

¿POR QUÉ SON MÁS DIVERSOS LOS MAMÍFEROS PLACENTARIOS QUE LOS MARSUPIALES?

por ALBERTO MARTÍN SERRA

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA Y GEOLOGÍA, FACULTAD DE CIENCIAS – UNIVERSIDAD DE MÁLAGA

ALMARSE@UMA.ES

Los mamíferos (Clase Mammalia) están presentes en todos los biomas terrestres, desde selvas tropicales hasta los polos y en todos los océanos. Para ello, se han tenido que adaptar a modos de vida muy diferentes, como el modo de vida aéreo (murciélagos), acuático (cetáceos) o subterráneo (topos). Toda esta variabilidad de hábitats y adaptaciones viene acompañada de una alta diversidad taxonómica, con casi 5.500 especies de mamíferos actuales. Sin embargo, esta diversidad no está repartida por igual entre los distintos grupos, pues más de 5.100 especies son placentarios, mientras que tan solo 5 especies son monotremas y 340 marsupiales.

Dejando a los monotremas de lado debido a su baja diversidad y su alto grado de especialización, este artículo se centra en las posibles diferencias entre marsupiales y placentarios. La comparación entre estos dos grupos ha sido un tema muy recurrente en anatomía comparada y en paleontología debido a la existencia de llamativas convergencias funcionales y ecológicas entre ambos. Por poner solo algunos ejemplos, existe un topo marsupial (género *Notoryctes*) de vida subterránea que presenta notables convergencias con los topos placentarios. También un marsupial mirmecófago (que se alimenta de termitas y hormigas), el numbat (*Myrmecobius fasciatus*) que presenta adaptaciones a ese tipo de dieta que lo asemejan a otras especies mirmecófagas placentarias como los osos hormigueros o los pangolines. Algunas de las convergencias más llamativas y estudiadas se dan entre especies carnívoras extintas, como el lobo marsupial (*Thylacinus cynocephalus*) o el león marsupial (*Thylacoleo carnifex*) que se asemejan a las especies placentarias que indica su nombre. Sin embargo, los mamíferos placentarios presentan una serie de adaptaciones que no tienen un equivalente entre los marsupiales, como es el caso de los placentarios acuáticos, voladores o ungulados (con pezuñas).

Aunque tales diferencias se han intentado explicar desde distintos puntos de vista, una de las hipótesis más aceptadas implica a la peculiar estrategia reproductiva de los marsupiales como la principal causa de su baja variabilidad tanto ecológica como taxonómica^[1].

¿Cómo puede afectar la estrategia reproductiva de los mamíferos marsupiales a su variabilidad?

En primer lugar hay que recordar las principales diferencias entre marsupiales y placentarios a nivel reproductivo. Precisamente los placentarios reciben su nombre por la presencia de una placenta, es decir, un órgano embrionario que permite a la madre gestante proporcionar nutrientes al embrión en desarrollo durante un largo periodo de tiempo. De este modo la cría nace con un grado de desarrollo bastante alto, tanto que en muchas especies (p. ej. ungulados) ésta puede mantenerse en pie y caminar a los pocos minutos de nacer. En el caso de los marsupiales, que carecen de una verdadera placenta, el periodo de gestación es muy corto (entre 8 y 43 días) y la cría nace en un estadio muy temprano de su desarrollo (Figura 1). Por lo tanto, la mayor parte del crecimiento se produce fuera del útero materno. Al nacer, la cría tiene que trepar por el cuerpo de la madre hasta llegar a las glándulas mamarias, que seguirán alimentándola hasta que sea capaz de valerse por sí misma. En muchas especies las glándulas mamarias se sitúan dentro del marsupio, una bolsa de piel que da nombre a este grupo de mamíferos pero que, curiosamente, no está presente en todos ellos. En cualquier caso, en un estadio tan temprano de su desarrollo, estas crías son capaces de recorrer por sí solas el cuerpo de la madre y de alimentarse de las glándulas mamarias. Para ello necesitan dos estructuras bien desarrolladas para ese momento: las extremidades anteriores, que les sirven para trepar por el cuerpo de la madre y la parte anterior del cráneo y la mandíbula para poder aferrarse a las glándulas mamarias^[1,2].

