

*La morfología funcional en los Ambulatiles (Sinápsidos) **

Por el Dr.

F. ALFÉREZ DELGADO

Los Reptiles Sinápsidos o Ambulátiles se separan del tronco basal de los Cetiosaurios durante el Carbonífero medio-superior, constituyendo probablemente la rama reptiliana más precoz y, sin duda, la que alcanzó mayor trascendencia. Ello se debe a que su evolución va a realizarse mediante una serie de ramas filéticas cuyo desarrollo tiene hacia un nivel superior: el estadio estructural mamífero.

Los reptiles sinápsidos cubren una amplia gama de variaciones estructurales que va desde los primitivos representantes, muy próximos en sus rasgos a sus antecesores los cetoisosaurios captorinomorfos y extremadamente reptilianos por tanto, hasta los tipos más avanzados, acusadamente mamíferoides. Así, la subclase *Sinapsida* se divide en dos órdenes —Pelicosaurios y Terápsidos— que constituyen dos estadios estructurales bien definidos. El primero agrupa una serie de formas con caracteres primitivos, mientras que el segundo comprende los tipos más evolucionados (fig. 1). Sin embargo, muchas de las tendencias hacia el «mamíferismo» (neologismo muy apropiado usado por CRUSAFONT) que se hacen cada vez más patentes en los Terápsidos, están ya presentes o esbozadas en los Pelicosaurios, demostrando la continuidad entre ambos grupos y el entroncamiento de los Terápsidos con los Pelicosaurios Esfenacodontos.

El análisis de las tendencias evolutivas de los Sipápsidos o Ambulátiles y de los cambios anatómicos que se producen como consecuencia de ellas, constituyen un ejemplo típico de la importancia que

(*) Algunos párrafos de este artículo provienen de los Capítulos XIV y XV (Reptiles Sinápsidos) —del libro Paleontología, Tomo 2, de B. Meléndez— redactados ambos por F. ALFÉREZ.

