

# Unidad 1

## Características, evolución y distribución

---

### 1.1. Características generales

¿Qué es la vida? ¿Será algo difícil de definir? No obstante, cuando tratamos de definir la vida siempre buscamos unas propiedades fijas que se han mantenido a través de la historia de la vida. Sin embargo, la vida ha cambiado a través de la historia y las propiedades que presentan las formas actuales son diferentes de aquellas de las primeras formas vivientes. Por lo tanto, se evidencia el cambio perpetuo, al cual nosotros denominamos **evolución**. Entonces, a medida que la vida ha progresado o evolucionado y se ha ramificado desde aquellos primeros organismos hasta los cientos de formas que hoy vemos, nuevas propiedades han evolucionado y han sido transmitidas de padres a hijos (= descendientes). Todo este proceso ha dado para la aparición de características muy notables que no tienen igual en el mundo inanimado (= no viviente). En el mundo vivo existen propiedades que emergen en los diferentes linajes de la historia evolutiva de la vida, produciendo la gran diversidad orgánica actual.

Nosotros, los organismos vivos por ser materia, compartimos características con la materia inerte. Por ejemplo, nuestras moléculas se replican al igual que las estructuras cristalinas de las rocas. Entonces, ¿cuál es la diferencia? ¿Cuál es la línea que separa los procesos replicativos que caracterizan a la vida de aquellos que son meramente características químicas generales de la materia a partir de la cual la vida surgió?

Creo que uno podría separar lo anterior sólo acudiendo a las definiciones de herencia y modificación. Todos nosotros compartimos algunas propiedades comunes, que poseen todas las formas de vida y que han sido transmitidas a través de las generaciones con modificaciones grandes o pequeñas, que han dado lugar a la amplia diversidad de hoy. Por lo tanto, hay una historia de **descendencia común evolutiva**, que nos separa de las formas no vivientes. Las características o propiedades de los organismos vivos evidencian una única historia llamada vida. Todas esas características son importantes para el mantenimiento y función de la vida y por lo tanto, deben mantenerse y persistir a través de la evolución de los seres vivos.

#### Propiedades generales

Todos los seres vivos poseen siete propiedades básicas, que aunque se han dado modificaciones entre los seres vivos (extintos y existentes), ellas mantienen una unidad y surgieron desde principios de la vida. Tales propiedades son: I) organización química y molecular única; II) organización compleja y jerárquica; III) reproducción; IV) posesión de programa genético; V) metabolismo; VI) desarrollo; e VII) interacción ambiental.

- I. *Organización química y molecular única*: los sistemas vivientes poseen grandes moléculas o macromoléculas, las cuales son más complejas que las pequeñas moléculas que constituyen la materia inerte. Estas macromoléculas están compuestas principalmente por cuatro elementos químicos: carbono (C), hidrógeno (H), oxígeno (O) y nitrógeno (N), además de otros elementos que varían dependiendo de la macromolécula.

Las macromoléculas se agrupan en cuatro grandes tipos: a) ácidos nucleicos; b) proteínas; c) carbohidratos; y d) lípidos. Estos cuatro tipos difieren en la estructura de las partes que lo componen, los tipos de enlaces químicos que unen las subunidades y sus funciones en los organismos. Las estructuras generales se estabilizaron muy temprano en la historia de la vida, pero podemos encontrar ciertas modificaciones dependiendo del tipo de organismo.

- II. *Complejidad y organización jerárquica*: la materia inanimada está organizada en átomos y moléculas, y en algunos casos, se presenta un mayor grado de organización. Sin embargo, en los seres vivos se presentan combinaciones de átomos y moléculas que no están presentes en el mundo inerte.

En orden jerárquico, los niveles de organización en los seres vivos son: macromoléculas, células, organismos, poblaciones y especies. Cada nivel está organizado sobre el inmediatamente inferior y tiene su propia estructura interna con una complejidad determinada

Por ejemplo, dentro de la célula, las macromoléculas componen estructuras como los ribosomas, los cromosomas y membranas y éstas, de igual manera, se combinan en varias formas de mayor complejidad llamadas organelas (e.g., la mitocondria).

Al nivel del organismo también existe una jerarquía sub-estructural: las células forman tejidos, y éstos se combinan en órganos; y un conjunto de órganos forman sistemas (e.g., circulatorio, respiratorio).

Las células son las unidades más pequeñas de la jerarquía biológica, con una semiautonomía en su habilidad para realizar funciones básicas, incluyendo la reproducción. La replicación de moléculas y componentes sub-celulares suceden solo en el contexto celular y no de manera independiente. Por lo tanto, las células se consideran la unidad básica de los sistemas vivientes.

Por otro lado, ya que cada estructura y nivel de jerarquía presenta distintas propiedades características o emergentes, es necesario el desarrollo de áreas de estudio que analicen detalladamente cada una de esas propiedades (e.g., citología, histología, anatomía) (Tabla 1).

Los diferentes niveles jerárquicos y sus propiedades emergentes son producto de la evolución. Antes que los organismos multicelulares evolucionaran, no hubo distinción entre niveles celular y organizmático, lo cual es ausente aun para organismos unicelulares. La diversidad de las propiedades emergentes que observamos en todos los niveles jerárquicos de la biología contribuye a la dificultad para dar una única definición de la vida.

- III. *Reproducción*: la vida no surgió espontáneamente, sino que surge a partir de una vida previa a través del proceso de reproducción. Aunque toca dejar claro que la vida **se origina al menos una vez de la materia no viviente**, pero tal evento requirió de grandes periodos de tiempo y condiciones ambientales muy diferentes a las actuales. En resumen, todo tipo de organismo vivo tiene la capacidad de reproducirse y originan otros organismos de su misma clase.

En cada nivel jerárquico hay un proceso de reproducción (Tabla 1):

- Los genes se **replican** en nuevos genes.
- Las células se **dividen** para producir nuevas células (procesos de mitosis y meiosis).

¿Cuál es la diferencia?:

**Mitosis**: división de células somáticas y cada célula con un juego doble de cromosomas ( $2n$ ).

**Meiosis**: división de células germinales (= reproductivas o gametos) y cada nueva célula presenta un juego impar de cromosomas ( $n$ ).

- Los organismos se **reproducen asexual o sexualmente** para dar origen a nuevos individuos.
- Las poblaciones se **fragmentan** dando lugar a nuevas poblaciones.
- Las especies originan nuevas especies a través de procesos de **especiación** (explicado más adelante en la unidad 2).

Tabla 1. Diferentes niveles jerárquicos de la complejidad biológica que muestran reproducción, variación y heredabilidad.

Nivel	Escala de tiempo de reproducción	Campo de estudio	Método de estudio	Algunas propiedades emergentes
Célula	Horas (célula de mamífero ≈ 16 h)	Biología celular, citología	Microscopia, bioquímica	Replicación cromosómica (mitosis, meiosis), síntesis de macromoléculas (ADN, ARN, proteínas, lípidos, polisacáridos)
Individuo	Horas a días (unicelulares); días a años (multicelulares)	Anatomía, fisiología, genética	Disección, cruces genéticos, estudios clínicos	Estructura, función y coordinación de tejidos órganos y sistemas (presión sanguínea, temperatura corporal, percepción sensorial, alimentación)
Población	Hasta miles de años	Biología poblacional, genética de poblaciones, ecología	Análisis estadísticos de la variación, abundancia, distribución geográfica	Estructuras sociales, sistemas de apareamiento, distribución de edades de los organismos, niveles de variación, acción de la selección natural.
Especie	Miles a millones de años	Sistemática y biología evolutiva, ecología de comunidades	Estudio de barreras reproductivas, filogenética, paleontología, interacciones ecológicas.	Método de reproducción, barreras reproductivas

En cada proceso reproductivo hay implícito dos fenómenos complementarios, pero aparentemente contradictorios. Tales fenómenos son la **herencia** y la **variación**.

- **Herencia:** es la transmisión fiel de las características de los padres a los hijos, usualmente (pero no necesariamente) observada al nivel de organismos.
- **Variación:** es la producción de diferencias entre las características de los diferentes individuos.

➔ En el proceso reproductivo, las propiedades de los descendientes son parecidas a las de sus padres, pero se producen combinaciones para dar origen a nuevas características en el nuevo individuo. No obstante, a pesar de esas nuevas combinaciones aun existe cierta similitud con las características originales.

- Por ejemplo, la producción de nuevas poblaciones y especies también demuestra la conservación de algunas propiedades y cambios en otras.
  - ✓ Varias especies de sapos del género *Bufo* estrechamente relacionados en su filogenia pueden tener cantos muy similares, pero difieren en el ritmo de las notas (Fig. 1).

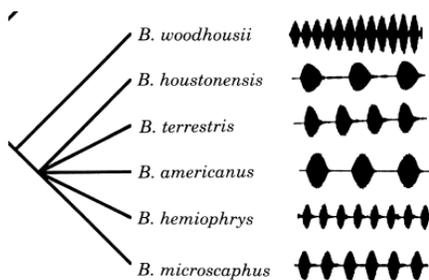


Figura 1. Filogenia hipotética de varias especies de sapos del género *Bufo* en Norteamérica. Las últimas cinco especies son emparentadas y sus cantos son muy similares entre ellas. (de Coccoft & Ryan 1995).

En general, la interacción de los procesos de heredabilidad y variabilidad en el proceso reproductivo es la base para la evolución orgánica.

- Si la herencia fuera perfecta, los sistemas vivos nunca cambiarían; si la variación no fuera controlada por la herencia, los sistemas biológicos podrían perder estabilidad y no se permitiría persistir en el tiempo.
  - ✓ ¿Qué sucede entonces con los **organismos partenogénicos** (producción de nuevos individuos sin reproducción sexual → **clonación**)?

IV. *Posesión de programa genético*: -un programa genético provee fidelidad a la herencia- → ¿suena contradictorio al concepto de variación?

Los ácidos nucleicos (ADN, ARN) codifican la estructura de las moléculas proteínicas que son necesarias para el desarrollo y funcionamiento del organismo.

→ Para los animales y la mayoría de los otros organismos, la información genética está contenida en el ADN, el cual está constituido por secuencias de nucleótidos (una base nitrogenada y una azúcar).

- ✓ Las secuencias de nucleótidos representan un código que determina a su vez un aminoácido; y secuencias de aminoácidos representan una proteína.

→ Entonces, el código genético es una correspondencia entre la secuencia de bases en el ADN y la secuencia de aminoácidos en una proteína.

El código genético fue establecido temprano en la evolución de la vida, y el mismo código está presente en bacterias y en los genomas nucleares de casi todos los animales y las plantas.

- La casi constancia de este código entre las formas vivientes nos da una fuerte evidencia del origen único de la vida.
- El código genético ha sufrido muy pocos cambios evolutivos desde su origen, debido a que cualquier alteración podría romper la estructura entera de una proteína, lo que a su vez, podría dañar severamente las funciones celulares que requieren proteínas específicas.
  - ✓ Solo en raros ejemplos en los que se han alterado las proteínas y éstas son aun compatibles con sus funciones celulares, podrían haber cambios para sobrevivir y reproducirse.
  - ✓ Los cambios evolutivos en el código genético han sucedido en el ADN de las mitocondrias de los animales. El código genético mitocondrial es por lo tanto, algo diferente del ADN nuclear y bacteriano. Ya que el ADN mitocondrial codifica pocas proteínas en comparación con el ADN nuclear, la probabilidad que ocurran cambios que no alteren las funciones celulares es mayor en la mitocondria que el núcleo.

V. *Metabolismo*: esta característica de los seres vivos es una serie de complejos procesos químicos esenciales para el vivir de los organismos.

En el metabolismo, por ejemplo, los nutrientes son degradados para obtener energía química y componentes moleculares que se usan en la construcción y el mantenimiento del organismo. Los procesos implicados en el metabolismo son: la digestión, la respiración (producción de energía) y la síntesis de moléculas y estructuras.

→ El metabolismo es en sí una interacción de procesos destructivos (**catabolismo**) y constructivos (**anabolismo**). Los procesos más fundamentales catabólicos y anabólicos surgieron temprano en la historia evolutiva y son compartidos por todos los seres vivos (y no por objetos inanimados). Estos

procesos fundamentales incluyen la síntesis de carbohidratos, lípidos ácidos nucleicos y proteínas, y suceden principalmente a nivel celular, en organelas específicas:

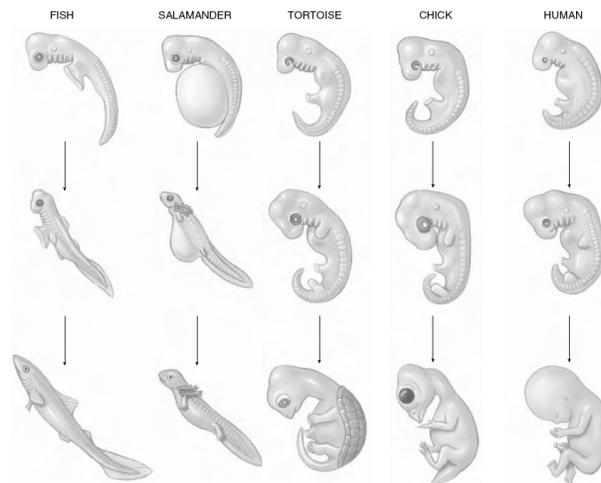
- **Mitocondrias:** respiración celular (obtención de energía).
- **Ribosomas:** síntesis de proteínas (funciones celulares y construcción).
- **Membranas nuclear y celular:** regulan el metabolismo controlando el movimiento de moléculas a través de los límites nuclear y celular.

El estudio del metabolismo y sus funciones lo realiza el campo de la fisiología.

VI. **Desarrollo:** -todos los organismos pasan a través de un característico ciclo de vida-. El desarrollo describe los cambios característicos que un organismo experimenta desde su concepción hasta su forma adulta.

En el desarrollo hay implícitos cambios en el tamaño, forma y diferenciación de estructuras internas del organismo.

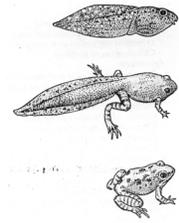
→ En animales, es muy particular que las primeras etapas del desarrollo en especies muy emparentadas filogenéticamente (e.g., pez → hombre) existen muchas similitudes. Pero, en las etapas posteriores, juveniles y adultos, si hay grandes diferencias y las características son particulares a cada grupo (Fig. 2).



**Figura 2.** Embriones de vertebrados en etapas tempranas. En las primeras fases, después de la gastrulación, no hay diferencias entre los distintos grupos (1ª línea) y se muestran características relativamente comunes para todos ellos. Sin embargo, cuando se avanza en el desarrollo, se notan las características de cada grupo (de Hickman *et al.* 2004).

→ En algunos organismos multicelulares, en especial algunos vertebrados como los anfibios, las etapas de desarrollo son muy diferentes entre sí (Fig. 3), y podría asegurarse que esos organismos en distintas etapas no son la misma especie.

- Cada etapa posterior presenta características nuevas que hacen dicha etapa muy diferente a la precedente. Esto es lo que se conoce como metamorfosis (también ocurren en insectos).



**Figura 3.** Esquema simplificado de la metamorfosis de un anuro, desde la etapa de renacuajo pasando por una etapa de metamorfo y finalmente el individuo post-metamorfico. (de Pough *et al.* 2005).

El crecimiento en los seres vivos difiere del de las cosas inertes, en que en los seres vivos tal evento sucede por adición interna y externa de estructuras, mientras que en los otros (e.g., los cristales) solo se presenta una adición externa de elementos.

VII. *Interacción ambiental:* -todos los animales interactúan con sus ambientes-. El estudio de la interacción de los organismos con su ambiente se denomina ecología, donde es de especial interés los factores que determinan la abundancia y la distribución de los organismos.

➔ La ecología permite entender como un organismo puede percibir los estímulos ambientales y responder de manera apropiada ajustando su metabolismo y fisiología.

Todos los organismos responden a los estímulos de su ambiente gracias a la **irritabilidad** (es una propiedad de los seres vivos).

- El estímulo y la respuesta puede ser simple, tal como alejarse de una fuente de calor o frío extremo o ser tan compleja como la respuesta de una hembra de un ave al complicado repertorio de señales de cortejo (visuales y sonoras) emitidas por un macho en un periodo reproductivo.
- En general, la respuesta a los estímulos ambientales puede ser de diversas formas y la intensidad de la respuesta no es siempre proporcional a la magnitud del estímulo; y la alteración no es siempre permanente.

