

UNIVERSIDAD NACIONAL DE TUCUMÁN
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES e INSTITUTO MIGUEL
LILLO

**LOS CHINIQUODONTOIDEOS
(SYNAPSIDA, CYNODONTIA)
SUDAMERICANOS**

FERNANDO ABDALA

Trabajo final para optar al título de Dr. en Cs. Biológicas
(Orientación Zoología).

Director Dr. Jaime E. Powell

Año 1996

LOS "CHINIQUODONTOIDEOS" (SYNAPSIDA, CYNODONTIA) SUDAMERICANOS.

ADDENDA SOBRE EL TITULO DE LA PRESENTE TESIS DOCTORAL

En el momento de iniciar el trabajo de Tesis Doctoral (en el año 1990) se intentó la búsqueda de un título que permitiera la consideración de un importante grupo de cinodontes insectívoros y carnívoros sudamericanos. Dos familias resultaban, en este contexto, de gran importancia estando ambas muy bien representadas por ejemplares de excelente preservación: chiniquodóntidos y probainognátidos.

Un trabajo de gran influencia en el pensamiento de la época fue el desarrollado por Hopson y Barghusen (1986). En esta contribución se presentaba un análisis filogenético de los terápsidos, postulándose una relación estrecha como grupos hermanos de chiniquodóntidos y probainognátidos, que constituían una agrupación monofilética que estos autores llamaron Chiniquodontoideos.

Otro importante aporte que sirvió de síntesis en el conocimiento de los terápsidos y del origen de los mamíferos, fue la obra publicada por Tom Kemp (1982) en la cual se sostenía, también, una relación similar entre estas dos familias (aunque con alguna incoherencia: ver fig. 87 en la pag. 217 y comparar con la fig. 113 de la pag. 297).

La consideración de estas contribuciones (especialmente la primera mencionada) impulsaron el empleo del término "Chiniquodontoideos" para desarrollar estudios sistemáticos descriptivos y filogenéticos en un grupo que se presentaba como monofilético. Estudios posteriores (Rowe, 1993) y la presente contribución postulan la condición parafilética de los chiniquodontoideos, por lo cual dicha agrupación carece de sentido, en el contexto del conocimiento actual.

RESUMEN

En el presente trabajo se realiza una revisión sistemática de las Familias Chiniquodontidae y Probainognathidae. La primera de estas presenta tres rasgos diagnósticos, pero solo uno de ellos: la notable angulación entre el extremo posterior del maxilar y el extremo anterior del yugal, es exclusivo. Los dos rasgos restantes: dientes postcaninos con la cúspide principal bien recurvada hacia atrás y el paladar óseo secundario largo, también se presentan en otras familias de cinodontes pero su uso combinado es de suma utilidad para diagnosticar a la Familia Chiniquodontidae. Tres integrantes son incluidos dentro de esta familia: Chiniquodon theotonicus (que incluye a Probelesodon lewisi y P. minor), Ch. kitchingi (anteriormente nominada como Probelesodon kitchingi) y Belesodon magnificus; mientras que son excluidas las especies Aleodon brachyramphus, Cromptodon mamiferoides, Cistecynodon parvus y Thrinaxodon brasiliensis, a las que algunos autores incluyen en los chiniquodontidos.

Se reconoce la identidad sistemática de la Familia Probainognathidae, la cual es diagnosticada por numerosas autoapomorfías tanto craneanas como postcraneanas. Entre estas se destacan: presencia de la cavidad "glenoidea" en el escamosal, ausencia de la cresta lateral del dentario, procesos transversos del pterigoides con el borde lateral delgado, postcaninos mandibulares con cíngulo lingual debilmente desarrollado y una mayor longitud de la tibia con respecto al femur. Solo una especie, Probainognathus jenseni, es reconocida como integrante de esta familia.