Centrándonos en las extremidades anteriores, existe un estudio sobre el desarrollo embrionario de los marsupiales que indica que ese desarrollo tan temprano va asociado a una disminución de la variabilidad de los patrones del desarrollo de las extremidades anteriores. Según la hipótesis que se plantea, esto a su vez reduciría las morfologías posibles en adultos, lo cual implicaría una limitación para la evolución morfológica y ecológica de los marsupiales. Esta sería la causa principal de la reducida variabilidad ecológica

ca y taxonómica de los marsupiales en comparación con los placentarios^[1], al menos en lo que respecta a las extremidades anteriores.

Consecuencias de la hipótesis de la limitación del desarrollo

En este punto, puede que algún lector ya se haya preguntado qué ocurre con las extremidades posteriores. Pues bien, en un marsupial recién nacido las extremidades posteriores casi no existen aún, solo son pequeños primordios (Figura 1). Esta diferencia en el momento del desarrollo de ambas extremidades es muy interesante, ya que se consideran homólogas seriales en los tetrápodos (una misma estructura repetida en el mismo individuo) y, por lo tanto, el estado ancestral debe ser que ambas extremidades se desarrollen al mismo tiempo. Esto quiere decir que en el origen de los marsupiales se produjo una heterocronía del desarrollo, un desacoplamiento temporal de los procesos del desarrollo de ambas extremidades: el desarrollo de la extremidad anterior se adelantó o aceleró respecto a la posterior o fue esta la que se retrasó o frenó. Uno de los efectos del desarrollo heterocrónico de las extremidades de los marsupiales es la reducción del grado de integración entre ellas, que se puede estimar cuantificando la covariación morfológica entre los distintos elementos osteológicos que conforman las extremidades. Esto ya se ha comprobado en varias especies de marsupiales a nivel intraespecífico (entre individuos de la misma especie): la covariación morfológica entre elementos homólogos de ambas extremidades (esto es, húmero-fémur, radio-tibia) es menor que el grado de covariación entre elementos de la misma extremidad (húmero-radio y fémur-tibia). Por el contrario, en placentarios el grado de integración entre extremidades y dentro de cada extremidad es similar. Este patrón de baja integración entre extremidades en marsupiales se ha considerado como una confirmación de la limitación que impone el desarrollo embrionario sobre la extremidad anterior^[3,4,5].

Hasta aquí todo parece muy claro, el desarrollo embrionario de la extremidad anterior presenta poca variabilidad y está desacoplado del de la extremidad posterior. Sin embargo, aún queda por saber hasta qué punto estos patrones del desarrollo realmente han limitado la evolución de los marsupiales. Es decir, si estas limitaciones se observan también a nivel macroevolutivo (entre especies). Si esto es así, ¿qué patrones deberíamos encontrar si realizamos un estudio de morfología comparada a este nivel? En primer lugar, la extremidad posterior (que no está sujeta a esa limitación) debería mostrar más variabilidad

morfológica que la anterior. En segundo lugar, el grado de integración entre extremidades y dentro de cada extremidad debería reflejar los mismos patrones encontrados a nivel del desarrollo (mayor integración dentro de la extremidad anterior que entre extremidades).