También hay que entender que la vida y el ambiente son entes inseparables y no podemos aislar la historia evolutiva de un linaje de organismos del ambiente en que ellos evolucionaron.

- ¿Por qué animales como los equinos (e.g., caballos, cebras), vacunos (e.g., vacas, ñu), cérvidos (e.g., antílopes, cabras), poseen ojos laterales y patas largas?
  - ¿Por qué los grandes gatos poseen ojos frontales y columnas vertebrales elásticas con gran capacidad de lordosis?
- ✓ El ambiente y las interacciones entre ellos habían determinado esas formas corporales y comportamientos.

## Eras geológicas y origen de los vertebrados

Los animales y la vida son entidades que sufren constantes cambios, los cuales sólo pueden describirse en términos de los atributos que han adquirido a lo largo de su amplia historia evolutiva. En el árbol evolutivo de la vida, los primeros organismos que se consideran animales surgieron en la Era Precámbrica (hace unos 700 millones de años -m.a.-), pero sólo hasta el periodo Cámbrico (hace 570 m.a.) en la Era Paleozoica se dio la gran radiación de los animales.

Los vertebrados como tal, solo comenzaron a aparecer en el Eón Fanerozoico (hace 570 m.a.), más exactamente en la Era Paleozoica (*Gr.*, *paleo*: antiguo; *zoo*: animal), una de las tres eras de este eón; las otras dos eras son la Mesozoica (*Gr.*, *meso*: medio) y la Cenozoica (*Gr.*, *cen*: reciente). Las eras son divididas en periodos y los periodos en épocas. De manera general, la evolución de los animales ha sido gradual, a través de los distintos momentos o tiempos geológicos (tabla 2).

Tabla 2. Subdivisiones del tiempo geológico y sucesos. Edad (duración) en millones de años.

Edad (duración)	Era	Periodo	Época	Suceso
65 (65)	Cenozoica 65 (65)	Cuaternario 2.5 (2.5)	Holoceno 0.005 (0.005)	
			Pleistoceno 2.5 (2.5)	Humanos modernos ( <i>Homo</i> ).
		Terciario 65 (62.5)	Plioceno 7 (4.5)	Primeros homínidos bípedos. Grandes carnívoros.
			Mioceno 26 (19)	Monos del viejo mundo. Mamíferos herbívoros.
			Oligoceno 38 (12)	Monos del viejo mundo.
			Eoceno 54 (16)	Primeros caballos, ballenas, murciélagos, monos. Radiación de placentarios.
Paleoceno 65 (11)	Diversidad de marsupiales. Primates (origen y diversificación)			
225 (160)	Mesozoica 225 (160)	Cretáceo 136 (71)		Mamíferos primitivos: monotremas y primeros terios (marsupiales). Plantas con flores.
		Jurásico 190 (54)		Aparición de las aves.
		Triásico 225 (35)		Edad de los reptiles. Finales: evolución de mamíferos.
570 (345)	Paleozoica 570 (345)	Pérmico 280 (55)		Pelicosaurios (extintos). Radiación de los reptiles.
		Carbonífero 345 (65)	Pensilvaniano	Edad de los anfibios. Tiburones.
			Mississippiano	
		Devónico 395 (50)		Edad de los peces. Primeros anfibios.
		Silúrico 430 (35)		Aparecen peces placodermos (extintos) y peces acantopterigios. Crossópterigios.
		Ordovícico 500 (70)		Radiación de peces. Primeras plantas terrestres.
Cámbrico 570 (70)		A finales aparecen peces ostracódermos (extintos).		

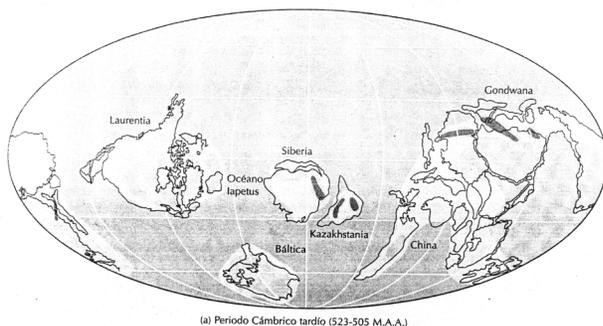
## Deriva continental

La teoría de la deriva continental no es nueva, ya que fue propuesta en 1912 por el meteorólogo Alemán Alfred Wegener, pero ésta sólo fue aceptada recientemente gracias a la teoría de la **tectónica de placas**. Esta teoría no fue aceptada en sus inicios debido a que en esa época no se consideraba que existieran fuerzas tan enormes para mover continentes. La aceptación de la teoría de Wegener ha explicado mucho sobre la actual distribución de los animales.

La teoría de Wegener dice: “que los continentes del planeta tierra se han movido como balsas sobre el océano, luego de un proceso de rompimiento de una única masa de tierra denominada Pangaea (= “toda la tierra”). Tal rompimiento, según los datos existentes sucedió aproximadamente unos 200 m.a. atrás (antes del Mesozoico).

No obstante, también existen evidencias que Pangaea no fue inicialmente la supermasa continental, de la cual surgieron los actuales continentes, sino que en los inicios del Paleozoico existieron seis grandes continentes, todos situados principalmente en las latitudes ecuatoriales (Fig. 4):

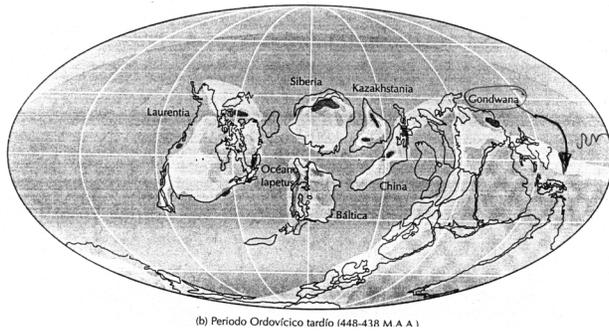
- Báltica:** Rusia al oeste de los montes Urales y la mayor parte del norte de Europa.
- China:** China, Indochina y península malaya.
- Gondwana:** África, Antártida, Australia, Florida, India, Madagascar y regiones del medio oriente y el sur de Europa.
- Kazakhstania:** un continente triangular centrado en Kazakhstan.
- Laurentia:** mayor parte de la Norteamérica actual, Groenlandia, noroeste de Islandia, Escocia y parte del Este de Rusia.
- Siberia:** Rusia al Este de los montes Urales y Asia al norte de Kazakhstan y al sur de Mongolia.



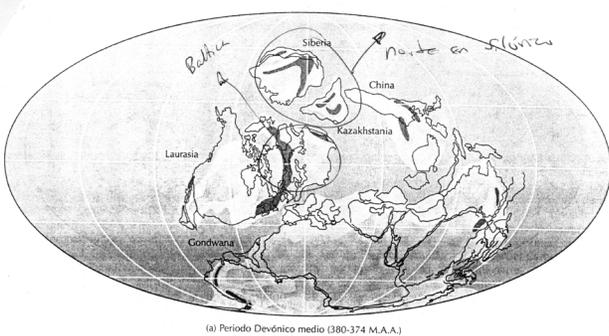
**Figura 4.** Posición de los antiguos continentes, previo a la formación de Pangaea. (de Wicander & Monroe 2000).

Durante los periodos Ordovícico y Silúrico (en el Paleozoico), se dio un movimiento de placas que originaron grandes cambios en la geografía mundial:

- **Periodo Ordovícico** (hace 500 m.a.): movimiento de Gondwana hacia el sur y cruzando el polo sur (Fig. 5).
- **Periodo Silúrico** (hace 430 m.a.): Báltica se desplazó hacia el noroeste con relación a Laurentia y chocó con ésta para formar una nueva masa llamada Laurasia.
- **Finales del Silúrico y Devónico** (hace 395 m.a.): Siberia y Kazakhstania se movieron hacia el norte (Fig. 6).



**Figura 5.** Movimiento de los antiguos continentes en el periodo Ordovícico de la Era Paleozoica. (de Wicander & Monroe 2000).



**Figura 6.** Movimiento de los antiguos continentes en el periodo Devónico de la Era Paleozoica. (de Wicander & Monroe 2000).

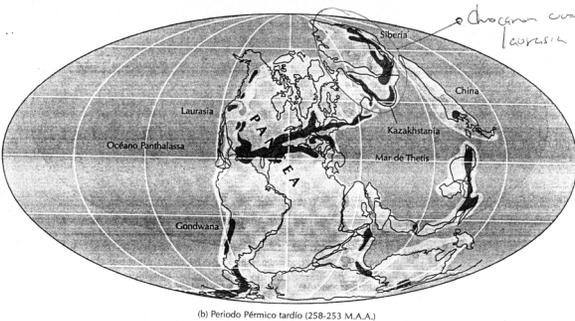
- Carbonífero (hace 345 m.a.): Gondwana meridional (latitud ecuatorial) se movió hacia el polo sur, dando como resultado una extensa glaciación continental.

Otra parte de Gondwana se movió hacia el norte, chocando contra Laurasia (en el Carbonífero temprano) y se suturan.

Siberia choca contra Kazakhstan y se desplazan hacia la margen de los Urales de Laurasia.

- Pérmico (hace 280 m.a.): al inicio de este periodo Siberia-Kazakhstan choca con Laurasia (Fig. 7).

Se da el ensamble de Pangaea y se crea un solo océano llamado **Panthalasia**. Al parecer, este gran continente presentaba condiciones climáticas áridas.



**Figura 7.** Movimiento de los antiguos continentes a finales del periodo Pérmico de la Era Paleozoica. (de Wicander & Monroe 2000).

**El rompimiento de Pangaea.** Así como la formación de Pangaea influyo en los acontecimientos geológicos y biológicos durante el Paleozoico, el rompimiento de ella también produjo grandes efectos sobre esos acontecimientos. Durante este proceso en el Mesozoico, se presento una alteración de los regímenes climáticos y oceánicos mundiales, así como también el clima al interior de los nuevos continentes. El rompimiento de Pangaea sucedió en cuatro grandes etapas:

- I. Formación de una abertura o separación entre Laurasia y Gondwana (en el Triásico tardío), más o menos en la línea ecuatorial. El Océano Atlántico se expandió separando Norteamérica de África. Después sucedió un rompimiento (entre el Triásico tardío y el Jurásico temprano) entre Norteamérica y Suramérica (Fig. 8).



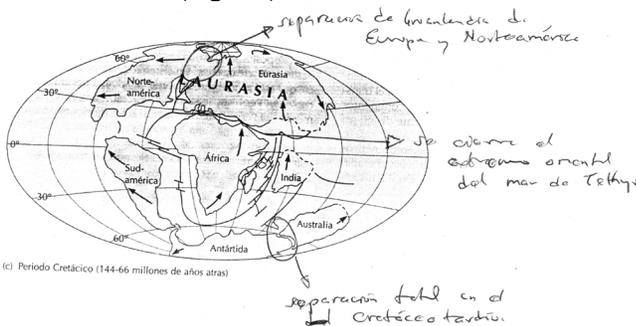
**Figura 8.** Escisión temprana de Pangaea en el periodo Triásico de la Era Mesozoica. (de Wicander & Monroe 2000).

- II. Escisión y movimiento de los diversos continentes en Gondwana: Suramérica, África, India, Australia y Antártida durante el Triásico tardío y Jurásico. India se separó de los otros cuatro continentes y migro hacia el norte (Fig. 9).



**Figura 9.** Movimiento de los diversos continentes que constituían Pangaea en el periodo Jurásico de la Era Mesozoica. (de Wicander & Monroe 2000).

- III. Separación de Suramérica y África en el Jurásico tardío. Durante esta etapa, el extremo oriental del mar de Tethys (entre Laurasia y África) empezó a cerrarse debido a la rotación dextrógira de Laurasia y al movimiento de África hacia el norte. Lo anterior forma el mar Mediterráneo durante el Jurásico tardío y el Cretáceo.
- IV. A finales del Cretáceo, Australia y Antártida se habían separado. La India había llegado casi a la mitad de la zona ecuatorial. Suramérica y África estaban bien separadas. Groenlandia separada de Europa y por una ruptura, Groenlandia se separó de Norteamérica. Formando así una nueva masa terrestre aislada (Fig. 10).



**Figura 10.** Situación pre-actual de los continentes en el periodo Cretáceo de la Era Mesozoica. (de Wicander & Monroe 2000).

**Pruebas de la deriva continental**

- 1. Ajuste geométrico de los contornos continentales por debajo del nivel del mar, en la plataforma continental.

2. Edad, estructura y supuestos movimientos de las rocas.
3. Datos paleomagnéticos.
4. Datos sobre las corrientes de convección en el manto terrestre.
5. Depósitos dispersos de un glaciar continental en el Paleozoico tardío de África, Suramérica, India y Australia.
6. Distribución de vertebrados en el pasado y en el presente:

→ Marsupiales y su distribución muestran como los influencio la deriva continental.

- a. Marsupiales aparecieron en el Cretáceo medio (hace 100 m.a.) en Suramérica.
- b. Debido a que Suramérica estuvo conectada a Australia a través de la Antártida (en ese tiempo fue una región cálida), los marsupiales se dispersaron a través de estos tres continentes. Ellos también se movieron hacia Norteamérica, pero allí se encontraron con los placentarios, ya bien establecidos que habían venido de Asia a través del Estrecho de Bering. Eso no permitió que los marsupiales fueran exitosos porque no había nichos disponibles y se extinguieron. El hecho que actualmente existan zarigüeyas en Estados Unidos como *Didelphis virginiana*, es porque ocurrió mucho tiempo después una migración desde Suramérica hacia Norteamérica a través del Istmo de Panamá.
- c. Aunque los placentarios luego colonizaron Suramérica, los marsupiales que evolucionaron allí no se extinguieron porque ya estaban plenamente establecidos.
- d. Mientras ocurría la colonización de placentarios a Suramérica, Australia ya se había separado de la Antártida, impidiendo así el ingreso de placentarios al continente Australiano (los que actualmente existen es debido a la introducción reciente del hombre).

✓ Ya que Australia quedo aislada y no existía una gran competencia por los recursos y muchos nichos disponibles, los pocos marsupiales que allí quedaron empezaron a dar origen a nuevas clases de marsupiales ocupando todos los espacios disponibles y convirtiéndose en su fauna típica.

### Bibliografía

- Cocroft, R.B. & Ryan, M.J. 1995. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Anim. Behav.* 49: 283-303.
- Hickman, C.P., Jr., Roberts, L.S., Larson, A. & I'Anson, H. 2004. *Integrated Principles of Zoology*. McGraw Hill, New York. 872 pp.
- Pough, F.H., Janis, C.M. & Heiser, J.B. 2005. *Vertebrate life*. Pearson Prentice Hall, New Jersey. 684 + appendages pp.
- Wicander, R. & Monroe, J.S. 2000. *Fundamentos de geología*. 2ª ed. International Thomson Editores. México. 445 pp. + apéndices.

## 1.2 Historia de los vertebrados

Actualmente conocemos más de 56000 especies existentes de vertebrados que se encuentran en casi cualquier parte del planeta. También conocemos muchas especies extintas, que alguna vez vivieron en sitios que ahora ya no existen. El incremento conocimiento de la diversidad de los vertebrados fue un producto de la exploración y expansión Europea en los siglos 15-16. A mediados del siglo 18, el conocimiento de los vertebrados aumento mucho más con el esfuerzo de Carolus Linnaeus en clasificar las especies en un sistema binomial universal.

La biología de vertebrados y su registro fósil ha sido el centro de muchos cambios sistemáticos, taxonómicos y conceptuales, los cuales han sido la base para examinar diversas hipótesis sobre su evolución. Los estudios comparativos de anatomía, embriología y fisiología de los vertebrados existentes frecuentemente han suplementado el registro fósil. Estos estudios revelan que la evolución actúa a través del cambio o transformación de las características existentes. Todos los vertebrados comparten características básicas que son producto de su ancestría común (e.g., el notocordio) y el proceso de evolución puede ser analizado rastreando las modificaciones de estos caracteres. Por lo tanto, a través del conocimiento de la forma y función de los vertebrados podremos entender la evolución de estos animales y la ecología y el comportamiento de las especies existentes.