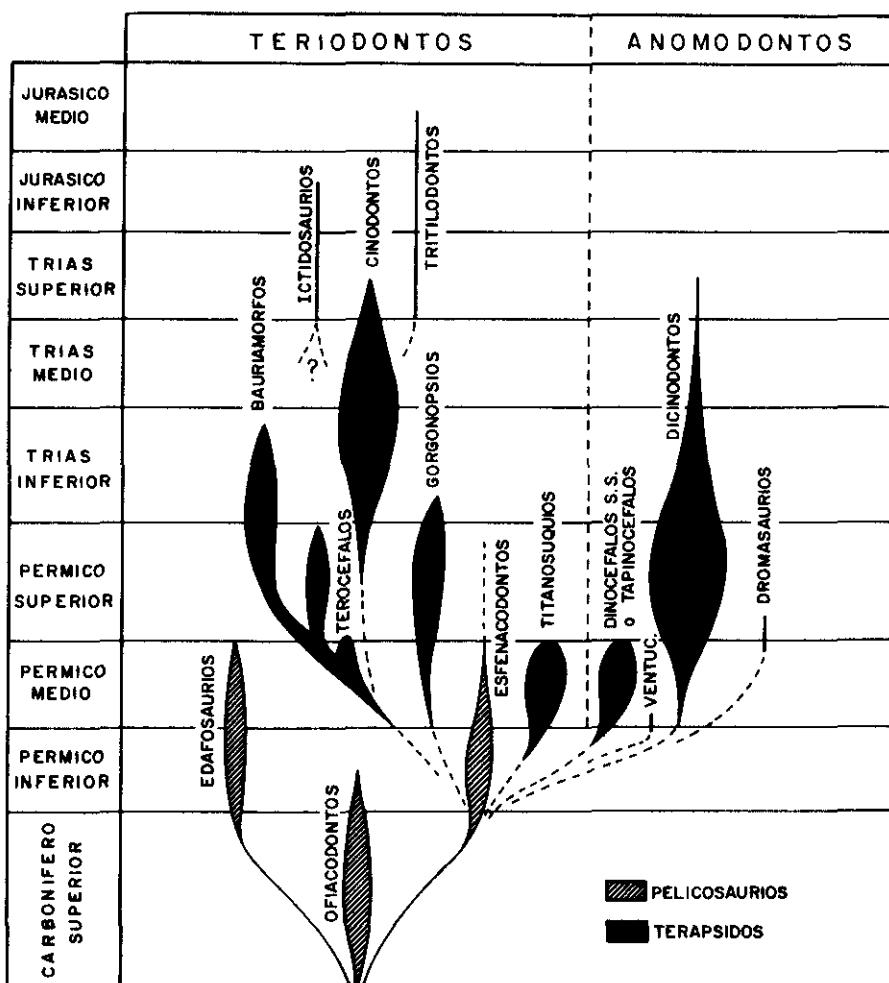


FIG. 1. Filogenia general de los Reptiles Sinápsidos. Los *Ophiacodontos*, que constituyen el grupo basal de los *Pelicosaurios*, se continúan con la rama de los *Esfenacodontos*. A su vez, estos últimos parecen que constituyen el grupo ancestral del que derivan los distintos grupos de *Terápsidos*. Los enlaces de estos grupos con la base de los *Esfenacodontos* son meramente hipotéticos. La división de la figura en Teriodontos y Anomodontos se refiere únicamente a los Terápsidos. (Original de F. Alférez).

tiene en Paleontología la morfología funcional, es decir, la interpretación de las causas por las que se producen determinados cambios en el proceso evolutivo de un grupo.

Si se compara un Pelicosaurio del Pérmico inferior con un Terápsido del Trías o incluso del Pérmico superior, se observa en seguida una estilización del esqueleto y una modificación de las extremidades y cinturas, con un gran perfeccionamiento del sistema locomotor (1). Es evidente que estos animales eran capaces de desarrollar una actividad alta y prolongada que no tuvieron sus antecesores (2), y esto sólo pudo conseguirse con el desarrollo de determinadas funciones fisiológicas básicas.

En primer lugar, el aumento de actividad precisa un mayor grado de encefalización que permita una mejor coordinación de movimientos, y, además, se necesita una mejora en la alimentación a fin de obtener la energía necesaria.

En el desarrollo del encéfalo hay un carácter fundamental que se creyó propio de los mamíferos y que ha podido ser visto en los Cinodontos más evolucionados (concretamente en *Diademodon*). Se trata de la incorporación del *cavum epiptericum* o cavidad epipteroideo a la cavidad craneana. En este proceso se produce una reabsorción más o menos completa de la pared lateral interna primitiva —representada en los reptiles por el pleuroesfenoide— y su sustitución por la pared intermedia de la cavidad extracerebral, es decir, el epipteroideo de los Sinápsidos, el cual pasará a ser el alisfenoide de los mamíferos. Obviamente, el aumento de la masa encefálica lleva consigo un perfeccionamiento de las importantes funciones regidas por este órgano (3).

Los mecanismos para la mejora de la alimentación pueden observarse en la evolución de la morfología craneana: El aumento de tamaño de la fosa temporal y del proceso coronoide en la parte interna del dentario, proporcionó una superficie adecuada para la inserción de músculos masticadores más potentes y desarrollados. Estos cambios fueron correlativos a un perfeccionamiento del aparato masticador, primero con la aparición de un fuerte canino y, después, con el desarrollo en la serie postcanina de dientes policuspidados y otros

(1) La primitiva estructura reptiliana de los miembros, con los elementos proximales (húmero y fémur) dirigidos horizontalmente, fue perfeccionándose paulatinamente hacia la estación cuadrúpeda. Los huesos se fueron haciendo más alargados y experimentaron una rotación o giro que los fue situando en posición cada vez más vertical y debajo del cuerpo, creándose una dependencia funcional entre estilópodo y zeugópodo mediante codos y rodillas.

(2) La reconstrucción del esqueleto del Gorgonopsio *Lycaenops*, del Pérmico superior de Karroo, y la reconstitución del sistema muscular propuesto por COLBERT, demuestran sin ninguna duda que los animales de este grupo eran activos predadores dotados de una gran movilidad.

(3) El estudio del molde endocraneano del Cinodonto *Diademodon*, del Trías inferior de Karroo, llevado a cabo por BRINK, muestra un cerebelo bien desarrollado, propio de un animal activo y con movimientos bien coordinados.

con superficie oclusal trituradora. Esto permitió la masticación del alimento y, en consecuencia, una digestión más rápida y eficiente (4).

A su vez, para que esa energía alimenticia pudiera ser usada eficazmente, fue necesario un gran aporte y consumo de oxígeno, lo que implica un desarrollo del aparato respiratorio así como del circulatorio.