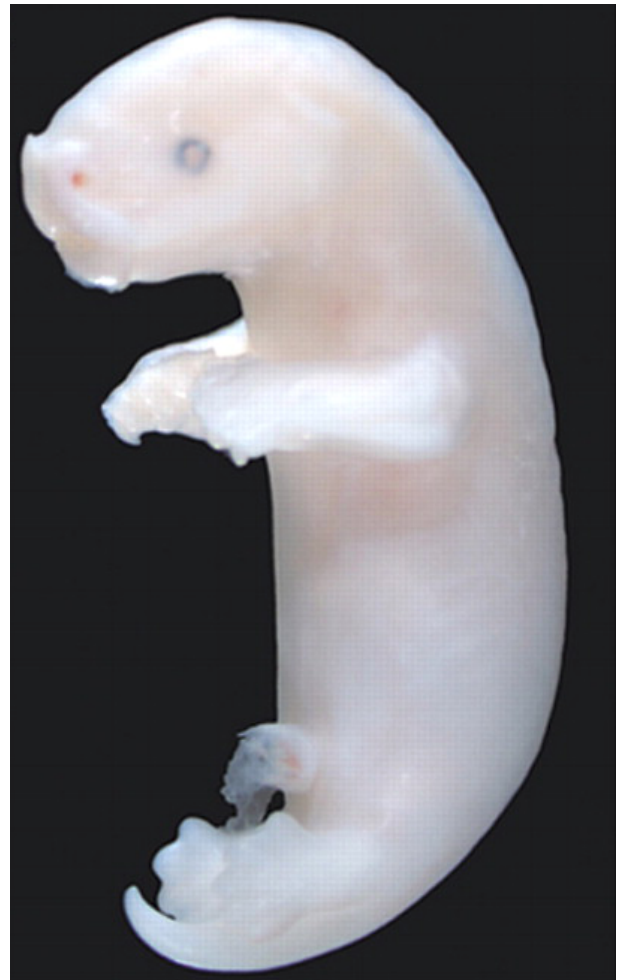


Figura 1. Cría recién nacida de la especie marsupial *Monodelphis domestica* (Didelphidae). Modificado de Keyte & Smith. 2010. *Development*, 137: 4283-4294.

Antes de comprobar si estas predicciones se cumplen, debemos profundizar un poco más en la biología reproductiva de los marsupiales, porque no todos se comportan igual en este aspecto. Por ejemplo, hay marsupiales en los que la cría tiene que hacer un recorrido corto, como es el caso de los dasiúridos (cuoles, demonios de Tasmania y otras especies) que, además, carecen de un marsupio definido. También hay marsupiales, como es el caso de los peramelemorfos (bandicuts y bilbies), en los que las extremidades anteriores están relativamente poco desarrolladas y la cría recién nacida se mueve haciendo un movimiento serpenteante. En este grupo, además, la entrada del marsupio se orienta hacia el canal del parto, con lo que el recorrido es muy corto. Sin embargo, el grupo que más nos interesa es el de los diprotodontos

(koalas, uómbats, canguros, ualabíes y otras especies relacionadas), ya que el marsupio de estas especies se abre hacia delante, es decir, al lado contrario del canal del parto. Por lo tanto, la cría tiene que realizar un trayecto más largo que en otros grupos. Este hecho se ha relacionado con los resultados de los estudios de los patrones del desarrollo: en este grupo los patrones del desarrollo son los menos variables dentro de los marsupiales y además la integración entre extremidades a nivel intraespecífico también es comparativamente menor. En otras palabras, los diprotodontos es el grupo en el más se manifiesta la hipótesis de limitación del desarrollo de los marsupiales. De esto se deduce que a nivel macroevolutivo encontraremos que las dos predicciones hechas anteriormente serán más evidentes en este grupo que en los demás: mayor variabilidad morfológica de la extremidad posterior respecto a la anterior y mayor integración dentro de la extremidad anterior que entre extremidades^[1,5].