Cuando se menciona la palabra “animal”, lo que más se recuerda con frecuencia es la figura de un vertebrado. Esto indica que los vertebrados son abundantes y conspicuos en el quehacer y en el imaginario de las personas. Los vertebrados también son muy diversos: entre las mas de 56000 especies existentes, hay vertebrados tan diminutos como peces de 0.1 g hasta vertebrados muy enormes como las ballenas que pesan mas de 100000 kg. Los vertebrados ocupan casi cualquier espacio del planeta: peces extraños que poseen bocas inmensas capaces de tragar presas más grandes que ellos mismos circundan las grandes profundidades marinas (al nivel batipelágico, 700-4000 m de profundidad), atrayendo a sus presas con órganos luminiscentes. También existen aves que vuelan por encima del Himalaya, hasta 15 km sobre el nivel del mar.

Los comportamientos de los vertebrados son tan diversos y complejos como sus formas corporales. La vida de ellos es energéticamente costosa y obtienen la energía necesaria a partir del alimento que consumen.

- Los carnívoros se alimentan de la carne de animales que cazan y tienen amplias formas de capturarlos.
  - ✓ Algunos buscan sus presas de manera activa.
  - ✓ Otros permanecen quietos esperando que las presas se acerquen a ellos para capturarlas.
  - ✓ Algunos persiguen a sus presas a grandes velocidades.
  - ✓ Otros solo se acercan y succionan sus presas.
  - ✓ Unos tragan a sus presas enteras, aun estando vivas y moviéndose.
  - ✓ Otros carnívoros si mastican sus presas.
  - ✓ Unos, como las serpientes, matan a sus presas envenenándolas.
  - ✓ Otros, como los gatos, matan a sus presas con un mordisco en el cuello.

También hay vertebrados herbívoros. Las plantas no pueden escapar de ellos cuando se acercan, de modo que las plantas son fáciles de obtener. Sin embargo, las plantas en general son difíciles de masticar y digerir, y además, algunas especies contienen sustancias tóxicas.

- Entre los vertebrados herbívoros existen diversas formas o especializaciones para contrarrestar las dificultades asociadas con la herbivoría.
  - ✓ Presencia de dientes de cúspides altas y afiladas, que sirven para macerar las hojas gruesas y exponer las células vegetales. No obstante, dichas células tienen paredes constituidas por celulosa y este material no puede ser digerido por los vertebrados.

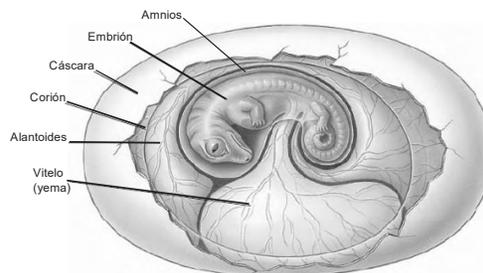
- Entonces, los herbívoros dependen para ellos de microorganismos bacterianos que viven en sus tractos digestivos que digieren la celulosa. Además, estos endosimbiontes ayudan a detoxificar las sustancias químicas que las plantas poseen para su defensa.

La reproducción es otro factor crítico en el éxito evolutivo de un organismo y los vertebrados muestran una extraordinaria gama de comportamientos asociados con el apareamiento y la reproducción.

- En general, los machos cortejan a las hembras y ellas cuidan de su progenie; sin embargo, en algunas especies de vertebrados, estos papeles son invertidos.
- Al momento de eclosionar o nacer, algunos vertebrados son totalmente autosuficientes, ya que se pueden mover y buscar su alimento. Otros vertebrados son totalmente dependientes de sus padres hasta muy avanzado el desarrollo. En éstos, también se presentan complejos comportamientos de cuidado parental.

El cuidado parental no es exclusivo de ciertos grupos de vertebrados, aunque en los mamíferos están los ejemplos más elaborados. Entre los vertebrados que cuidan su progenie, existen peces que incuban sus huevos en sus bocas, ranas que incuban sus huevos en el estómago (género *Rheobatrachus* de Australia: los embriones liberan prostaglandina E<sub>2</sub>, la cual bloquea la producción de ácidos estomacales en la hembra; a los dos meses emergen los neonatos a través de la boca de la madre), y aves que alimentan a sus polluelos con un fluido producido en la garganta, al que se denomina “leche de paloma” (similar en composición a la leche de los mamíferos, pero no es homóloga).

Existen dos grupos principales de vertebrados que se diferencian entre sí por la manera en que se desarrolla el embrión. Uno de los grupos son los **vertebrados anamnióticos**, es decir aquellos en los cuales el embrión no está rodeado por membranas extraembrionarias, sino por capas de gelatina que lo protegen y le brindan la humedad necesaria para su desarrollo. El otro grupo, el más diverso, son los vertebrados amnióticos, en los cuales el embrión está rodeado por tres membranas que son producidas por el embrión mismo (membranas extraembrionarias). Dichas membranas son, desde interior hacia exterior, son el amnios, el alantoides y el corion (Fig. 1). Las funciones de ellas son:



**Figura 1.** Huevo amniótico. El embrión se desarrolla dentro del amnios y es amortiguado por el líquido amniótico. El alimento es proveído por el vitelo y los desechos metabólicos son depositados en el alantoides. El corion sirve como la membrana de intercambio gaseoso al fusionarse con el alantoides tarde en el desarrollo. (de Hickman *et al.* 2004).

- **Amnios:** es la membrana más interna y rodea al embrión. Dentro de esta membrana está el líquido amniótico.
- **Alantoides:** segunda membrana de adentro hacia afuera. Interviene en la respiración y excreción de desechos orgánicos, particularmente en reptiles y aves. En mamíferos juega un papel muy importante en el desarrollo de la placenta.
- **Corion:** es la membrana más externa y rodea a las dos primeras. En mamíferos también interviene en la formación de la placenta.

De manera muy general, la división entre vertebrados anamnióticos y amnióticos corresponde a una reproducción acuática y a una terrestre, respectivamente. Sin embargo, esto no es una regla, porque algunos anfibios y peces, aunque son anamnióticos, colocan sus huevos fuera del agua.

La diversidad de vertebrados existentes es fascinante, pero tal diversidad es solo una pequeña porción de lo que ha existido. Por cada especie viviente hay mas de un ciento de especies extintas, y algunas de ellas no tienen especies similares actualmente.

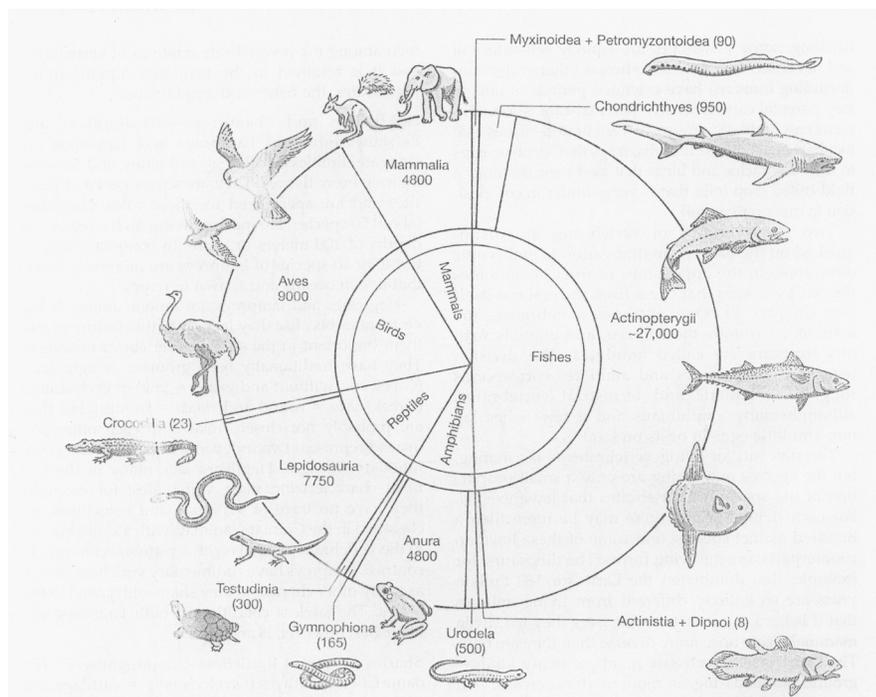
- Los dinosaurios, por ejemplo, dominaron la tierra por casi 180 m.a. y son tan diferentes a las especies existentes, que es difícil hacer una reconstrucción de las vidas que ellos tenían.
- Los mamíferos son también un ejemplo de que lo presente ahora no es nada comparado con lo que existió.
  - ✓ En la era Pleistocénica existieron perezosos terrestres tan grandes como los rinocerontes modernos y mapaches tan grandes como osos.

Se considera que la gran riqueza de especies de vertebrados terrestres alcanza su máximo a mediados de la época del Mioceno en el periodo Terciario (era Cenozoica), hace 12-14 m.a. y desde ese momento se ha reducido el número de especies.

Ya que la historia de los vertebrados es asombrosa, debido a sus maravillosos detalles sobre donde se originaron, como evolucionaron, que es lo que hacen y como se desempeñan, es necesario primero tener una información básica, específicamente sobre los tipos de vertebrados y su clasificación.

### Esquema general de clasificación de los vertebrados

Actualmente se conocen alrededor de 56000 especies existentes, siendo la mayoría de ellos los peces óseos de aletas con radios (peces Actinopterygii) (Fig. 2).



**Figura 2.** Diversidad de vertebrados. Áreas en el diagrama corresponden a la cantidad estimada (los valores cambian constantemente) de las especies existentes en cada uno de los grupos. Nombres comunes se encuentran en el centro del círculo y los nombres formales de cada grupo se encuentran en el círculo exterior. (de Pough *et al.* 2005)

### Peces

1. **Myxinoidea + Petromyzontoidea:** incluye a los peces bruja y las lampreas verdaderas, ambos grupos son peces agnatos (sin mandíbulas). ≈ 90 spp.
2. **Chondrichthyes.** Incluye a los peces con mandíbula con esqueleto cartilaginoso. ≈ 950 spp.

3. **Actinopterygii**: incluye a los peces mandibulados con esqueleto óseo, de aletas con radios. ≈ 27000 spp.
4. **Actinistia + Dipnoi**: incluye a los peces con mandíbulas que presentan aletas carnosas y los peces pulmonados. Los segundos están relacionados con el grupo de peces que dio origen a los tetrápodos (vertebrados terrestres). 8 spp.

### Anfibios

5. **Caudata**: incluye a las salamandras y tritones. ≈ 500 spp.
6. **Anura**: incluye a las ranas y sapos. ≈ 4800 spp.
7. **Gymnophiona**: incluye a los anfibios apodos llamados caecilias. ≈ 165 spp.

### Sauropsida (“reptiles”)

8. **Testudinata**: son las tortugas marinas, dulceacuícolas y terrestres. ≈ 300 spp.
9. **Lepidosauria**: aquí están agrupados todos los reptiles con escamas y son las lagartijas tuatara (de Nueva Zelanda), las lagartijas (incluyendo las amphisbaenas) y las serpientes. ≈ 7750 spp.
10. **Crocodylia**: son los cocodrilos, los caimanes y los gaviales. ≈ 23 spp.

### Aves

11. **Aves**: los pájaros, caracterizados por ser actualmente los únicos vertebrados con plumas (aunque no son exclusivas de ellos porque también existieron dinosaurios con plumas). ≈ 9000 spp.

### Mamíferos

12. **Mammalia**: únicos vertebrados con pelo y la producción de leche a partir de glándulas mamarias. ≈ 4800 spp.

**Los tipos de vertebrados:** como se dijo anteriormente, la mas general de las clasificaciones de los vertebrados esta relacionada con su desarrollo embrionario. Entonces, se agruparan los vertebrados en dos grandes grupos -anamniótos y amniótos- y dentro de cada grupo se identificaran los grupos incluidos.

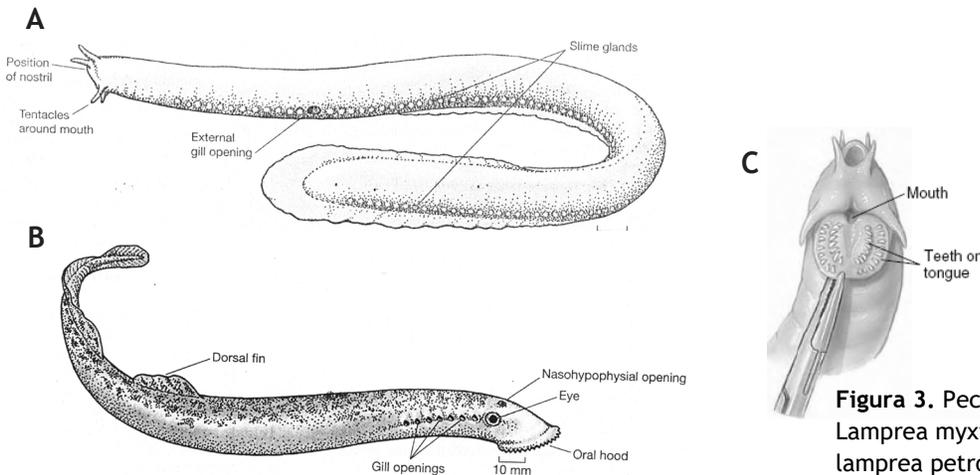
### Vertebrados anamniótos

Los embriones de estos vertebrados están envueltos y protegidos por capas de gelatina que son producidas por el tracto reproductivo de la hembra. Esta condición embrionaria también esta presente en los invertebrados emparentados con los vertebrados.

1. **Clases Myxinoidea y Petromyzontoidea** (peces bruja y lampreas; Fig. 3): aunque estos dos grupos de peces agnatos no están directamente emparentados filogenéticamente, ellos si poseen muchas características en común. Son animales de cuerpos elongados, apodos, sin escamas y viscosos. No presentan tejido óseo interno. Animales especializados como carroñeros y parásitos. Los peces brujas son totalmente marinos, asociados al bentos y se encuentran hasta profundidades de 100 o mas metros. Las lampreas son también animales marinos de forma similar a los peces bruja, pero se diferencian de éstos porque **poseen vertebras muy rudimentarias denominadas arcualias**. Otra diferencia es que las lampreas migran hacia los ríos a colocar sus huevos.

Ambos tipos de peces no tienen mandíbulas y están incluidos dentro del infraphylum Agnatha (peces sin mandíbula) y debido a ello, son un componente importante en el estudio de la evolución de los vertebrados. Estos peces sin mandíbulas también han sido clasificados tradicionalmente como “ciclóstomos” (*Gr.*, *cyclo* = redondeado; *stoma* = boca). Porque ambos poseen una boca redondeada

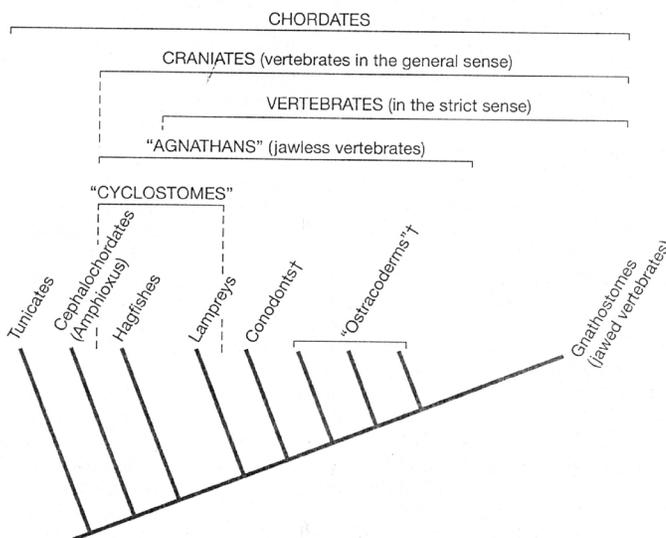
sin dientes, pero si con una lengua que posee unos dentículos con los cuales raspan la carroña o se sujetan a las presas que parasitan (Fig. 3C). La condición agnata de estos peces es muy primitiva.



**Figura 3.** Peces agnatos existentes. A. Lamprea myxinoide adulta (vista lateral); B) lamprea petromyzonte adulta (vista lateral); C) vista ventral de lamprea myxinoide mostrando los dentículos en la lengua. (de Pough *et al.* 2005).