Finalmente se realiza un exhaustivo análisis de caracteres craneanos y postcraneanos entre los cinodontes avanzados para determinar la relación filogenética existente entre las familias estudiadas en este trabajo y la de éstas con los restantes cinodontes avanzados. Como resultado del análisis se obtuvo un solo árbol mas

parsimonioso, en el cual se reconocen dos grupos monofiléticos: Cynognathia (Cynognathus(Diademodon(Exeretodon(Andescynodon, Massetognathus)))) y Probainognathia (Probainognathus(Chiniquodon(**Ictidosaurios**, **Mamaliamorfos**))). Sin embargo, solo están bien sustentadas las hipótesis de monofilia de los cinodontes avanzados (eucinodontes), de los mamaliamorfos y de ictidosaurios+mamaliamorfos. Las restantes hipótesis presentan como sinapomorfías rasgos ambiguos (ie. con reversiones y paralelismos) por lo cual no se las considera plenamente corroboradas.

AGRADECIMIENTOS

- Mis padres han permitido y contribuido afectiva y económicamente para que pudiera desarrollar mis estudios en una carrera un tanto extraña (o al menos no liberal). Por ello un reconocimiento muy especial para ellos.
- Al Director de este trabajo Dr. Jaime E. Powell, quien me incentivó durante los años de formación.
- A la Comisión Asesora que fué una guía permanente en la elaboración de este trabajo.
- A mi colega Guillermo Rougier por sus discusiones estimulantes, especialmente en el análisis de caracteres y filogenia, que mejoraron en gran medida este trabajo.
- A la Secretaría de Postgrado de la U.N.T. por su apoyo en la impresión final del trabajo.
- A mis compañeras de sección Graciela Esteban y Norma Nasif y a la Geóloga Susana Esteban por su gran apoyo y permanente incentivo. Graciela Esteban también colaboró decididamente en el trabajo fotográfico.
- A Andrea Arcucci por la lectura crítica de parte del manuscrito, el permanente apoyo para mi trabajo en La Rioja y por las Campañas de recolección de fósiles en las que fuí gentilmente invitado a participar. Por extensión quiero agradecer al Instituto de Antropología de la Universidad Nacional de La Rioja por el préstamo de material para estudio.
- A la Facultad de Cs. Naturales de la U.N.T. y al C.O.N.I.C.E.T. por las posibilidades que brindaron para mi formación profesional.
- A Andrea Arcucci (Universidad Nacional de La Rioja), M. Reguero (Museo de la Universidad Nacional de La Plata), G. Rougier (Museo Argentino de Cs. Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires), M.C. Barberena (Universidad Federal de Rio Grande do Sul, Porto Alegre), M. Ritcher (Pontificia Universidad Católica de Rio Grande do Sul, Porto Alegre), A. Liebau (Institut

und Museum für Geologie und Palaontologie der Universität Tübingen), P. Wellhofer (Bayerische Staatssammlung für Palaontologie und Historische Geologie München), W.D. Heinrich (Museum für Naturkunde der Humboldt Universität zu Berlin), T. Maryanska (Museum Ziemi, Varsovia), A. Milner (Natural History Museum, London) y T. Kemp (University Museum, Oxford) por el acceso a materiales bajo su custodia.

- Nuevamente al Dr. T. Kemp por sus discusiones y sugerencias acerca de la filogenia de cinodontes.
- Al Dr. T. Rowe por haberme facilitado gentilmente su trabajo de Tesis doctoral y por sus discusiones (via epistolar) sobre caracteres empleados en la filogenia.
- A la DAAD (Deutscher Akademischer für Austauschdienst) por el otorgamiento de una Beca que posibilitó el estudio de ejemplares alojados en Museos de Alemania.
- Al Dr. R. Barquez de la Cátedra de Vertebrados de la U.N.T. por permitirme el acceso a lupa y cámara clara para la observación e ilustración del material.
- Al Dr. P. Goloboff por sus sugerencias sobre los métodos cladísticos cuantitativos y por los análisis con el programa RA. También por su ayuda en la interpretación de los resultados de los test realizados a las matrices de datos.
- El Sr. Martín Vince realizó la preparación de muchos de los ejemplares que constituyen este estudio.
- El Sr. Julio Calvo aportó numerosas sugerencias e invaluable ayuda en el manejo de procesadores de texto y en la presentación final del trabajo.
- Esteban Abdala y Norberto Gianinni colaboraron activamente y con sugerencias en algunas ilustraciones de este trabajo.
- A la **música** por estar siempre en el aire.
- Y a último momento a María Inés por estar.