Efectos a nivel macroevolutivo

En un estudio, publicado recientemente en la revista *American Naturalist*^[6], se cuantificó la forma de los principales huesos de ambas extremidades (escápula, húmero, radio y ulna de la extremidad anterior y pelvis, fémur y tibia de la posterior) en 51 especies de marsupiales actuales o extintos en tiempos históricos, como es el caso del lobo marsupial *Thylacinus cynocephalus*. Sin entrar en detalles metodológicos, el análisis cuantitativo de la forma permite, entre otras muchas cosas, calcular la disparidad morfológica de cada elemento. Este análisis de disparidad mostró que, para los marsupiales, la disparidad morfológica es similar en ambas extremidades (Figura 2A, B). De hecho, el elemento con mayor disparidad morfológica es la ulna, un elemento de la extremidad anterior. En cuanto a diferencias entre los diprotodontos y el resto de grupos, los primeros muestran una disparidad significativamente mayor que el resto para ambas extremidades y además, en la misma proporción, con lo cual también se descarta que, aunque ambas sean más dispares, la extremidad posterior lo fuera en mayor medida que la anterior.

Asimismo, en este estudio se realizó un análisis de la covariación morfológica entre pares de elementos (estimador de la integración entre ellos) y en ningún caso se obtuvo que la covariación fuera significativamente mayor dentro de la extremidad anterior (esto es, escápula-húmero, húmero-radio y húmero-ulna) que entre extremidades (escápula-pelvis, húmero-fémur, radio-tibia y ulna-tibia; Figura 2C). Además, el resultado para los diprotodontos fue

similar al de los marsupiales en conjunto (Figura 2D).

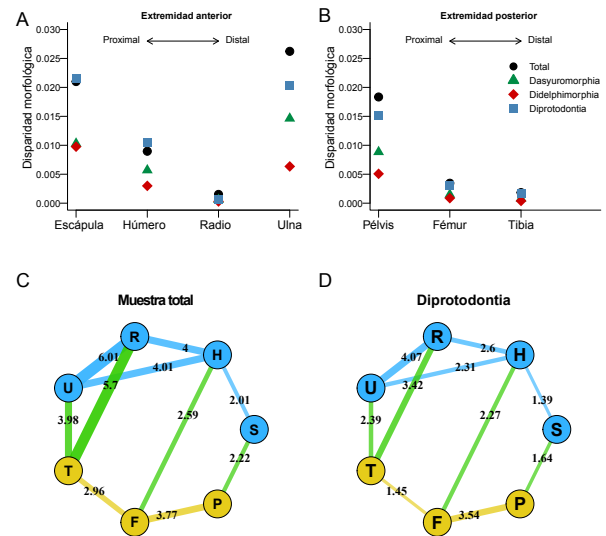


Figura 2. Resultados obtenidos para la disparidad y la covariación morfológica en marsupiales. Arriba, resultados de disparidad morfológica para los elementos de la extremidad anterior (A) y posterior (B) para todos los marsupiales y los tres órdenes principales (dasiuromorfos, didelphimorfos y diprotodontos). Abajo, resultados de covariación morfológica entre elementos de las extremidades para todos los marsupiales (C) y para los diprotodontos (D). S, escápula; H, húmero; R, radio; U, ulna; P, pelvis; F, fémur; T, tibia. El grosor de las líneas es proporcional al grado de covariación (número). Modificado de^[6].

Estos resultados contradicen claramente las predicciones hechas por la hipótesis de la limitación del desarrollo de la extremidad anterior. ¿Por qué la variabilidad morfológica de las extremidades anterior y posterior es similar si el desarrollo embrionario de la anterior está limitado? Probablemente, la variabilidad que se genera durante el desarrollo de la extremidad anterior es suficiente como para que se seleccionen las variaciones adaptativamente ventajosas, de modo que una presión de selección ligeramente mayor en la extremidad anterior respecto de la posterior durante millones de años de evolución podría haber compensado el efecto de la limitación a nivel embrionario.

¿Cómo es posible que la integración entre ambas extremidades sea alta a nivel macroevolutivo si su desarrollo embrionario está desacoplado? Aunque el desarrollo de ambas extremidades esté desacoplado a nivel embrionario, es bastante probable que estas hayan estado sometidas a presiones de selección similares. Todos los marsupiales son cuadrúpedos (incluso los canguros se apoyan sobre las cuatro extremidades la mayor parte del tiempo), por lo tanto, es compren-

sible que si, por ejemplo, a una especie le resulta ventajoso una extremidad posterior más larga o grácil, también le resultará ventajoso que la anterior sea igualmente larga o grácil. Así, aunque las variaciones se produzcan independientemente debido al desacoplamiento embrionario, estas se pueden ir seleccionando coordinadamente y aparecer integradas a nivel macroevolutivo.