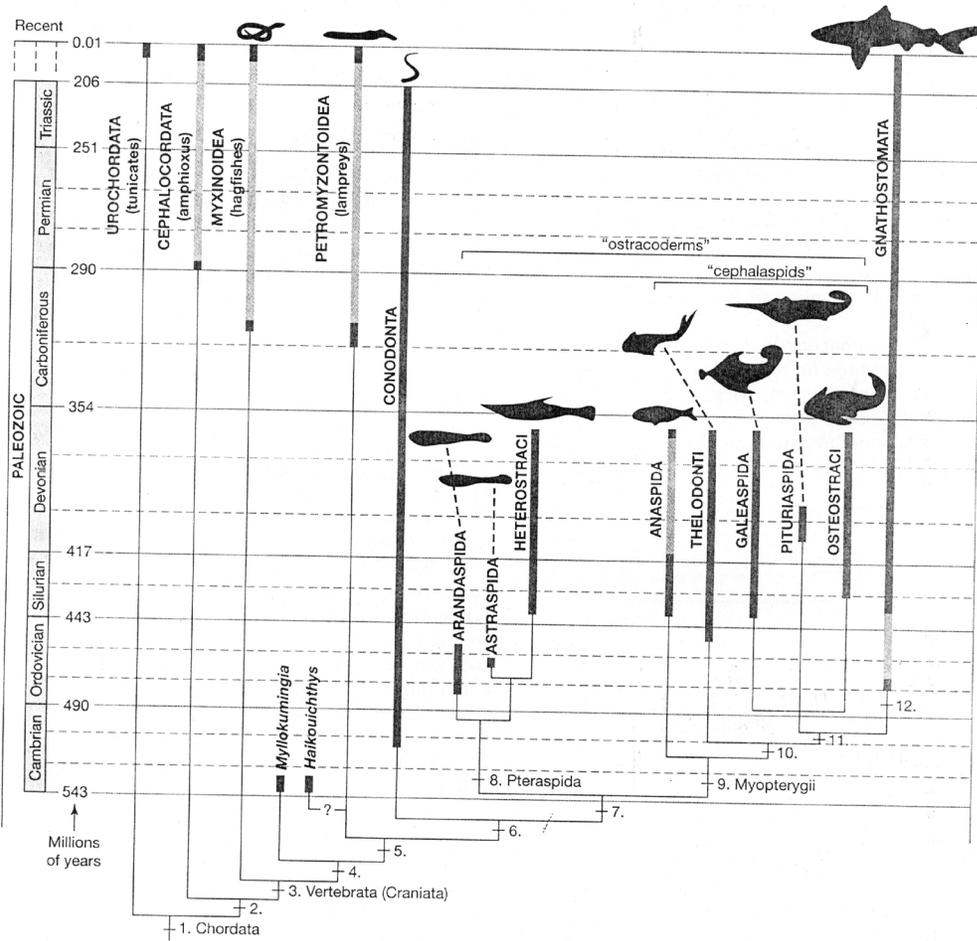
Estos dos grupos de peces no están emparentados filogenéticamente y cada uno de ellos constituye un linaje independiente.

- Los peces bruja no poseen muchas de las características que poseen los vertebrados (e.g., no tienen vertebras). Actualmente se incluyen dentro del clado Craniata, cordados que poseen cráneo, el cual incluye también al clado tradicionalmente llamado “Vertebrata” (cordados con cráneo y vertebras) (Fig. 4 y 5).
- Las lampreas si poseen unas vertebras rudimentarias y otras características que comparten con los vertebrados mandibulados (gnatostomados). Las lampreas Petromyzontoidea son incluidas dentro del clado Vertebrata (Fig. 4 y 5).



**Figura 4.** Cladograma simplificado de los “vertebrados” dentro del phylum Chordata, mostrando los taxa existentes y los principales grupos extintos (marcados con una †). Nombres incluidos entre comillas indican grupos parafiléticos. Craniata agrupa los cordados que poseen estructura craneal, pero no poseen cráneo; tradicionalmente se les ha denominado vertebrados. Vertebrata agrupa los cordados que si poseen vertebras y en un sentido estricto, son los verdaderos vertebrados. (de Pough *et al.* 2005).

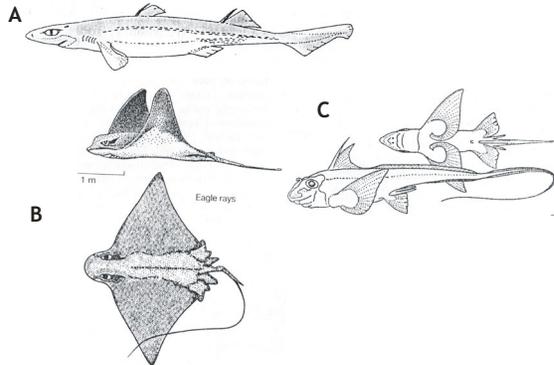
2. **Superclase Chondrichthyes** (tiburones, rayas y quimeras): el nombre Chondrichthyes dado a estos peces se debe a que ellos poseen un esqueleto cartilaginoso (*Gr.*, *chondro* = cartilago; *ichthyes* = pez). Los tiburones y las rayas forman la subclase Elasmobranchii (*Gr.*, *elasmo* = placa; *branchii*: agalla), quienes un aparato branquial diseñado en forma de placas independientes. Aunque están en el mismo grupo, los tiburones y las rayas difieren ampliamente en su morfología y hábitos de vida.
- Los tiburones son animales cilíndricos, de grandes aletas (Fig. 6A), y rápida natación. Todos, excepto el tiburón ballena de 10 m de longitud, son animales depredadores activos; el tiburón ballena es una animal filtrador de zooplancton.
  - Las rayas son animales aplanados dorsoventralmente (Fig. 6B), los cuales con frecuencia están asociados al fondo del mar (zona bentónica). Su natación es lenta, impulsada principalmente por movimientos ondulatorios de sus muy amplias aletas pectorales.



**Figura 5.** Relaciones filogenéticas de los “vertebrados” dentro del phylum Chordata. Este árbol filogenético muestra las probables relaciones entre vertebrados primitivos, incluyendo vertebrados agnatos extintos y existentes. Nombres entre comillas indican grupos parafiléticos. Los números en cada nodo del árbol indican los caracteres derivados (sinapomorfías) que distinguen cada uno de los linajes. (de Pough *et al.* 2005).

Las quimeras (también conocidos como peces rata) constituyen otro grupo de condriictios denominados como subclase Holocephalii (*Gr.*, *holos* = completo; *cephali* = cabeza), que se caracteriza por animales de formas bizarras, que poseen una sola placa branquial que se extiende sobre las cuatro aberturas branquiales. Sus cuerpos son largos, de cola delgada y cabeza robusta con grandes dientes (Fig. 6C).

Son animales bentónicos que se alimentan de crustáceos y moluscos. Los dientes robustos están adaptados para triturar el duro exoesqueleto de los invertebrados marinos de los cuales se alimenta.



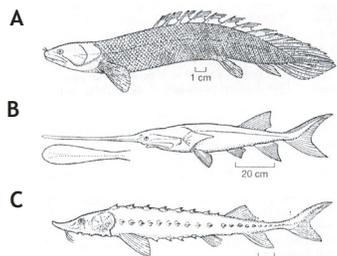
**Figura 6.** Elasmobranchii. A) vista lateral del tiburón *Etmopterus vierens*, un tiburón pequeño de 25 cm de longitud; B) vista lateral (arriba) y vista dorsal (abajo) de la raya águila *Aetobatus*; C) vista ventral (arriba) y lateral (abajo) de la quimera común *Hydrolagus colliei*. (de Pough et al. 2005).

3. **Superclase Osteichthyes** (peces óseos): los peces óseos (*Gr.*, *osteo* = hueso; *ichthyes* = pez) son animales con formas muy diversas que es imposible hacer una generalización sobre su morfología hábitos de vida. Dentro de los peces osteíctios se encuentran dos subgrupos: Clase Actinopterygii, que son los peces de aletas con radios (*Gr.*, *actino* = radio; *ptero* = aleta o ala) y la Clase Sarcopterygii (*Gr.*, *sarco* = carnoso) o peces óseos de aletas carnosas.

Los peces actinópterygios son los más diversos de todos los vertebrados (Fig. 2) y se encuentran en aguas continentales y oceánicas. Actualmente se conocen unas 27000 spp., pero hay proyectos de investigación que están describiendo entre 150-200 especies anualmente. Dentro de Actinopterygii también se reconocen otros dos grupos: subclases Chondrostei y Neopterygii

- **Chondrostei** incluye peces óseos que poseen esqueletos cartilagosos, como el pez bichir, el pez espátula y los esturiones (Fig. 7). Sin embargo, esta condición no es ancestral, sino que es una degeneración del hueso, donde la presencia de hueso si es la condición ancestral. Son peces muy antiguos.

Los bichir son peces que habitan en pantanos y ríos de África. Los esturiones son peces también continentales de gran tamaño que presentan bocas desdentadas, protusibles, utilizadas para succionar material alimenticio del bentos. Ellos son la fuente del caviar (huevos) y como tal, son especies que están en peligro de extinción debido a la sobrexplotación pesquera: a las hembras las matan para extraerlos los huevos. Los peces espátula son actualmente dos especies, una que vive en el río Mississippi en Norteamérica y otra que vive en el río Yangtzé en China. Son peces con un rostro en forma de espátula, con órganos eléctricos utilizados para localizar las presas a través de campos eléctricos.

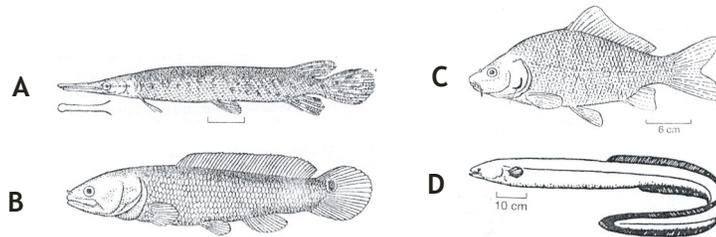


**Figura 7.** Chondrostei. A) bichir Africano *Polypterus*; B) pez espátula de Norteamérica *Polyodon spathula*; C) esturión *Acipenser*. (de Pough et al. 2005).

- **Neopterygii** incluye a todos los peces de aletas radiadas modernos. Entre estos peces hay unos mas antiguos, los **Holosteí**, que son de cuerpos cilíndricos, escamas gruesas con ganoina y mandíbulas con dientes filudos (Fig. 8A, B). Ellos agarran las presas con sus dientes y las

tragan. No poseen las especializaciones mandibulares de los peces neoptérgios avanzados, impidiéndoles usar formas de alimentación más complejas, las cuales a su vez, permitieron la gran radiación de estos últimos peces.

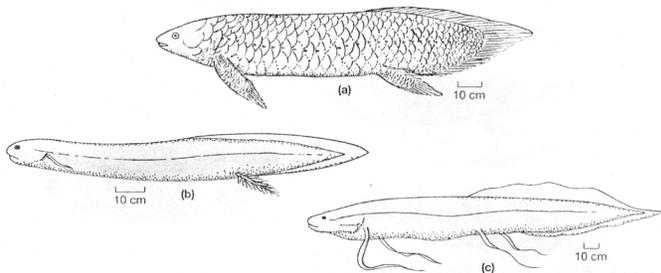
Los peces más avanzados dentro de Neopterygii son los peces **Teleostei**, los cuales si son más variados en formas corporales, tamaños, hábitos y modos reproductivos (Fig. 8C, D). Las modificaciones de su morfología y el aparato mandibular han permitido su diversificación en muchas especies, ya que se han especializado en diferentes formas de natación y alimentación.



**Figura 8.** Peces neoptérgios. A) el holósteo norteamericano de los Grandes Lagos y el río Mississippi *Amia calva*; B) el holósteo *Lepisosteus*; C) un teleósteo, la carpa común *Cyprinus carpio*; D) la anguila común *Anguilla rostrata*. (de Pough et al. 2005).

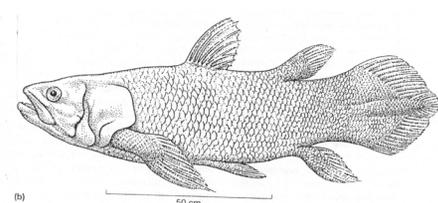
Los peces sarcoptérgios incluyen seis especies de peces pulmonados y dos especies de celacantos.

- Los peces pulmonados son peces que habitan en ríos de Australia (3 spp. del género *Neoceratodus*), África (2 spp. del género *Protopterus*) y Suramérica (1 sp. del género *Lepidosiren*) (Fig. 9). El nombre de peces pulmonados se debe a que ellos pueden respirar oxígeno atmosférico y pueden mantener cierto periodo de tiempo fuera del agua. Esto es cierto para todos ellos, excepto para las especies Australianas.



**Figura 9.** Peces pulmonados Dipnoi existentes. A) *Neoceratodus forsteri* de Australia; B) *Lepidosiren paradoxa* de Suramérica; y C) *Protopterus* de África.

- Los celacantos son los únicos sobrevivientes de un grupo de peces muy antiguos, los Actinistia, los cuales antes se consideraron parientes del grupo de peces que dio origen a los tetrápodos. Sin embargo, las evidencias recientes demostraron que los celacantos no son directos ancestros de Tetrapoda, ni emparentados con los peces ancestros de los tetrápodos. Son animales de aguas profundas. Una de las especies bien en la costa este de África (Fig. 10) y la segunda especie fue recientemente descubierta en Indonesia.

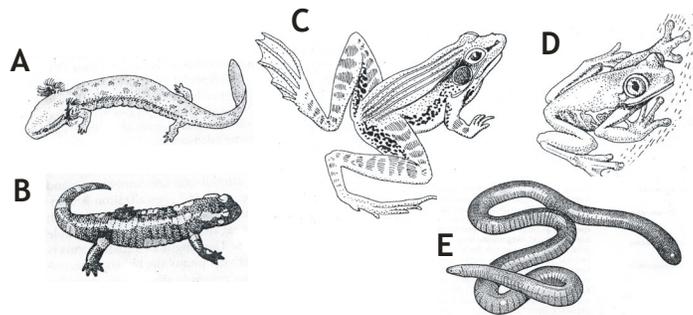


**Figura 10.** *Latimeria chalumnae*, especie de Actinistia presente en la costa este de África.

4. **Clase Amphibia** (salamandras, ranas, sapos y caecilias): los anfibios son vertebrados anamnióticos tetrápodos, es decir, están incluidos en el grupo de vertebrados con patas junto con los reptiles, aves y mamíferos, quienes son ya vertebrados amnióticos. El nombre amphibia (*Gr.*, *amphi* = doble; *bios* = vida) se debe a que como patrón básico, ellos son animales con historias de vida complejas porque tienen un periodo embrionario/larval acuático y un periodo como juvenil/adulto en el medio terrestre.

Los anfibios existentes, que realmente pertenecen a la subclase Lissamphibia (*Gr.*, *liss* = liso), son animales con pieles desnudas (sin escamas, pelos o plumas) que juegan un papel muy importante en el intercambio hídrico, iónico y gaseoso. Sin embargo, por esta condición son animales también muy vulnerables a las inclemencias ambientales: presión hídrica (deshidratación), acción de rayos UV-B y contaminación. Se reconocen actualmente tres grupos, los cuales difieren ampliamente en sus formas corporales en el estado adulto.

- **Orden Caudata:** salamandras y tritones. Animales de cuerpos casi cilíndricos, alargados, que poseen unas patas muy pequeñas y débiles (Fig. 11A, B). La mayoría de especies son terrestres y otras pocas son totalmente acuáticas.
- **Orden Anura:** ranas y sapos. Animales de cuerpos cortos, macizos, con cabezas grandes y patas traseras más largas que las patas delanteras (Fig. 11C, D). Animales adaptados principalmente para saltar, aunque algunas especies son más bien caminadoras y escaladoras.
- **Orden Gymnophiona:** caecilias. Animales largos, cilíndricos y sin patas (Fig. 11E). De hábitos principalmente subterráneos (= fosoriales), con algunas especies acuáticas. Las especies de hábitos cavadores o fosoriales no poseen ojos o si los poseen, no son funcionales.



**Figura 11.** Anfibios. A) salamandra Norteamericana *Necturus*; B) salamandra fuego europea *Salamandra*; C) rana acuática *Lithobates* de Norteamérica; D) rana arbórea *Hypsiboas*; E) caecilia *Ichthyophis*. (de Pough *et al.* 2005).

