

III. Resumen

Esta tesis doctoral se fundamenta en el estudio del esqueleto de *Henkelotherium guimarotae* (Holotheria, Mammalia), un mamífero jurásico procedente de la península ibérica, que vivió hace algo más de 150 millones de años. *Henkelotherium* es el mamífero articulado más antiguo que se conoce en la actualidad. Por tanto, los restos fósiles de este mamífero del Jurásico posterior, que están excepcionalmente bien preservados, constituyen una de las únicas fuentes de información sobre la anatomía postcraneal y la forma de vida de los primeros mamíferos, nuestros remotos antepasados que convivieron con los dinosaurios. *Henkelotherium* fue hallado en la mina de carbón Guimarota, junto a la localidad de Leiria en Portugal, donde investigadores alemanes de la Universidad Freie de Berlín realizaron varias expediciones científicas en los años setenta en busca de fósiles.

El esqueleto de *Henkelotherium* muestra una combinación de caracteres primitivos (p.ej. cóndilos del húmero) y modernos (p.ej. el esbelto cuello y la semiesférica cabeza del fémur). Algunos de estos avanzados caracteres postcraneales de *Henkelotherium*, que se manifiestan por primera vez en el registro fósil de los mamíferos, determinarán el inicio del desarrollo evolutivo de la arquitectura básica ("Grundplan") de los mamíferos modernos (Theria). A pesar de su antigüedad, algunas estructuras anatómicas características de los Theria, que ya estaban presentes hace más de 150 millones de años en *Henkelotherium* (p.ej. cinturón escapular compuesto por escapula, clavícula y húmero, con una fosa supraespinosa en la escápula), han persistido en curso de la evolución de los mamíferos con una morfología prácticamente inalterada hasta nuestros días.

Ciertas coincidencias en la anatomía de *Henkelotherium* (p.ej. en las proporciones de la columna vertebral; la presencia de cóndilos del fémur asimétricos) con algunos pequeños mamíferos actuales tanto marsupiales (zarigüeyas originarias de Sudamérica de la familia Didelphidae), como placentarios (pequeños mamíferos insectívoros de Malasia e Indonesia de la familia Tupaiidae), hacen suponer que la locomoción y el modo de vida de *Henkelotherium* fueron similares al de estas especies de pequeños mamíferos que aún viven en remotas regiones de la Tierra.

Se ha presentado en esta tesis doctoral una nueva reconstrucción de *Henkelotherium* completamente revisada, fundamentada en: i) una detallada investigación de anatomía comparada; ii) un estudio de la locomoción de pequeños mamíferos actuales basada en una técnica conjunta de cinematografía y radiografía. La nueva reconstrucción del esqueleto postcraneal de *Henkelotherium* incluye la estimación de su tamaño corporal y de la longitud de cada segmento de su columna vertebral, gran parte de la cual no se ha preservado. Las proporciones osteométricas de *Henkelotherium* se han comparado con las de mamíferos actuales con un tamaño corporal similar. La columna vertebral no presenta considerables variaciones en las especies estudiadas, exceptuando el sacro y la cola, esta última particularmente alargada en *Henkelotherium*. La larga cola que exhibe *Henkelotherium* fué interpretada como un órgano de balanceo determinante para mantener el equilibrio durante la locomoción.

Los segmentos de las extremidades de *Henkelotherium* son prácticamente de idéntica longitud. Estas proporciones se mantienen en la mayoría de las especies de pequeños mamíferos generalistas (sin ostensibles especializaciones en su esqueleto) que se han estudiado. Sin embargo, las falanges de *Henkelotherium* son

particularmente alargadas, estando provistas de unas llamativas protuberancias (“tubércula”), en la cara palmar y plantar de todas las falanges proximales, que fueron descritas por primera vez en este estudio. Estas protuberancias o tubércula refuerzan la inserción del retináculo de los músculos flexores de los dedos de la mano y el pié. Funcionalmente estas adaptaciones facilitarían la locomoción en un habitat con una compleja estructura tridimensional, como suele ser en la mayoría de ámbitos donde se desenvuelve un pequeño mamífero en la Naturaleza, ya que mejorarían la fuerza de agarre y la capacidad de apoyo y sustentación, decisiva especialmente sobre superficies discontinuas y cambiantes.

Henkelotherium posee huesos epipúbicos. Estos huesos, fueron investigados en marsupiales actuales de pequeña talla de la especie *Monodelphis domestica* (una especie de zarigüeya de Sudamérica). Se estudiaron, mediante disecciones sumergidas en agua, las inserciones musculares en los huesos epipúbicos y se indagó sobre su funcionalidad, incluyendo su posible relevancia en locomoción. Probablemente, los huesos epipúbicos contribuyen a establecer una conexión funcional entre la región abdominal y el muslo en marsupiales y monotremas vivientes. Una función similar de los huesos epipúbicos es de suponer en *Henkelotherium* y en otros de los primeros mamíferos.

La flexibilidad de la columna vertebral es una característica crítica en la locomoción de los mamíferos actuales, que con certeza ya acontecía en *Henkelotherium*. Por medio del estudio de material cineradiográfico se consiguieron identificar dos modos diferentes de flexión sagital de la columna vertebral en dos mamíferos Theria vivientes: i) la flexión se concentra en la región torácica mas caudal (en *Monodelphis domestica*); ii) al modo de un arco, las regiones torácica y abdominal por entero se flexionan al unísono (en *Micromys minutus*).

Con la intención de proponer una terminología mas precisa se han elaborado una serie de definiciones (p.ej. trepar, arborealismo, locomoción “escansorial”), que consecuentemente se han utilizado en la tesis.

A causa de su reducido tamaño corporal, los pequeños mamíferos actuales vivos estan constantemente enfrentados a con un espacio tridimensional irregular, repleto de obstaculos desiguales por el que se ven obligados a desplazarse, requiriendo una locomoción “escansorial”. La locomoción “escansorial” (ó escudriñadora) es la que desarrollan habitualmente la mayoría de los pequeños mamíferos, que los capacita para desplazarse explorando de forma ágil y rápida en el espacio tridimensional, escudriñando incluso superficies dispuestas de un modo complejo e irregular, incluyendo sustratos inclinados o verticales, proporcionandoles una gran versatilidad en la locomoción. El reducido tamaño corporal de *Henkelotherium* (similar al de un ratón común), las proporciones corporales y las avanzadas características anatómicas de su esqueleto sugieren un modo de locomoción similar al descrito. Lo corrobora la reconstrucción paleoecológica del ecosistema jurásico de Guimarota, donde vivió *Henkelotherium*, que indica un medio ambiente dénsamente cubierto por varios estratos de plantas.