En definitiva, lo que estos resultados de variabilidad morfológica e integración nos están indicando es que los efectos de la limitación en el desarrollo embrionario de la extremidad anterior de los marsupiales no se observan a nivel macroevolutivo. Probablemente porque durante los millones de años de evolución de los marsupiales, la selección natural ha sido capaz de contrarrestar estos efectos hasta enmascararlos por completo.

Ahora se plantean dos cuestiones, la primera es si, en vista de estos resultados podemos decir que esta limitación en el desarrollo de las extremidades anteriores de los marsupiales realmente existe. Los patrones del desarrollo encontrados en los estudios que apoyan esta hipótesis siguen siendo válidos, pero ¿hasta qué punto podemos hablar de limitación si no se observa tal limitación a nivel macroevolutivo? Desafortunadamente, para responder a esta pregunta habría que entrar en un debate que se escapa del objetivo de este artículo.

La segunda pregunta es mucho más concreta, ahora que parece que la «limitación» del desarrollo ya no puede explicar la reducida variabilidad ecológica y taxonómica de los marsupiales respecto a los placentarios ¿existe alguna hipótesis alternativa?

Hipótesis alternativa: la distribución geográfica como factor clave

Hace ya algunos años se planteó la hipótesis de que la reducida variabilidad de los marsupiales se debe principalmente a la distribución geográfica de estos grupos durante el Cenozoico^[7]. De manera resumida, esta hipótesis se sustenta en que la extinción finicretácica afectó más a los marsupiales que a los placentarios. Esto dejó a los primeros mayormente restringidos al hemisferio sur, radiando exclusivamente en Sudamérica, Antártida y Australia. Por el contrario, los placentarios radiaron principalmente en el hemisferio norte, ocupando Norteamérica, África y Eurasia (Figura 3). Aunque la relación entre superficie geográfica y tasa de especiación no es nada simple, parece evidente que cuanto más espacio tiene un linaje para evolucionar más fácilmente puede producirse la especiación y por tanto la diversificación. Esto podría explicar la diferencia de variabilidad ecológica y

taxonómica entre marsupiales y placentarios, ya que los primeros tuvieron menos superficie terrestre para diversificarse. Esta hipótesis concuerda también con el patrón que se observa dentro de los propios placentarios. Los dos principales linajes de placentarios que evolucionaron en el hemisferio sur, afroterios (África) y xenartros (Sudamérica), también presentan muy poca diversidad en comparación con los boreoeuterios (los que evolucionaron en los continentes del norte; Figura 3). En definitiva, parece que las diferencias de variabilidad que se observan entre marsupiales y placentarios se puedan deber a un factor externo, (geográfico), en lugar de a un factor interno, como es el caso de la limitación del desarrollo.