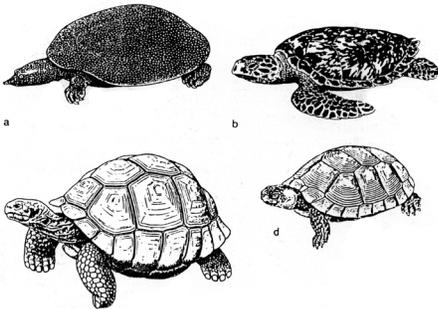
### Vertebrados amnióticos

Son los vertebrados que durante su desarrollo embrionario presentan tres membranas extraembrionarias que rodean al embrión y que son producidas por el mismo. Son los animales totalmente terrestres, ya que la presencia de tales membranas permitió que estos vertebrados en sus inicios se desligaran del medio acuático para su reproducción, como si sucede en peces y anfibios. Aunque son totalmente terrestres, existen especies marinas y dulceacuícolas, pero que deben salir al medio terrestre a colocar sus huevos (= desovar) o parir sus hijos (excepto los cetáceos -ballenas, delfines y especies relacionadas-, y los manatíes).

Todos los vertebrados amnióticos son tetrápodos, es decir, vertebrados con patas que colonizaron el medio terrestre. La condición apoda de muchos tetrápodos, como las caecilias, las lagartijas sin patas y las serpientes es una característica secundaria, ya que fue una pérdida posterior de las extremidades, a partir de un ancestro con patas.

1. **Clase Reptilia** (los “reptiles” en sentido común): los reptiles fueron el primer grupo de tetrápodos que realmente colonizó y se “apoderó” del medio terrestre. Ellos fueron los primeros en los que evolucionaron las membranas extraembrionarias. En este grupo se encuentran actualmente tres grandes grupos, todos muy distintos entre sí.

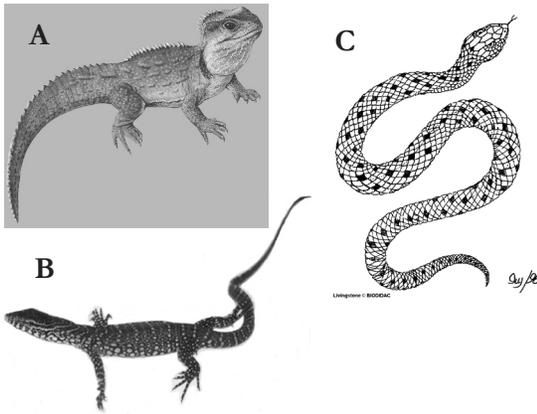
a. **Orden Testudinata:** este grupo son las tortugas marinas (con patas modificadas en remos), dulceacuícolas y terrestres. Animales fácilmente reconocibles por poseer un cuerpo encerrado en dos conchas óseas, una superior llamada caparazón, y una ventral llamada plastrón, unidas entre sí (Fig. 12). Debido a eso, ellas tienen muchas modificaciones corporales y fisiológicas asociadas con la concha. Por ejemplo, la columna vertebral está fusionada al caparazón y las cinturas pectoral y pélvica están dentro de las costillas.



**Figura 12.** Diversidad de tortugas. A) *Trionix*, tortuga acuática (nótese las patas palmeadas para una locomoción natatoria); B) *Caretta*, tortuga marina (nótese las extremidades modificadas en forma de remos); C) *Geochelone*, tortuga totalmente terrestre (nótese la robustez de las patas); y D) *Trachemys*, tortuga semiacuática (nótese las patas desarrolladas para locomoción terrestre, pero no tan robustas como en *Geochelone*, ni tan modificadas para la natación como en las tortugas acuática y marina). (de Hairston 1994).

b. **Subclase Lepidosauria:** son los reptiles con escamas (*Gr.*, *lepidó* =escama; *saur* = lagarto). Son actualmente el grupo más grande de reptiles vivos. Dentro de este grupo se reconocen dos órdenes: Rhynchocephalia y Squamata.

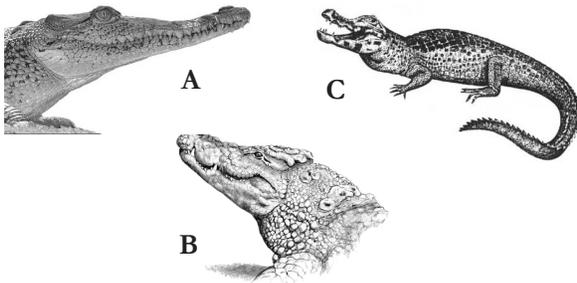
- **Orden Rhynchocephalia:** actualmente son dos especies muy antiguas de lagartos: los tuatara del género *Sphenodon* (Fig. 13A). Viven en las islas de Nueva Zelanda. Fueron un grupo muy diverso en la Era Mesozoica
- **Orden Squamata:** son el grupo más diverso de lepidosaurios e incluye a los lagartos y serpientes
  - ✓ **Suborden Sauria:** incluye a los lagartos y lagartijas (diferencia solo en cuanto a tamaño: los primeros son los de mayor tamaño). Animales de cuerpos largos con cuatro extremidades (Fig. 13B), excepto las amphisbaenas, que son lagartos fosoriales sin patas, más parecidos a serpientes que a lagartos.
  - ✓ **Suborden Serpentes:** incluye reptiles escamados que en el transcurso de su evolución perdieron en forma secundaria sus extremidades (Fig. 13C). Prueba de esa pérdida son los reductos que se encuentran en la cintura pélvica de los boídos (boas, pitones y anacondas). Animales que a pesar de la ausencia de patas, son reptiles muy especializados.



**Figura 13.** Diversidad de lepidosaurios. A) *Sphenodon*, la tuátara de Nueva Zelanda; B) *Varanus*, lagarto monitor de las islas del pacífico sur, representante de Sauria; C) dibujo general de una serpiente.

- c. Subclase Archosauria: en esta subclase se encuentra el Orden Crocodylia como único representante de los reptiles arcosaurios (las aves también son arcosaurios, pero no se incluyen dentro del grupo tradicionalmente llamado “reptiles” -ver explicación abajo).

Dentro de Crocodylia están los cocodrilos, los caimanes y los gaviales, animales muy antiguos en la historia evolutiva de los vertebrados. Actualmente existen sólo 23 especies, todas de hábitos semiacuáticos, que viven en ríos (la mayoría) o en los esteros (muchos caimanes) y áreas litorales, como el cocodrilo poroso, *Crocodylus porosus*, de Australia. Animales todos cazadores, de hocicos largos, provistos de muchos y grandes dientes (Fig. 14). Los cocodrilos no poseen escamas, sino placas epidérmicas en su piel. También es común la presencia en su piel de huesos de origen dérmico llamados **osteódermos**, que proveen al animal de una fuerte armadura. Son animales que exhiben cuidado parental.



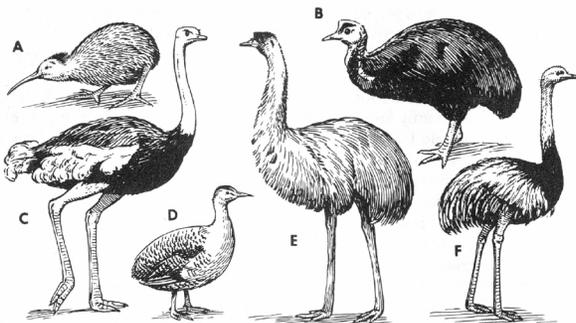
**Figura 14.** A) vista lateral de cocodrilo; B) *Caimán cocodrilus*; C) detalle del rostro de un caimán: nótese el rostro más corto y truncado respecto al cocodrilo.

2. **Clase Aves**: este es el otro grupo de descendientes de Archosauria y emparentado con cocodrilos y dinosaurios. Aves son un linaje de dinosaurios en los que evolucionó el vuelo con plumas en el periodo Jurásico de la Era Mesozoica. Existen más de 9000 spp. actuales y la característica más notable es la presencia de plumas (aunque no son exclusivas de las aves) y la modificación de las extremidades anteriores para el vuelo (Fig. 15). También poseen otras especializaciones corporales y fisiológicas que han sido producto de la evolución del vuelo: sistema respiratorio, reproductivo y sanguíneo.



**Figura 15.** Aves. Izquierda, pájaro playero con las alas abiertas. Derecha, ala típica desplegada, la característica más notable de estos vertebrados, mostrando los diferentes tipos de plumas que la conforman.

- Las plumas no son una característica que apareció luego del desarrollo del vuelo, sino que es una característica más antigua a éste. Las plumas aparecieron en los reptiles dinosaurios terrestres, los cuales no tenían la capacidad de volar.
  - ✓ Este desfase entre el tiempo de aparición del vuelo y el tiempo de aparición de las plumas ilustra que **la función de una característica en una especie existente no es necesariamente la misma función original en sus ancestros** (esto es lo que se denomina en evolución una **exaptación**).
    - ❖ Es decir, la utilidad actual de las plumas no es la misma cuando se originaron.
      - Al parecer, la función original de las plumas fue conferir protección y aislamiento térmico, para retener el calor interno producido por el metabolismo.
      - La función de las plumas en el vuelo es una condición secundaria.
- Existen aves no voladoras y voladoras. Las primeras son las más antiguas y entre ellas están los avestruces, el ñandú, el casuario, el emú y los pingüinos; entre las aves recientes, los tinamús suramericanos son también aves que no pueden volar (Fig. 16).

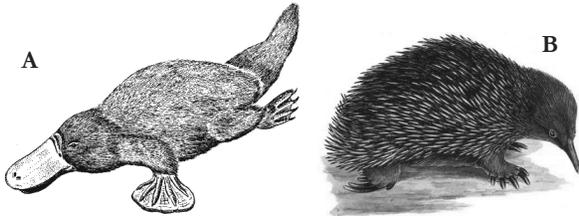


**Figura 16.** Diversidad de aves no voladoras. A) *Apterix*, el kiwi, ave emblemática de Nueva Zelanda; B) el casuario Australiano; C) *Struthio*, el avestruz africana; D) *Tinamus*, el tinamú suramericano; E) el emú Australiano; y F) el ñandú suramericano. (de Romer & Parsons 1981).

3. **Clase Mammalia:** en este grupo se encuentran los mamíferos (*Gr.*, *mamma* = teta), los cuales se originaron al final de la Era Paleozoica, casi al mismo tiempo que empezaron a evolucionar los reptiles (incluyendo las aves). Aquí también se encuentran diversas formas de vertebrados, que poseen y **comparten tres caracteres derivadas principales:** 1) pelo; 2) tres huesecillos óticos (en el oído interno); y 3) producción de leche a partir de glándulas mamarias. Sin embargo, aunque comparten

esos caracteres, se pueden diferenciar dos grandes grupos que se distinguen entre si por su modo reproductivo.

- A. Subclase Prototheria (mamíferos monotremas): estos son los mamíferos que se reproducen ovíparamente (colocan huevos). Los ornitorrincos y los equidnas (Fig. 17) son monotremas y son endémicos de la región Australiana.

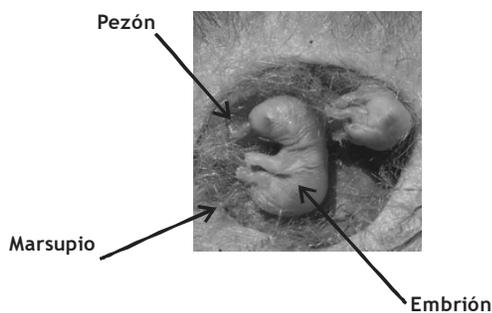


**Figura 17.** Prototheria. A) *Platypus*, el ornitorrinco presente en la región Australiana; B) *Tachyglossus*, el equidna presente en las islas de Tasmania.

- B. Subclase Theria (mamíferos placentarios): son los mamíferos en los cuales el embrión se desarrolla dentro de una placenta, en el interior de la madre, que es producto de la fusión y modificación de las membranas alantoides y el corion. Todos son animales vivíparos. Sin embargo, entre los placentarios se encuentran dos grupos diferenciados por el tipo de placentación, el tiempo de gestación del embrión y el grado de desarrollo del mismo.

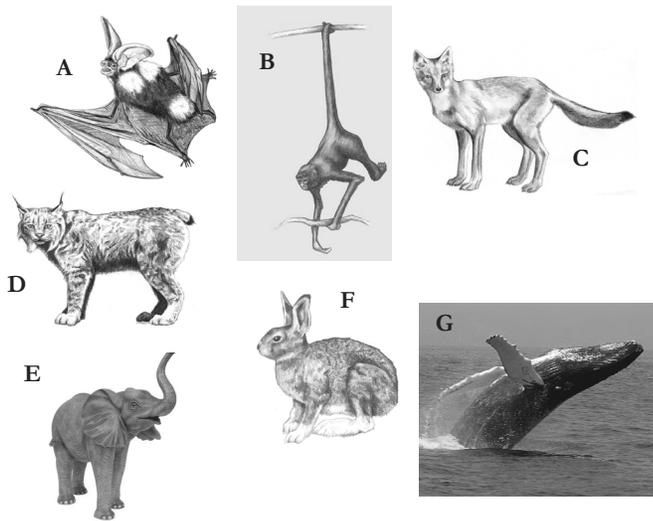
- I. Infraclasse Metatheria (marsupiales): estos son animales que presentan una bolsa abdominal denominada **marsupio** (excepto marsupiales suramericanos). Sus embriones se desarrollan dentro de la madre por poco tiempo. Este poco tiempo (semanas) se debe a que el embrión no se implanta en la pared uterina (en el endometrio) y por lo tanto, hay poca nutrición del embrión por parte de la madre antes del nacimiento.

Debido a lo anterior, los embriones son paridos en un estado muy temprano de desarrollo (inmaduros) y ellos se trasladan hasta el marsupio, donde se sujetan a un pezón y allí terminan su desarrollo embrionario (Fig. 18). Ejemplos: canguros, koalas, demonio de Tasmania, wombats, zarigüeyas, marmosas. Los marsupiales son la fauna de mamíferos dominante en la región Australiana.



**Figura 18.** Embriones de 15 días de nacidos de la chucha *Didelphis marsupialis*, presente en el Neotrópico. Los embriones están el marsupio amamantándose.

- II. Infraclasse Eutheria (verdaderos placentarios): son el grupo de mamíferos más numeroso y diverso (Fig. 19). Los embriones también se desarrollan dentro del útero de la madre, pero a diferencia de los marsupiales, en los euterios el embrión si se implanta en el endometrio vía placentación. Entonces se inicia una comunicación directa con la madre a través del cordón umbilical, por el cual se alimenta el feto, se realiza el intercambio gaseoso y se hace la remoción de desechos. En los euterios, el periodo de gestación es notablemente mas largo que en los marsupiales.



**Figura 19.** Diversidad de mamíferos euterios. A) murciélago; B) primate; C) zorro; D) lince; E) elefante; F) liebre y G) ballena jorobada.

Los neonatos son paridos con un estado avanzado de desarrollo, tanto que algunos pueden valerse por si mismos, aunque deben estar algún tiempo con la madre mientras termina el periodo de lactancia y la pubertad.

En cuanto al tiempo de gestación y de lactancia, los marsupiales y los euterios también se distinguen por la variación de estos tiempos entre ellos (Fig. 20).



**Figura 20.** Diferencias entre el tiempo de gestación y lactancia entre mamíferos marsupiales y placentarios verdaderos.

**Bibliografía**

- Hairston, N.G., Sr. 1994. Vertebrate zoology. An experimental field approach. Cambridge University Press. New York. 347 pp.
- Hickman, C.P., Jr., Roberts, L.S., Larson, A. & I´Anson, H. 2004. Integrated Principles of Zoology. McGraw Hill, New York. 872 pp.
- Martin, R.E., Pine, R.H. & DeBlase, A.F. 2001. A manual of mammalogy. With keys to families of the world. McGraw-Hill Co., New York. 320 pp.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, A.L. & Wells, K.D. 2001. Herpetology. Prentice Hall, New Jersey. 612 pp.
- Pough, F.H., Janis, C.M. & Heiser, J.B. 2005. Vertebrate life. Pearson Prentice Hall, New Jersey. 684 + appendages pp.
- Proctor, N.S. & Lynch, P.J. 1993. Manual of ornithology. Avian structure and function. Yale Univ. Press. 340 pp.
- Romer, A.S. & Parsons, T.S. 1981. Anatomía comparada. 5ª ed. Nueva Editorial Interamericana. México D.F. 428 pp.