El perfeccionamiento del aparato respiratorio viene sugerido por diversos cambios morfológicos. Ya en algunos Terápsidos evolucionados (ciertos Whaitssiidos) y en los Cinodontos hay una modificación en las costillas, con diferenciación clara entre las costillas dorsales (o torácicas) y lumbares. Las primeras, oblicuas al cuerpo, tenían las dos superficies articulares para el *capitulum* y *tuberculum* unidas por un cíngulo, por lo que su movilidad debía ser muy escasa. Las lumbares, soldadas a las vértebras y perpendiculares a la columna vertebral, estaban muy acortadas y ensanchadas, y unidas por su extremidad distal, por lo que servirían para la inserción de músculos. Esta diferenciación, con una caja torácica formada por costillas poco móviles supone la existencia de un diafragma que facilite los movimientos respiratorios en animales de este tamaño. Esta mejora en la respiración viene apoyada por la presencia de un hocico con huesos turbinales bien desarrollados, presentes ya en los Gorgonopsios del Pérmico. Estos huesos turbinales, cubiertos con un epitelio húmedo, habrían servido para humedecer y limpiar el aire de la respiración. Por último, es significativo que el paladar secundario se desarrollase de forma independiente en los Cinodontos y en diversos grupos de Terocéfalos, y que este desarrollo fuese simultáneo a la aparición de dientes postcaninos con superficie trituradora (5). Es evidente que el paladar secundario facilita un tipo de respiración más avanzada, la cual no ha de ser interrumpida durante el proceso de masticación.

El perfeccionamiento del aparato circulatorio conduce a la cuestión de la filogenia de los reptiles según la concepción de GOODRICH, basada fundamentalmente en la filogenia del corazón y del aparato circulatorio de los tipos actuales de vertebrados.

(4) En *Diademodon* y en los Ictidosaurios, se pueden ya distinguir en la serie postcanina premolares y molares, lo que anuncia la aparición de la dentición mamífera.

(5) En el Trías inferior aparece un cierto número de formas intermedias entre Terocéfalos y Bauriamorfos, claramente relacionadas entre sí. Aquellos que, como *Ericiolacerta*, tenían dientes postcaninos evolucionados, presentan también un falso paladar; los que poseían dientes postcaninos simples, tienen a lo sumo un esbozo de paladar secundario. Es obvio que no se trata de una coincidencia, sino de la aparición de dos estructuras complementarias tendentes a mejorar las funciones alimenticia y respiratoria.

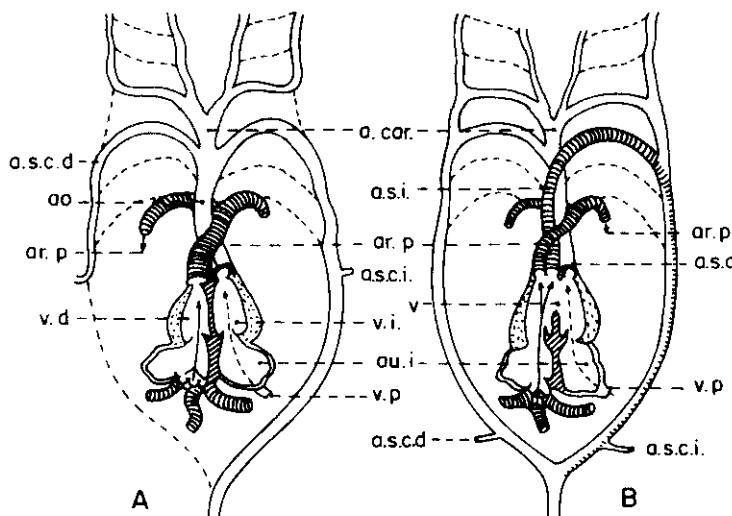


FIG. 2. Diagrama del corazón y del aparato circulatorio en un mamífero (A), y en un reptil moderno (B) —vistos por la cara ventral— mostrando el perfeccionamiento en sentido mamífero. Explicación en el texto. a. car., arteria carótida; ao, aorta; ar. p., arteria pulmonar; a.s.c.d., arteria subclavia derecha; a.s.c.i., ídem izquierda; a.s.d., arco sistémico (o aórtico) derecho; a.s.i., ídem izquierdo; au. i., aurícula izquierda; v., ventrículo único; v.d., ventrículo derecho; v.i., ídem izquierdo; v.p., vena pulmonar.