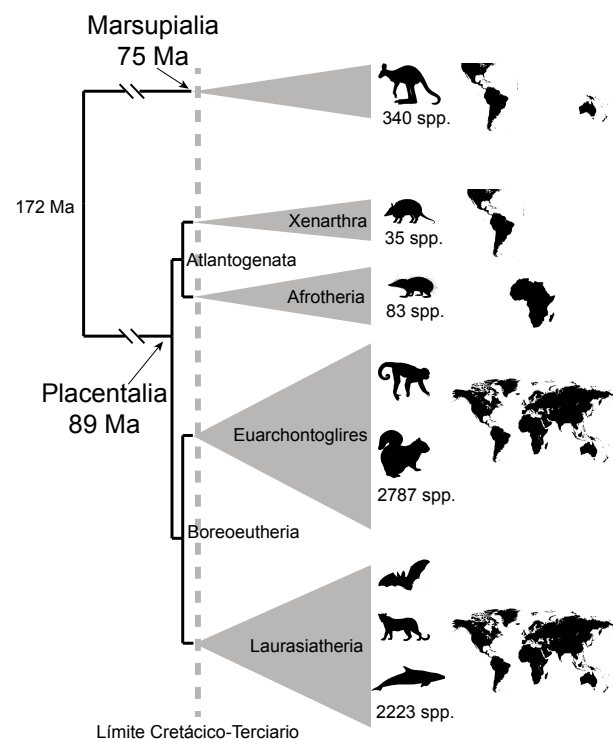


Figura 3. Esquema de los principales grupos de mamíferos y su distribución geográfica. La representación de la diversidad taxonómica no está a escala. Modificado de^[7].

Una última reflexión

Para finalizar voy a exponer una reflexión personal que se me ocurrió mientras escribía este artículo. Estas dos hipótesis alternativas, que aluden a un factor interno o a uno externo para explicar un determinado patrón evolutivo, me recuerda a los clásicos debates entre estructuralistas (o internalistas) y funcionalistas (o externalistas). En estos debates se discutía si el factor dominante en la evolución orgánica era la selección natural o, por el contrario, era el desarrollo embrionario el que, con sus varia-

ciones posibles e imposibles, marcaba el camino de la macroevolución. En aquel debate subyacía, por parte de muchos funcionalistas, la idea de que la evolución es progresiva, de que la selección natural va «perfeccionando» los linajes. Esta concepción de la evolución está ya superada, en gran parte gracias al concepto de limitación del desarrollo aportado por el estructuralismo. Sin embargo, en este debate sobre marsupiales y placentarios, tengo la sensación de que es la hipótesis de la limitación del desarrollo en los marsupiales la que parece heredar ese antiguo concepto de progresión: los placentarios han tenido más éxito evolutivo que los marsupiales porque son «mejores», y lo son, precisamente, gracias a la característica que los define.

Por el contrario, la hipótesis alternativa plantea que tal vez haya sido una cuestión de contingencia histórica, es decir, puede que el hecho de quedar restringidos en continentes más pequeños (lo que condicionó su evolución posterior) no se relacionara directamente con su biología reproductiva ni con sus limitaciones adaptativas sino que fuera tan solo «mala suerte». En otras palabras, esta hipótesis dejaría abierta la posibilidad de que, si los placentarios se hubieran quedado en los continentes del sur en lu-

gar de los marsupiales, su destino podría haber sido parecido al de estos.

Referencias

- [1] Sears KE. Constraints on the morphological evolution of marsupial shoulder girdles. *Evolution* 58: 2353-2370, 2004.
 - [2] Goswami A, Polly PD, Mock OB y Sánchez-Villagra MR. Shape, variance and integration during craniogenesis: contrasting marsupial and placental mammals. *J. Evol. Biol.* 25: 862-872, 2012.
 - [3] Goswami A, Weisbecker V y Sánchez-Villagra MR. Developmental modularity and the marsupial-placental dichotomy. *J. Exp. Zool.* 312B: 186-195, 2009.
 - [4] Bennett CV y Goswami A. Does developmental strategy drive limb integration in marsupials and monotremes? *Mammal. Biol.* 76: 79-83, 2011.
 - [5] Kelly EM y Sears KE. Reduced phenotypic covariation in marsupial limbs and the implications for mammalian evolution. *Bio. J. Linn. Soc. Lon* 102: 22-36, 2011.
 - [6] Martín-Serra A y Benson RBJ. Developmental constraints do not influence long-term phenotypic evolution of marsupial forelimbs as revealed by interspecific disparity and integration patterns. *American Naturalist* (In press), 2019.
 - [7] Sánchez-Villagra MR. Why are there fewer marsupials than placentals? On the relevance of geography and physiology to evolutionary patterns of mammalian diversity and disparity. *J. Mamm. Evol.* 20: 279-290, 2013.
-
-