## Unidad 3

# Estructura básica

---

### 3.1. Organización jerárquica de la complejidad animal

Entre los diferentes grupos de organismos unicelulares y metazoarios se reconocen cinco grados principales de organización y cada grado es más complejo que el precedente, y esta construido de una manera jerárquica. Estos grados de organización son:

1. Grado protoplasmático de organización: este tipo de organización se encuentra en los organismos unicelulares (e.g., amebas, euglena, *Plasmodium*; Fig. 1). Todas las funciones vitales son desempeñadas por una única célula. Dentro de la célula existen organelas que realizan las funciones especializadas (e.g., mitocondrias → respiración; ribosomas → síntesis de proteínas; núcleo → controla las funciones de las otras organelas).
2. Grado celular de organización: este grado es simplemente una agregación de células que desempeñan funciones distintas (división del trabajo). No hay formación de tejidos (células organizadas que realizan funciones similares). Se presenta en algunos protozoarios como los volvócidos, donde se encuentran células somáticas (estructura del cuerpo y nutrición) y células reproductoras (Fig. 1). Los poríferos (esponjas; Fig. 1) son también un ejemplo de este tipo de organización. Las células no pueden vivir independientemente, pero no están organizadas.
3. Grado celular-tisular de organización: hay una agregación de células según patrones definidos, formando tejidos. Los cnidarios (hidras, medusas, pólipos coralinos, anemonas; Fig. 1) son el ejemplo mas basal de este tipo de organización. Aunque se mantienen algunas células dispersas en su parénquima, se presentan tejidos como la red nerviosa, donde las células nerviosas y sus prolongaciones tienen un autentica estructura tisular, con funciones de coordinación.
4. Grado tisular-órganos de organización: el siguiente paso en la evolución animal fue la agregación de tejidos formando órganos. En muchos casos, los órganos están formados por más de un tejido. Esos órganos, por supuesto, desempeñan funciones mas especializadas dado que pueden realizar funciones múltiples que una vez cumplieron los tejidos independientemente. Los platelmintos (planarias, trematodos, tenias; Fig. 1) son un grupo basal en este tipo de organización. Hay desarrollo de órganos fotosensibles, órganos reproductores, ganglios nerviosos, entre otros.
5. Grado órganos-sistemas de organización: en este nivel jerárquico se presenta una labor unificada de varios órganos para realizar determinadas funciones. Esos distintos órganos trabajando en conjunto componen sistemas funcionales. Estos sistemas están asociados con las funciones básicas del organismo (e.g., respiración, circulación, reproducción, digestión). Los gusanos nemertinos (Phylum Nemertea; Fig. 1) y los demás Phyla de invertebrados y vertebrados presentan este tipo de órganos. En Nemertea se encuentra un sistema digestivo completo separado del sistema circulatorio.

#### Complejidad y tamaño corporal

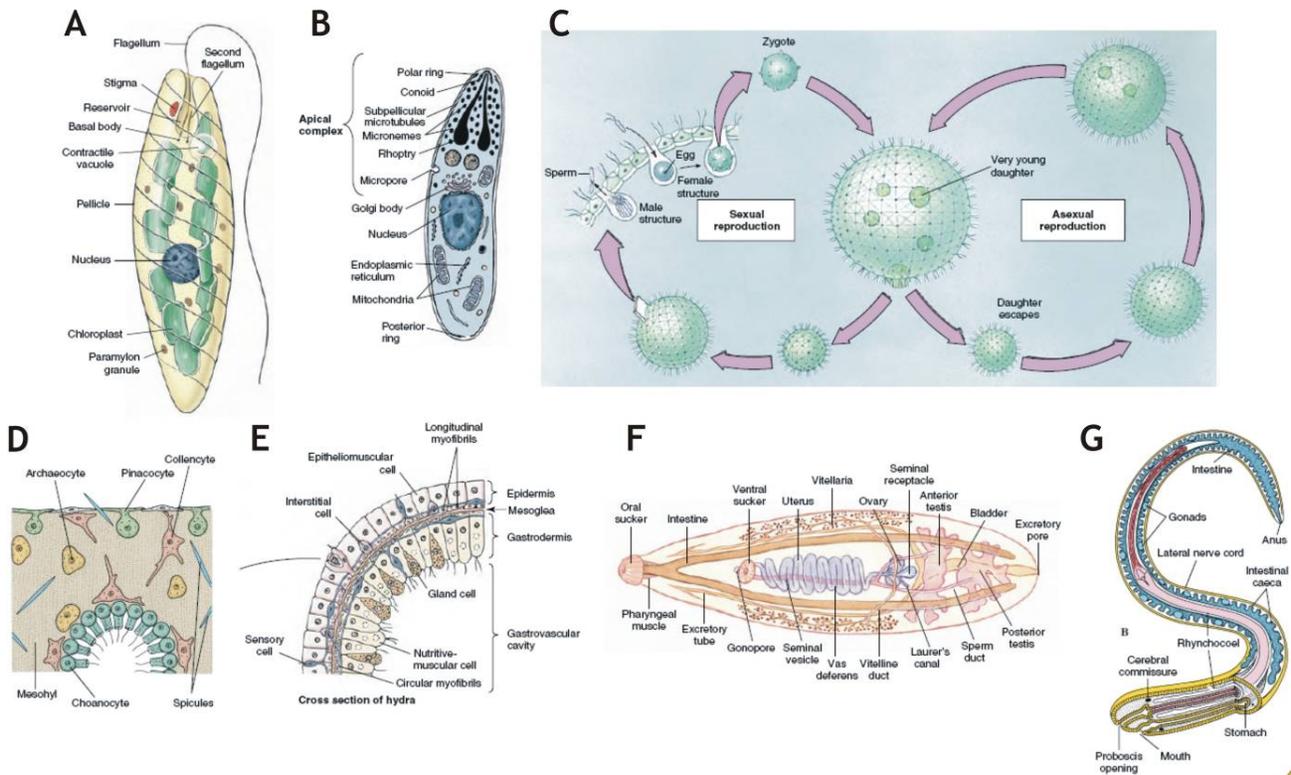
El tamaño corporal es una consideración importante en el diseño de los animales. Los grados más complejos de organización en metazoarios permiten y en alguna extensión, promueve la evolución de un tamaño corporal grande (Fig. 2). El tamaño grande trae varias consecuencias físicas y ecológicas importantes para un organismo. A medida que el animal se vuelve más grande, la **superficie corporal** incrementa mucho más lento que el **volumen corporal** porque la superficie incrementa como un producto del cuadrado de la longitud

corporal ( $L^2$ ), mientras que el volumen (y por lo tanto, la masa corporal) incrementa tres veces la longitud corporal ( $L^3$ ).

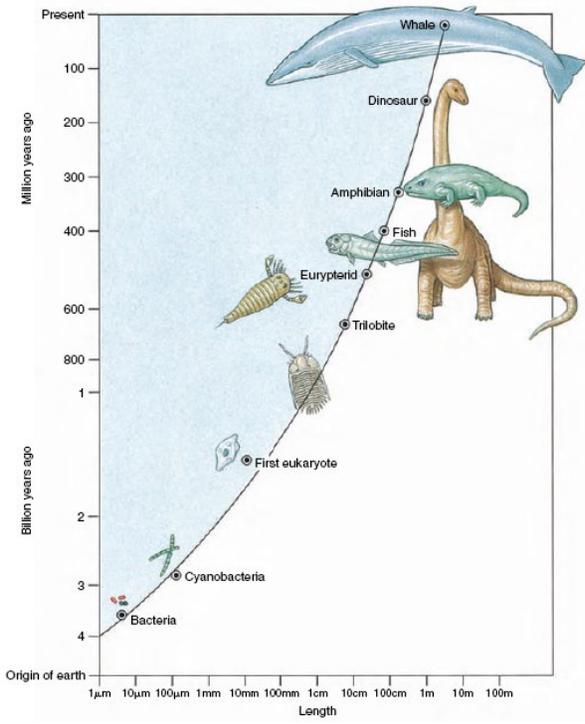
- En otras palabras, un animal grande tendrá menor área de superficie en relación a su volumen, respecto a la misma relación en un animal pequeño de la misma forma.

**Consecuencias:** el área superficial de un animal grande puede ser inadecuada para la respiración y la nutrición de las células, las cuales están muy profundas en el cuerpo. Entonces, hay dos posibles soluciones a este problema:

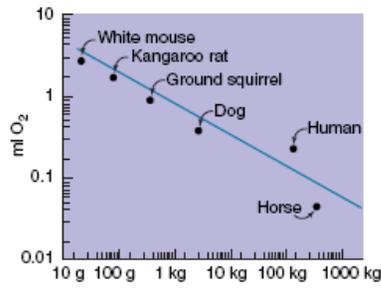
1. Una solución es plegar o invaginar la superficie corporal para incrementar el área superficial o aplanar el cuerpo en forma de cinta o de disco para que los espacios internos no estén alejados de la superficie. Esto es lo que hicieron los gusanos planos platelmintos.
  - La ventaja de esta opción es que el cuerpo se puede volver mas grande, pero sin incrementar la complejidad interna.
2. La otra solución, que fue adoptada por la mayoría de animales metazoarios, es desarrollar sistemas de transporte interno, para llevar nutrientes, gases y productos de desecho entre células y el ambiente externo.



**Figura 1.** Niveles de organización en la complejidad orgánica animal. (A-B) *Euglena* y un esporozoito de un protozario apicomplejo muestran el grado de organización protoplasmático, donde una única célula presenta todas las funciones vitales realizadas por las organelas (e.g., la vacuola contráctil se encarga de la función excretora); (C-D) un volvócido y una esponja (en corte sagital) representan el grado de organización celular, con una serie de células no organizadas en tejidos, pero que si desempeñan cada una función única; (E) un corte sagital de una hidra (Phylum Cnidaria) muestra el grado celular-tejidos, donde las células se han agrupado por tipos y desempeñan funciones especializadas, como el plexo nervioso de los cnidarios constituido por células sensoriales; (F) un platelminto es la representación del grado tejidos-órganos, en el cual algunos tejidos han formado órganos como los reproductivos (ovario y testículos); (G) *Amphiporus*, del Phylum Nemertea, es una indicación del grupo mas basal de organismos que poseen un grado de organización órganos-sistemas, donde ya los órganos se han coordinado para cumplir funciones vitales y aparecen sistemas como el sistema digestivo.



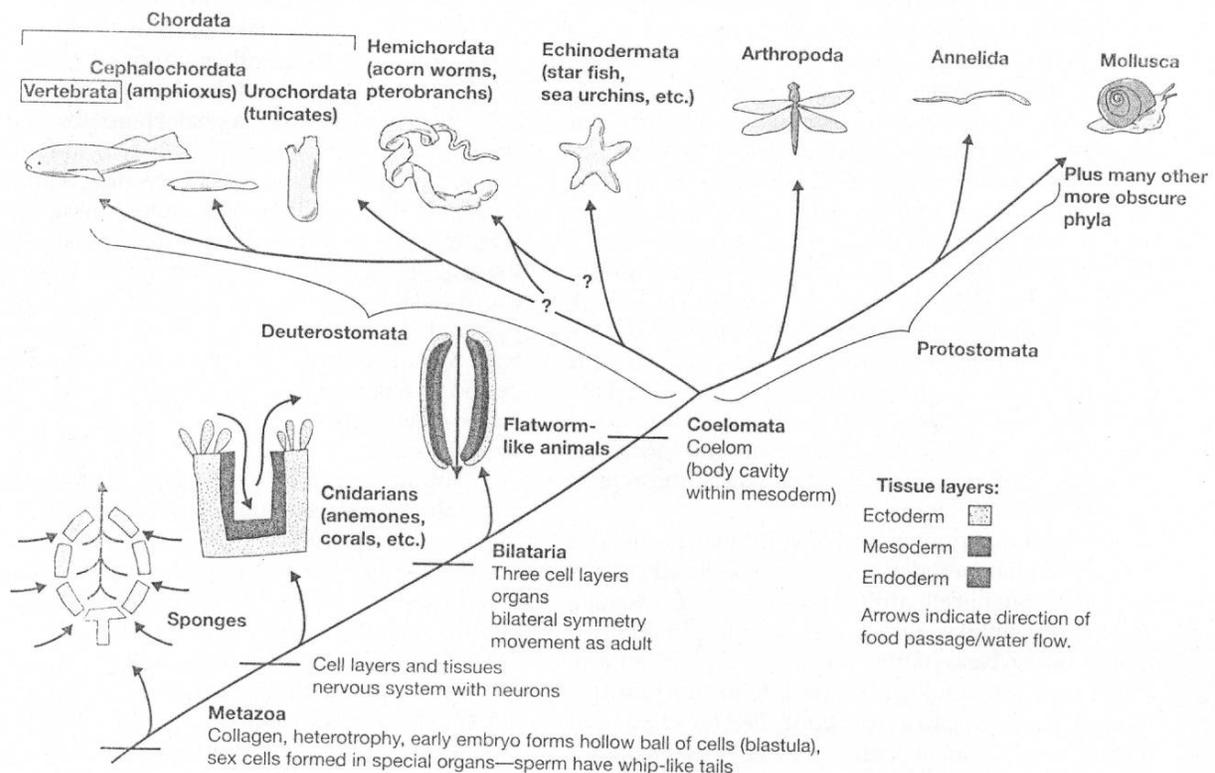
**Figura 2.** Grafica que muestra la evolución del incremento del tamaño (longitud) en organismos en diferentes periodos de la vida en la tierra. Note que ambas escalas son logarítmicas (con el fin de reducir la varianza en los tamaños entre los distintos organismos). (de Hickman *et al.* 2004)



**Figura 3.** Costo neto del correr en mamíferos de varios tamaños. Cada punto representa el costo (medido por la tasa de consumo de oxígeno) de mover 1 g de masa en 1 km. El costo se reduce con el incremento en tamaño corporal. (de Hickman *et al.* 2004)

## Características embrionarias de la clasificación

Una clasificación primaria de los animales se hizo con base en una divergencia evolutiva relacionada con la división celular y el desarrollo embrionario. Tal divergencia ocurrió muy temprano en la filogenia de los metazoarios, especialmente en aquellos de simetría bilateral, que son todos los Phyla incluyendo PLatyhelminthes y siguientes (Fig. 4). La divergencia temprana en los metazoarios bilaterales (clado Bilateria) produjo dos grandes grupos de animales: los protostómados (todos animales invertebrados) y los deuterostómados (algunos grupos de invertebrados y los cordados).



**Figura 4.** Filogenia simplificada del reino animal. Hay actualmente casi un total de 30 phyla (e.g., Chordata, Echinodermata, Annelida). Aproximadamente otros 15 phyla se reconocen existieron a principios de la Era Paleozoica y se extinguieron al final del periodo Cámbrico. Aquí se muestra como en los diferentes Phyla evolucionaron las diferentes características relacionadas con la aparición de las capas de tejidos germinales (animales diblásticos y triblásticos), la simetría corporal (Radiata y Bilateria), las cavidades corporales (Coelomata), y la forma en que se origina la boca (Protostomata y Deuterostomata). (de Pough *et al.* 2005).

1. **Protostomata:** en este linaje sucede que durante la etapa embrionaria de gástrula, el blastóporo (abertura del embrión hacia su interior) es el inicio de la formación de la boca y luego más tarde en la embriogénesis se forma el ano (Fig. 5). Los protostómados, o “animales de boca primaria” incluye a los anélidos, nemertinos, platelmintos, moluscos (Excepto los cefalópodos), artrópodos y otros.
2. **Deuterostomata:** en este grupo, durante la gastrulación, el blastóporo inicia el desarrollo del ano y la boca se forma secundariamente (Fig. 5). Los animales deuterostómicos son los equinodermos, quetógnatos, lofoforados, cefalópodos, hemicordados y los cordados.