INDICE

I.INTRODUCCION.....	1
A. HETEROGENEIDAD MORFOLOGICA DE LOS CINODONTES NO MAMALIANOS.....	2
B. IMPORTANCIA DE LOS DEPOSITOS DEL TRIASICO MEDIO.....	4
C. OBJETIVOS.....	5
II. MATERIALES Y METODO.....	7
A. MATERIAL.....	7
1. CHINIQUODONTIDOS.....	8
2. PROBAINOGNATHIDOS.....	10
3. <u>ALEODON</u>	12
4. <u>CROMPTODON</u>	12
B. METODO.....	13
1. DESCRIPCION Y COMPARACION.....	13
2. ANALISIS FILOGENETICO.....	14
C. MEDIDAS.....	21
1. TABLAS DE MEDIDAS.....	21
2. RELACION ENTRE LA LONGITUD CRANEANA Y EL NUMERO DE DIENTES EN LOS CHINIQUODONTIDOS.....	23
3. CONSIDERACIONES ACERCA DEL TAMAÑO CARACTERISTICO DE LOS DIFERENTES GRUPOS DE CINODONTES.....	24

III. ANALISIS DE LAS CUENCAS PORTADORAS DE CINODONTES CHINQUODONTOIDEOS EN SUDAMERICA.....	26
A. INTRODUCCION.....	26
B. SECUENCIA DE LOS DEPOSITOS DE LA REGION DE TALAMPAYA, GUALO Y CHAÑARES EN LA CUENCA DE ISCHIGUALASTO- VILLA UNION, ARGENTINA.....	28
C. CONSIDERACIONES ACERCA DE LA IDENTIDAD DE LA FORMACION CHAÑARES.....	32
D. COMPOSICION FOSILIFERA DE LOS DEPOSITOS TRIASICOS DE LA CUENCA ISCHIGUALASTO- ISCHICHUCA.....	34
E. SECUENCIA DE LOS DEPOSITOS PALEOZOICO SUPERIOR-MESOZOICOS PRESENTES EN LA CUENCA DEL PARANA.....	40
F. COMPOSICION FOSILIFERA DE LOS DEPOSITOS PERMOTRIASICOS DE BRASIL.....	42
IV. SISTEMATICA.....	48
A. ANTECEDENTES.....	48
B. DIAGNOSIS DE LA FAMILIA CHINQUODONTIDAE MODIFICADA.....	51
C. INTEGRANTES DE LA FAMILIA CHINQUODONTIDAE.....	52
D. ESPECIES EXCLUIDAS DE LA FAMILIA CHINQUODONTIDAE.....	54
V. FAMILIA CHINQUODONTIDAE.....	60
<u>CHINQUODON THEOTONICUS</u>	60
A. DIAGNOSIS MODIFICADA.....	61

B. REDESCRIPCION DEL HOLOTIPO.....	61
1. CRANEO.....	61
2. HUMERO.....	63
C. DESCRIPCION DETALLADA DE <u>CHINIQUEODON THEOTONICUS</u> A PARTIR DE REPRESENTANTES DEL TRIASICO MEDIO DE ARGENTINA.....	63
1. CRANEO.....	63
2. MANDIBULA.....	74
3. DENTICION.....	76
4. POSTCRANEO.....	77
<u>CHINIQUEODON KITCHINGI</u>	83
A. DIAGNOSIS.....	83
B. DESCRIPCION ABREVIADA.....	83
1. CRANEO.....	83
2. DENTICION.....	86
C. COMENTARIOS.....	86
<u>BELESODON MAGNIFICUS</u>	88
A. DIAGNOSIS MODIFICADA.....	88
B. REDESCRIPCION ABREVIADA DEL EJEMPLAR HOLOTIPO.....	89
1. CRANEO.....	89
2. MANDIBULA.....	91
3. POSTCRANEO.....	92
C. COMENTARIOS.....	98