En los mamíferos actuales (fig. 2 A) hay una separación completa entre sangre venosa y sangre arterial. La sangre arterial sale del ventrículo izquierdo por la aorta, la cual, en el desarrollo embrionario da origen a un arco sistémico derecho y un arco sistémico izquierdo. En el adulto, el primero forma la arteria subclavia derecha propiamente dicha; en cambio, el arco sistémico izquierdo conserva toda su importancia, partiendo de él la arteria subclavia izquierda y, en general, las dos carótidas.

En los reptiles modernos (fig. 2 B), la estructura del corazón y de la base de la aorta es completamente diferente. En la base de la aorta, justo a partir del ventrículo (que no presenta una división completa excepto en los Cocodrilianos) se diversifican un arco sistémico derecho y un arco sistémico izquierdo, de modo que sólo el arco sistémico derecho recibe sangre arterial, y de él parten las dos arterias carótidas que riegan la cabeza.

Esta diversificación debió originarse a partir de una estructura simétrica de circulación de tipo anfibio y, prescindiendo de especulaciones de tipo filogenético, parece razonable pensar que el hecho cier-

to del perfeccionamiento del corazón y del aparato circulatorio en sentido mamífero debió producirse en el Pérmico, cuando los Sinápsidos, por su mejor tipo de locomoción, hubieron de perfeccionar, entre otras, esta función fisiológica.

Por otra parte, WATSON ha señalado la presencia en los maxilares de *Ericiolacerta*, de pequeñas fosetas en las que se alojarían las raíces de pelos sensibles o vibrissas (fig. 3), por lo que es muy probable que también hubiese desarrollado una cubierta de pelo en el cuerpo. Este hecho, junto con los perfeccionamientos fisiológicos citados anteriormente, permite suponer que los Sinápsidos evolucionados eran ya homotermos (6).

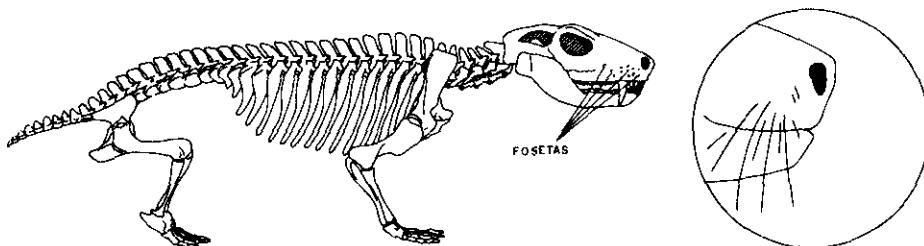


FIG. 3. Reconstrucción del esqueleto de un reptil Terápsido Bauriamorfo del Triás de Karroo (África del Sur), mostrando las fosetas para la inervación y riego sanguíneo de las raíces de los pelos sensibles alojadas en ellas. El hocico sería, por tanto, de tipo mamífero, con labios y vibrissas (figura de la derecha). (Según THENIUS).

Finalmente, en los huesos del hocico aparecen también unos surcos o canales que han sido interpretados por BRINK como conductos evacuadores de mucus. Esto supone la existencia de glándulas más o menos comparables a glándulas sudoríparas. Esto, unido a la débil dentición que presentan los ejemplares jóvenes de *Diademodon*, puede explicarse suponiendo que el alimento de las crías era previamente triturado por la madre, o bien que ésta poseía ya glándulas mamarias, que no son sino glándulas sebáceas especializadas.

(6) La homotermia no es sin embargo una adquisición nueva ni perfecta. COLBERT y otros han supuesto una homotermia ligada a la relación volumen-superficie en los grandes Dinosaurios. BROILI admite la presencia de pelos en las alas de los Ranforríncoideos, por lo que habrían podido ser homotermos. La fisiología demuestra la imperfección de la homotermia en Vertebrados superiores (hibernantes, recién nacidos, etc.).

Vemos, por lo tanto, que los Terápsidos superiores tenían en ciertos aspectos una fisiología de tipo mamífero. Aunque la frontera entre ambos grupos se sitúa en el cambio de articulación mandibular (7), seguramente muchos de los caracteres mamíferos habían aparecido con anterioridad, según se desprende del estudio de su morfología funcional.

(7) Estas transformaciones tienden a la sustitución de la articulación cuadrado-articular de los Sínápsidos por la escamoso-dentario de los Mamíferos. En este proceso el cuadrado y el articular emigran al oído medio transformándose en el yunque y martillo respectivamente.

También se tienen en cuenta otros caracteres secundarios, como la desaparición en el grado mamífero del septomaxilar (situado entre el premaxilar, maxilar y nasal), así como del cuadrado-yugal, que se fusiona con el supraoccipital.