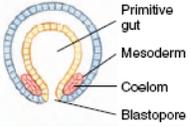
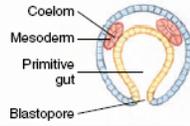
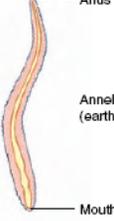
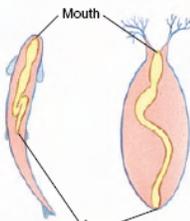
PROTOSTOMES		DEUTEROSTOMES	
	Spiral cleavage Cleavage mostly spiral	Cleavage mostly radial	
	Cell from which mesoderm will derive Endomesoderm usually from a particular blastomere designated 4d	Endomesoderm from enterocoelous pouching (except chordates)	Endomesoderm from pouches from primitive gut
	Primitive gut Mesoderm Coelom Blastopore In coelomate protostomes the coelom forms as a split in mesodermal bands (schizocoelous)	All coelomate, coelom from fusion of enterocoelous pouches (except chordates, which are schizocoelous)	
	Anus Mouth from, at, or near blastopore; anus a new formation  Annelid (earthworm) Embryology mostly determinate (mosaic)  Includes phyla Platyhelminthes, Nemertea, Annelida, Mollusca, Arthropoda, minor phyla	Anus from, at, or near blastopore, mouth a new formation  Embryology usually indeterminate (regulative)  Includes phyla Echinodermata, Hemichordata, Chaetognatha, Phoronida, Ectoprocta, Brachiopoda, Chordata	

Figura 5. Criterios básicos para distinguir entre las divisiones de los animales bilaterales. (de Hickman *et al.* 2001)

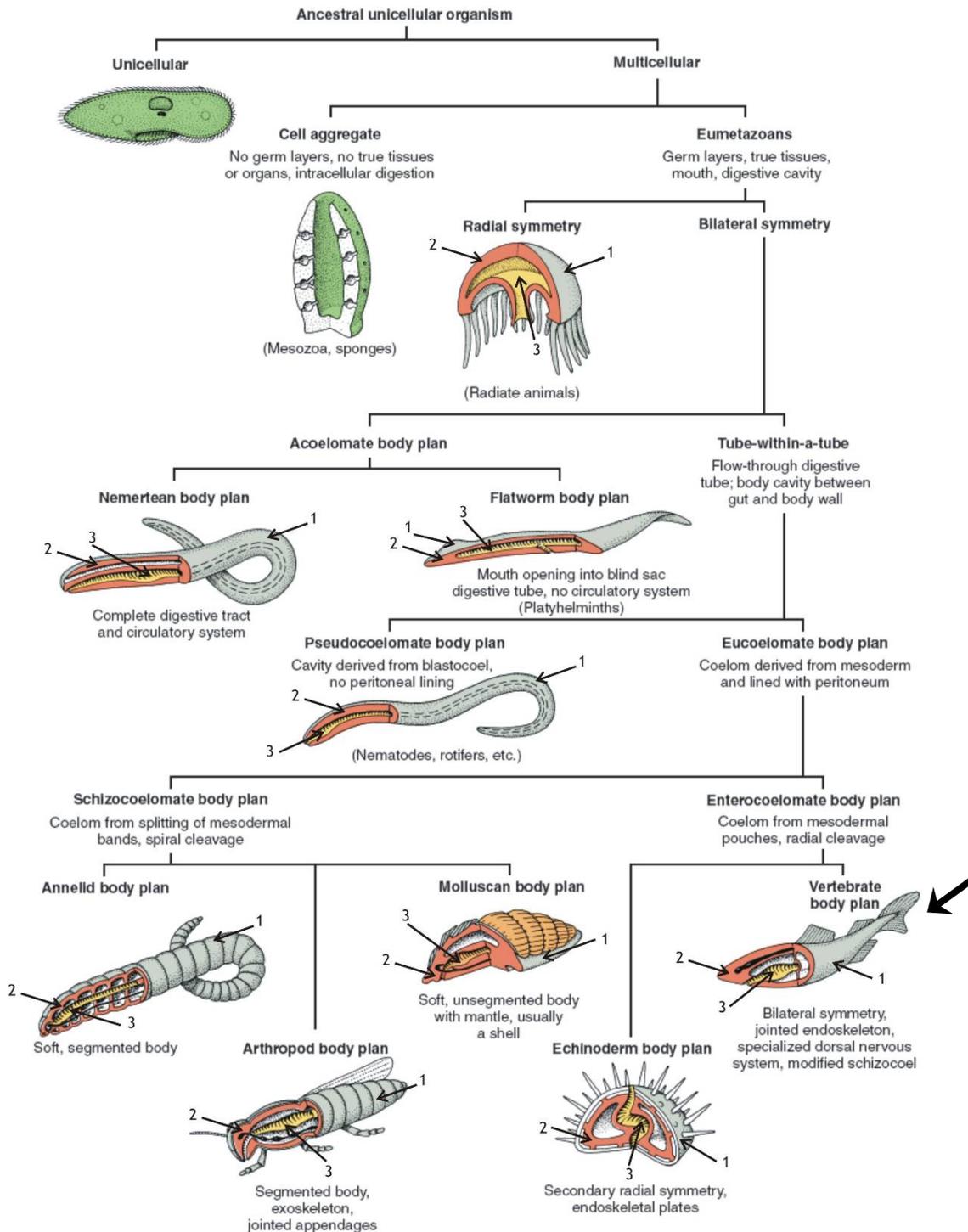
En cuanto a la arquitectura corporal de los animales, primero ocurrió la multicelularidad y sus diferentes grados de organización. Luego en su orden, se origino la simetría radial y la simetría bilateral (Fig. 4). En la simetría bilateral primero fue el diseño de tubo como en los animales acelomados (que no presentan celoma; e.g., los platelmintos) y luego el diseño de “tubo dentro de un tubo”, originando los animales celomados (Coelomata: pseudocelomados y eucelomados) (Fig. 6).

### Simetría animal

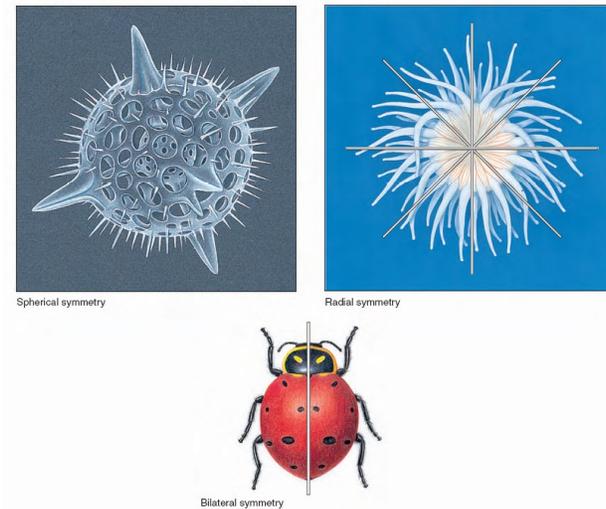
La simetría animal trata del equilibrio de las proporciones o correspondencia en tamaño y forma de las partes o estructuras situadas en lados opuestos de un plano de simetría. Existen tres tipos de simetría:

1. **Simetría esférica:** significa que cualquier plano que pase por el centro del cuerpo del animal lo divide en mitades equivalentes o especulares (de espejo) (Fig. 7). Simetría típica de algunas formas unicelulares y son formas mejor adaptadas a la flotación o al desplazamiento por rotación.
2. **Simetría radial:** esta aplica a animales que pueden ser divididos en mitades iguales por más de dos planos atravesando el eje longitudinal (Fig. 7). Es típico de poríferos, cnidarios y ctenóforos, los cuales son animales sésiles, flotadores pasivos o débiles nadadores. Los animales radiados no tienen cara frontal ni posterior, y por lo tanto, pueden interactuar con su ambiente en cualquier dirección y una ventaja de estos en animales sésiles o flotadores es que pueden atrapar sus presas desde cualquier dirección de donde provengan.
  - Los animales equinodermos (Phylum Echinodermata), aunque son animales de simetría radial en el estado adulto, ellos son primariamente bilaterales, visto en el tipo de simetría que presentan sus larvas.
3. **Simetría bilateral:** aplica a animales que pueden ser divididos a lo largo de su plano sagital en dos porciones especulares, mitades derecha e izquierda (Fig. 7). La aparición de la simetría bilateral en la evolución animal fue una innovación importante, debido a que los animales bilaterales están mejor

acondicionados para el movimiento direccional hacia adelante que los animales de simetría radial. La bilateralidad esta fuertemente asociada con la cefalización, que fue el desarrollo del sistema nervioso de control en la parte anterior -cabeza- del animal.



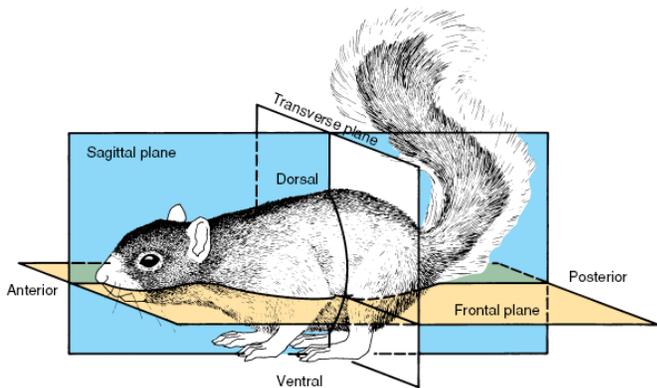
**Figura 6.** Patrones arquitectónicos de los animales. Estos arquetipos básicos han sido diversamente modificados a lo largo de la evolución para adaptar a los animales a una gran variedad de hábitats. El ectodermo aparece en la figura como 1, el mesodermo como 2 y el endodermo como 3. La flecha indica el patrón observado en los cordados (de Hickman *et al.* 2004).



**Figura 7.** Simetría animal. Los animales ilustrados muestran la simetría esférica (arriba izquierda), radial (arriba derecha) y la bilateral (abajo centro). (de Hickman *et al.* 2004)

### Planos estructurales en vertebrados

Los cuerpos animales con simetría bilateralidad poseen regiones y planos de orientación, ya que ellos pueden ser seccionados de diversas maneras y en distintos ángulos. Es importante reconocer las regiones y los planos de corte de los cuerpos para entender las descripciones animales que se hacen basándose en la terminología estructural. Las regiones son (Fig. 8):



**Figura 8.** Los planos de corte tal y como aparecen en un animal de simetría bilateral. (de Hickman *et al.* 2004)

1. Anterior: es la región hacia la cual se desplaza el animal e indica el extremo cefálico o la cabeza.
2. Posterior: es el extremo opuesto (caudal) a la región anterior o donde se encuentra el ano del vertebrado.
3. Dorsal: es la región superior del animal o el dorso.
4. Ventral: indica la región anterior o el abdomen.
5. Lateral: indica los lados del cuerpo.
6. Proximal y distal: indican, respectivamente, aquellas regiones del cuerpo mas cercanas o mas alejadas del centro del cuerpo en un plano sagital o transversal.

7. Pectoral: en vertebrados designa la región del pecho o la soportada por las extremidades anteriores (animales cuadrúpedos) o superiores (animales bípedos, como el hombre).
8. Pélvica: en vertebrados designa la región de las caderas o el área sobre las extremidades posteriores (animales cuadrúpedos) o inferiores (animales bípedos, como el hombre).

En animales de posición horizontal (cuadrúpedos), las regiones nombradas aplican perfectamente, pero en animales de posición vertical o bípedos, las regiones son algo distintas:

- La región cefálica o anterior en animales cuadrúpedos es en animales bípedos se denomina región inferior.
- La región posterior o caudal de cuadrúpedos es en animales bípedos la región inferior.
- La región dorsal o dorso de cuadrúpedos es la región posterior en bípedos.
- La región ventral o abdominal de animales de posición horizontal es la región anterior en los bípedos.

Los planos de corte son (Fig. 8):

1. Plano frontal: divide al cuerpo bilateral en posición longitudinal en dos mitades, dorsal y ventral.
2. Plano sagital: divide al animal bilateral en posición longitudinal en dos mitades, izquierda y derecha. Este plano forma un ángulo de  $90^\circ$  con el plano frontal.
3. Plano transversal: divide al cuerpo bilateral en posición longitudinal en dos mitades, anterior y posterior. Este plano contiene a los planos frontal y sagital simultáneamente en forma perpendicular.

### Cavidades corporales internas

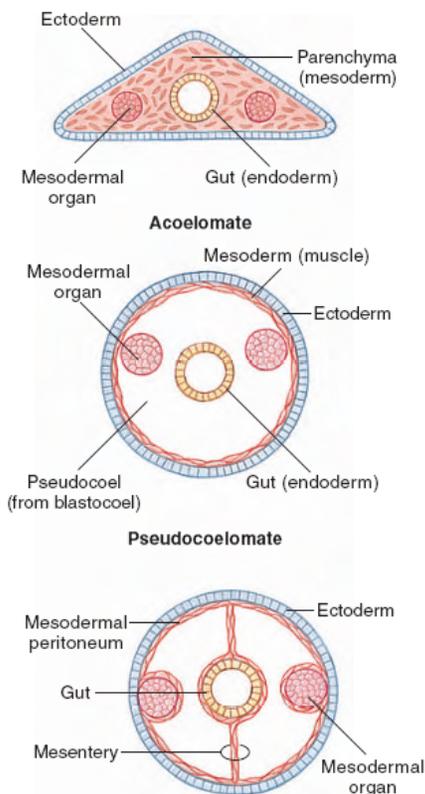
Otra innovación evolutiva importante en los animales bilaterales fue el desarrollo de un espacio lleno de fluido que rodea al intestino, que se denomina **celoma**. Tal espacio o cavidad, sea un pseudoceloma o un euceloma, provee un arreglo corporal de “tubo dentro de un tubo” (Fig. 6), que permite una mayor flexibilidad de la cavidad corporal. Un pseudoceloma o un euceloma también proveen otras ventajas:

- Da mayor disponibilidad de espacio para los órganos internos o viscerales.
- Permite que los animales puedan alcanzar un mayor tamaño y complejidad corporal, al dejar una mayor superficie expuesta para los intercambios celulares.
- Funciona como un esqueleto hidrostático que permite actividades como la traslación y la excavación.

Estas ventajas en conjunto fueron muy importantes para el avance evolutivo, en términos de radiación de especies, de los animales bilaterales con celoma. De acuerdo a la ausencia/presencia de celoma, los animales bilaterales se clasifican en tres grupos: acelomados, pseudocelomados y eucelomados (Fig. 9).

1. Acelomados: son aquellos que no poseen cavidad corporal alrededor del tubo digestivo. En estos, el espacio que existe entre la epidermis (ectodermo) y el tubo digestivo (endodermo), es un “mesodermo” en forma de masa esponjosa de células de relleno denominada **parénquima**.

2. **Pseudocelomados:** estos animales (e.g., nematodos) presentan una cavidad que rodea el tubo digestivo, pero no hay una delimitación de esta cavidad por un peritoneo mesodérmico, el cual es una capa de tejido conectivo.
3. **Eucelomados:** el resto de animales bilaterales, desde el Phylum Annelida, poseen un verdadero celoma que esta tapizado por el peritoneo mesodérmico. Además, están provistos de mesenterios en los que quedan suspendidos los órganos viscerales.



**Figura 9.** Diseños corporales acelomado (arriba), pseudocelomado (centro) y eucelomado (abajo). (de Hickman *et al.* 2004)

### Segmentación o metamería

La segmentación corporal o **metamería** de los animales bilaterales como los anélidos, artrópodos y los cordados, fue otro de los avances evolutivos en este linaje de metazoarios.

- La metamería es la repetición serial de segmentos corporales similares a lo largo del eje longitudinal del cuerpo. Cada segmento es denominado un metámero o sómito. En los anélidos es donde se observa muy claramente esa repetición de segmentos corporales.
  - ✓ El arreglo metamérico incluye tanto las estructuras internas o externas de varios sistemas corporales. Hay repetición de músculos, vasos sanguíneos, nervios y setas para la locomoción. Algunos otros órganos, como los reproductivos, pueden ser repetidos solo en algunos sómitos.
  - ✓ En algunos animales, como los vertebrados, los cambios evolutivos en la forma del cuerpo han oscurecido mucho el patrón segmentado del cuerpo (= no se observan las divisiones) a simple vista.

El metamérismo, como un evento significativamente evolutivo, permitió una mayor movilidad del cuerpo y mayor complejidad en la estructura y la función corporal. La importancia del metamérismo radica en que hizo posible movimientos independientes y separados en los distintos sómitas.

- Los movimientos independientes de estas estructuras en las diferentes partes del cuerpo pudo haber jugado un papel importante de valor selectivo sobre un sistema nervioso más sofisticado para el control de los movimientos, produciendo consecutivamente una mayor elaboración del sistema nervioso central.

### Cefalización

La diferenciación de la cabeza es denominada **cefalización** y es propia de los animales simétricamente bilaterales. Esto es la concentración de tejidos nerviosos y órganos de los sentidos en la cabeza y confirió ventajas obvias a un animal que se desplaza autónomamente hacia el frente con la cabeza adelante.

- La posición de los órganos sensoriales en la región anterior es la manera más eficiente de tener una mayor percepción del ambiente y de responder a los estímulos que éste ofrece.

Usualmente la boca de un animal también está localizada en la cabeza, ya que la mayoría de las actividades de los animales es procurarse alimento, y para esta actividad se necesita una complejidad de movimientos previos a y durante la consecución del alimento. Tales movimientos requieren una coordinación nerviosa compleja y un control del ambiente.