VI. FAMILIA PROBAINOGNATHIDAE.....	101
<u>PROBAINOGNATHUS JENSENI</u>	101
A. DIAGNOSIS MODIFICADA.....	102
B. DESCRIPCION.....	102
1. CRANEO.....	102
2. MANDIBULA.....	109
3. DENTICION.....	110
4. POSTCRANEO.....	113
C. COMENTARIOS SOBRE RESTOS POSTCRANEANOS ASIGNADOS A <u>PROBAINOGNATHUS</u>	132
VII. ANALISIS FILOGENETICO DE EUCYNODONTIA.....	136
A. ANALISIS DE CARACTERES.....	136
1. DISCUSION DE LOS CARACTERES EMPLEADOS EN EL ANALISIS.....	136
2. CARACTERES DISCUTIDOS Y ELIMINADOS DEL ANALISIS FILOGENETICO.....	202
B. RESULTADOS Y COMPARACION CON HIPOTESIS PREVIAS.....	223
1. LA MONOFILIA DE EUCYNODONTES.....	227
2. LA DETERMINACION DE DOS GRUPOS MONOFILETICOS PRINCIPALES.....	228
3. LA MONOFILIA DE LOS CINODONTES GONFODONTES.....	231
4. LA MONOFILIA DE LOS TRAVERSODONTIDOS.....	235

5. LA MONOFILIA DE LOS PROBAINOGNATHIA.....	236
6. LA MONOFILIA DE LOS CHINIQUO- MAMALIAMORFOS.....	240
7. FUERTE SUSTENTACION DEL GRUPO MONOFILETICO (ICTIDOSAURIOS (<u>OLIGOKYPHUS</u> , <u>MORGANUCODON</u>)).....	241
8. FUERTE SUSTENTACION DE LOS TRITILODONTES COMO GRUPO HERMANO DE <u>MORGANUCODON</u>	241
VIII. CONCLUSIONES.....	244
A. SISTEMATICAS.....	244
B. FILOGENETICAS.....	245
IX. BIBLIOGRAFIA.....	247
X. ILUSTRACIONES.....	263
XII. TABLAS.....	366
XII. APENDICE.....	375
A. MATRIZ EMPLEADA EN EL ANALISIS FILOGENETICO.....	376
B. RESULTADO OBTENIDO EMPLEANDO EL PROGRAMA HENNIG86.....	377
C. RESULTADO OBTENIDO EMPLEANDO EL PROGRAMA NONA.....	381

I. INTRODUCCION

Los cinodontes, desde sus primeras descripciones, despertaron un profundo interés por constituir un grupo en el cual podía vislumbrarse secuencias morfológicas evolutivas que mostraban la aparición de los rasgos más novedosos, característicos de los mamíferos. Es por ello que de la fase descriptiva inicial (Owen, 1859, 1876, 1884; Seeley, 1894, 1895, 1908; Broom, 1905, 1911, 1912) se pasó rápidamente al estudio morfológico comparativo, donde los cinodontes eran considerados un estado morfológico intermedio entre reptiles y mamíferos (Adams, 1919; Gregory y Camp, 1918).

Con posterioridad el estudio se orientó principalmente, hacia la fundamentación de diferentes hipótesis sobre el origen de los mamíferos. En un principio, se postuló un origen polifilético, idea que fué sostenida y desarrollada con más detalle por Olson (1944) y estuvo ampliamente aceptada durante los años '50 y '60 (Hopson, 1991). Luego, Hopson y Crompton (1969) postularon un origen monofilético para los mamíferos a partir de un cinodonte carnívoro pequeño del tipo de Thrinaxodon. Esta idea se desarrolló como consecuencia de numerosos hallazgos y estudios morfológicos detallados. Desde entonces, diferentes grupos de cinodontes fueron propuestos como probables ancestros de los mamíferos por distintos autores (Romer, 1970; Bonaparte y Barberena, 1975; Crompton y Jenkins, 1979).