posterior al dentario. Los huesos postdentarios muestran una marcada tendencia a la reducción de tamaño en el linaje de los sinápsidos, sólo encontrándose representados por los tres huesecillos del oído medio (estribo, yunque y martillo) en los mamaliaformes derivados (incluyendo los mamíferos).

Mammalia: es el clado que incluye al ancestro común más reciente de monotremas, terios y todos sus descendientes.

Mammaliaformes: es el clado que incluye a *Morganucodon*, Mammalia, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes.

Membrana timpánica: se define como una membrana que limita externamente una cavidad llena de aire denominada cavidad timpánica. En los cinodontes no mamaliaformes, donde la presencia de una cavidad timpánica es dudosa, se considera que

la membrana timpánica es un área especializada de tejido acústicamente aislado capaz de recibir ondas sonoras aéreas.

Oído medio: es la región limitada externamente por la membrana timpánica e internamente por la fenestra oval. Está conectado con la cavidad nasofaríngea por el tubo faringotimpánico o de Eustaquio. En los mamaliaformes derivados (incluyendo los mamíferos), el oído medio contiene tres huesecillos (estribo, yunque y martillo) mientras que en los tetrápodos más basales incluye un único hueso (columella auris o estribo). La principal función del oído medio es la transmisión eficiente de la energía acústica desde el medio aéreo al oído interno.

Suspensión mandibular: se denomina de este modo en forma general a la conexión entre la quijada inferior y el resto del cráneo.

Synapsida: es el clado más inclusivo que comprende a aquellos taxones más cercanamente relacionados a los mamíferos que a cualquier otro grupo de amniotas vivientes.