### Tipos de tejidos

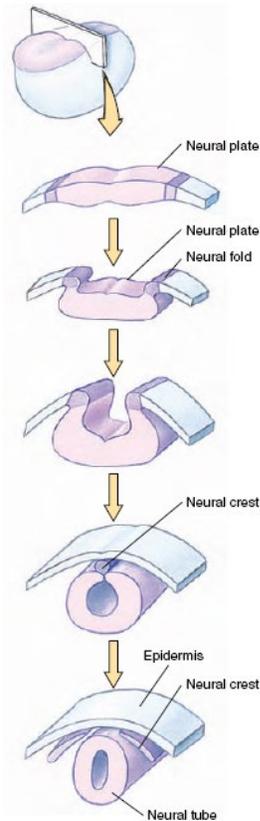
Como ya se vio en la diferenciación de los grados de organización de la complejidad organizmática, los tejidos son una innovación que apareció temprano en la evolución animal en la Era Paleozoica.

- Un tejido es en sí, un grupo de células similares (junto con sus correspondientes productos celulares) especializadas para desempeñar funciones comunes. En los metazoarios, todas las células hacen parte de algún tejido y en éstos, pueden existir células de diversos tipos (e.g., tejido sanguíneo formado por eritrocitos, leucocitos y plaquetas).

Los vertebrados son animales triblásticos, es decir, poseen tres capas de células germinales: endodermo, mesodermo y ectodermo.

- El endodermo, la capa más interna, da origen al tubo digestivo y las bolsas faríngeas.
- El mesodermo, la capa celular media, da origen a músculos y al tejido esquelético. A medida que los vertebrados han incrementado en tamaño y complejidad, las estructuras de apoyo, movimiento y transporte mesodérmicas, se han vuelto más importantes y de mayor proporción.
- El ectodermo, o capa germinal externa, da origen al cerebro, al cordón espinal, y casi todas las estructuras epiteliales externas del cuerpo.
  - ✓ Justo por encima del notocordio, el ectodermo se engrosa formando una **placa neural** (Fig. 10). Los bordes de esta placa se elevan, se pliegan y se unen arriba para crear el **tubo neural**, que es alargado y hueco.

- El tubo neural da origen a la mayoría del sistema nervioso: anteriormente el tubo se agranda y diferencia en el cerebro y los nervios craneales; posteriormente, el tubo forma el cordón espinal y los nervios espinales motores.
- Gran parte del resto del sistema nervioso periférico es derivado de las células de la **cresta neural**, la cual se evagina a partir del tubo neural antes que éste se cierre (Fig. 10).



**Figura 10.** Desarrollo del tubo y la cresta neural a partir de la placa ectodérmica neural. (de Hickman *et al.* 2004)

### Bibliografía

- Hickman, C.P., Jr., Roberts, L.S., Larson, A. & I'Anson, H. 2004. *Integrated Principles of Zoology*. McGraw Hill, New York. 872 pp.
- Pough, F.H., Janis, C.M. & Heiser, J.B. 2005. *Vertebrate life*. Pearson Prentice Hall, New Jersey. 684 pp. + appendages

## 3.2. Embriología

Las diferencias más particulares de los animales vertebrados como un todo, respecto a un cordado no-vertebrado, son el incremento en el tamaño corporal y el incremento en los niveles de actividad.

- Los primeros vertebrados generalmente tuvieron longitudes corporales de 10 cm o algo más, lo cual es un tamaño más grande que los cordados no-vertebrados.

Debido al tamaño relativamente grande, los vertebrados necesitan sistemas especializados para realizar procesos que son realizados en los cordados no-vertebrados por difusión o acción ciliar. Los vertebrados son también animales más activos que los no-vertebrados y por eso necesitan sistemas orgánicos con los cuales puedan realizar procesos fisiológicos a una mayor tasa.

Los vertebrados están caracterizados por su movilidad y la habilidad de moverse requiere músculos y esqueleto.

- La movilidad le permite a los vertebrados entrar en contacto con una amplia gama de ambientes y recursos.
  - ✓ Entrar en contacto requiere una protección corporal, pero esta debe ser gruesa y flexible.
    - El hueso y otros tejidos mineralizados que se consideran características de los vertebrados, tuvieron su origen en el integumento protector.

### Embriología

El estudio de los embriones puede indicar como los sistemas se desarrollan y como la forma del adulto esta relacionada a los limitantes funcionales e históricos durante el desarrollo. Los científicos modernos ya no se adhieren rígidamente a la ley biogenética de Haeckel: **“el embrión pasa fielmente a través de sus estados evolutivos ancestrales durante su desarrollo, es decir, la ontogenia recapitula la filogenia”**.

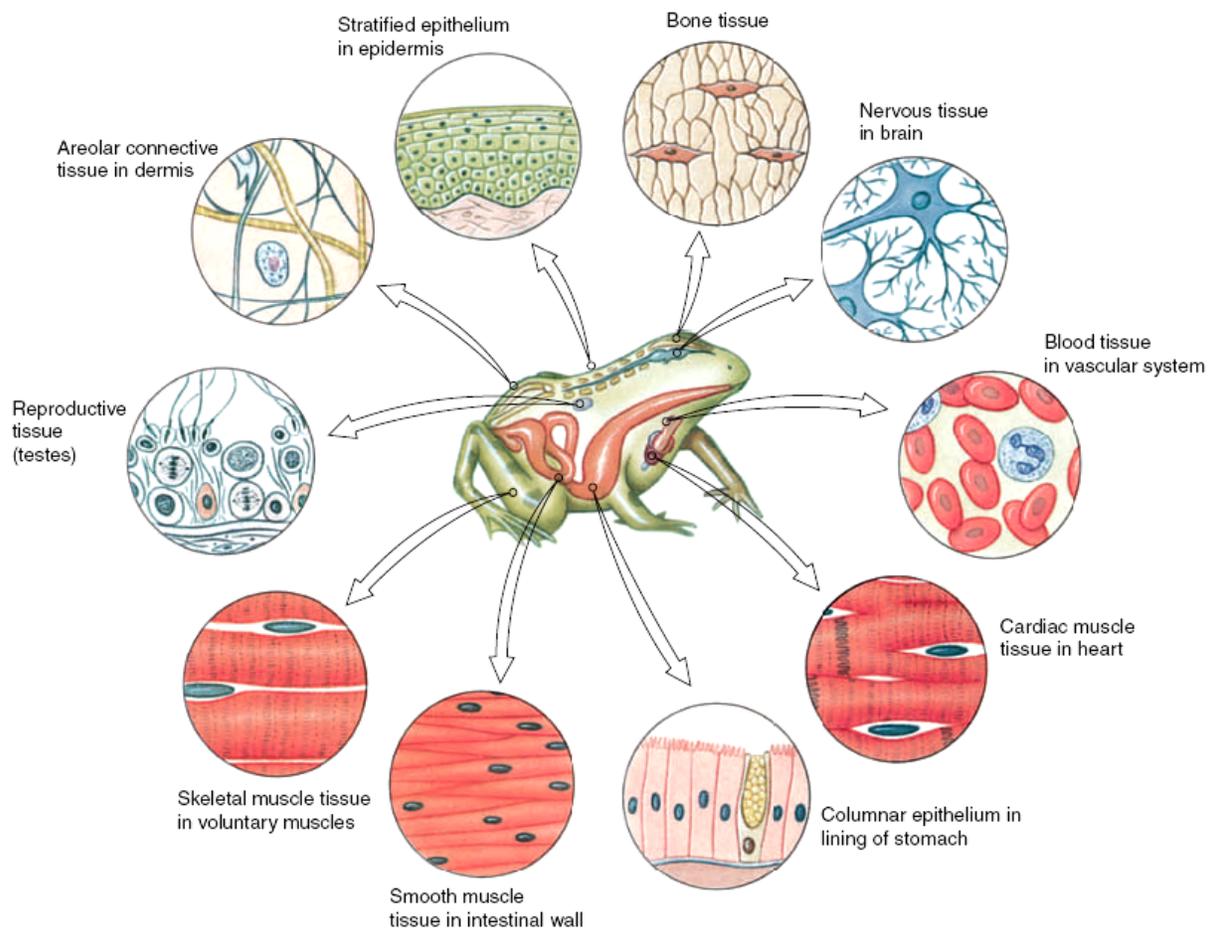
- Sin embargo, la embriología provee claves sobre la condición ancestral y sobre las homologías entre estructuras en diferentes grupos de animales.

El desarrollo de los vertebrados a partir de una única célula fertilizada (= cigoto) hasta la condición adulta muestra diversos cambios. Primero, se debe tener en cuenta que todos los animales con excepción de las esponjas, están formados por distintas capas de tejido o **capas germinales**, y el destino de ellas ha sido muy conservativo a través de la evolución de los vertebrados. Esto quiere decir que en casi todos los vertebrados, el proceso de desarrollo de estructuras, órganos y otros componentes es de similar origen.

## Tipos de tejidos en vertebrados

Existen cinco tipos de tejidos en vertebrados: 1) **epitelial**; 2) **conectivo**, 3) **vascular** (i.e., sanguíneo); 4) **muscular**; y 5) **nervioso**. Los tejidos animales son simple agregaciones de células que están organizadas y generalmente presentan el mismo origen y función. Ellos se encuentran en diferentes partes del cuerpo de un animal (Fig. 1). En algunos casos, especialmente en los tejidos conectivos, la agregación de células puede ser relativamente difusa y a veces, poco definida y amorfa. En el caso del tejido sanguíneo, un concepto de tejido como tal es algo difícil de comprender.

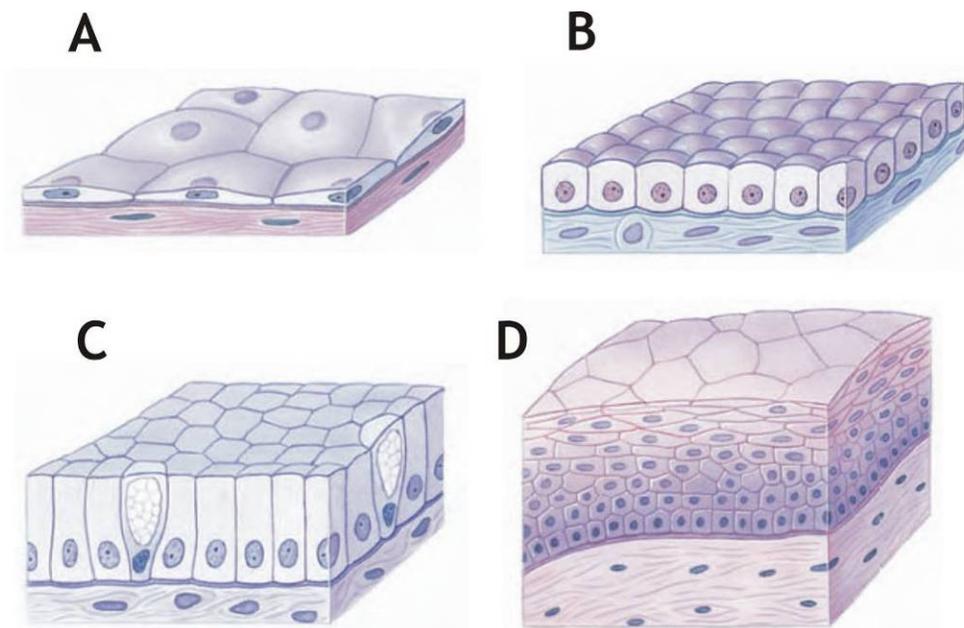
- Los tejidos están combinados para formar unidades más grandes llamadas órganos. Estos frecuentemente contienen la mayoría o todos los cinco tejidos básicos. Las funciones de la vida de los vertebrados están apoyadas por grupos de órganos unidos en sistemas orgánicos.



**Figura 1.** Tipos de tejidos en un vertebrado, mostrando ejemplos de la localización de algunos de ellos en el cuerpo de un anuro. (de Hickman *et al.* 2004).

- 1) **Tejido epitelial:** es un agrupamiento regular y compacto de células en capas planas. Este tejido forma la superficie de la piel y tapiza varias cavidades y tubos del cuerpo. Existen cuatro tipos de epitelios, de los cuales tres están presentes en todos los metazoarios y un cuarto es exclusivo de vertebrados.

- Epitelio escamoso simple (en metazoarios): células aplanadas que recubren finamente los vasos sanguíneos, pulmones y otras superficies. Tienen alta capacidad de difusión de gases y fluidos (Fig. 2a).
- Epitelio cuboidal (en metazoarios): células de forma cuboide, las cuales generalmente tapizan los ductos. En algunos casos, estas células pueden tener actividad secretora o de absorción. En el caso de la actividad secretora, son células que tapizan las glándulas exocrinas y las endocrinas (Fig. 2b).
- Epitelio columnar (en metazoarios): células de forma rectangular, dispuestas verticalmente sobre el tejido conectivo y con núcleos alargados. Tapizan superficies con gran capacidad de absorción, como el tracto intestinal (Fig. 2c).
- Epitelio estratificado (exclusivo de vertebrados): cuando hay dos o mas capas de células se forma el epitelio estratificado (Fig. 2d). Es común encontrar este tipo de epitelio en zonas expuestas a la alta abrasión mecánica.
  - Células que sufren repetidas mitosis y las nuevas células producidas son desplazadas hacia la superficie para reemplazar las células desgastadas. Este epitelio se encuentra en la cavidad oral, el esófago, el canal intestinal (en particular herbívoros) y en la vagina de los mamíferos.



**Figura 2.** Tipos de tejido epitelial. A) epitelio escamoso simple: células planas, formando una sola capa; B) epitelio cuboidal: una sola capa de células de forma cuboide; C) epitelio columnar: una única capa de células de forma rectangular, colocadas verticalmente; D) epitelio estratificado: varias capas de células planas; las capas mas internas son células jóvenes y las capas mas externas son células mas viejas y muertas, que son eliminadas a medida que migran las células mas nuevas desde lo profundo del epitelio. El proceso de eliminación de esas células muertas es lo que se conoce como descamación. (de Hickman *et al.* 2004).

La función de los epitelios siempre refleja el hecho que ellos son limites entre masas de células y una cavidad o un espacio. Ejemplos:

- El epitelio de la piel protege los tejidos subyacentes del:

- ✓ Deterioro mecánico
  - ✓ La luz ultravioleta
  - ✓ La deshidratación
  - ✓ Invasión de patógenos
- El epitelio columnar en el intestino:
    - ✓ Secreta enzimas digestivas hacia el lumen (espacio) del intestino
    - ✓ Absorbe productos de la digestión, desde el lumen, que se da en el intestino
  - Un epitelio también tapiza los conductos aéreos y los alveolos de los pulmones. Este epitelio secreta un moco que mantiene hidratados los conductos y los alveolos, además atrapa partículas de mugre inhaladas. La mayoría de esas células tienen cilios en su superficie apical (la superficie expuesta al ambiente externo), con los cuales se lleva las partículas hacia afuera del cuerpo.

2) **Tejido conectivo:** casi todos los tejidos funcionalmente “activos” del cuerpo son de tipo epitelial. Pero si el cuerpo estuviera constituido por solo estos tejidos, el cuerpo no tendría forma sería una masa blanda.

- Por lo tanto, se necesitan sustancias que sostengan y refuercen el epitelio y sus derivados, para unirlos en un cuerpo compacto, para protegerlo y darle fuerza y sostén (sobre todo en los animales no-acuáticos porque ellos están sujetos a la acción de la presión atmosférica y entonces se aplastarían).

Entonces se desarrollan los tejidos conectivos, los cuales constituyen un diverso grupo de tejidos, con funciones de unión y soporte. Para estas funciones, las células de este tejido están embebidas en una gran cantidad de material extra-celular. Este material conforma una matriz que es secretada por las células mismas. Tal matriz consiste de fibras de proteína embebidas en una mezcla amorfa de proteínas y polisacáridos (proteoglicano).

Un componente fundamental de la mayoría de los tejidos conectivos en los vertebrados es la proteína fibrosa llamada colágeno, la cual tiene un origen mesodérmico. Además de constituir los tejidos más suaves de los órganos, también forma la matriz orgánica del hueso y el tejido duro de los tendones y los ligamentos.

- Los vertebrados tienen un único tipo de colágeno fibrilar que puede ser responsable de la formación de un esqueleto interno. El colágeno es rígido y no se estira fácilmente. En algunos tejidos, el colágeno está combinado con la proteína elastina, la cual si se puede estirar y encoger.

Otra proteína fibrosa vista solamente en los vertebrados es la queratina. Mientras el colágeno forma estructuras dentro del mesoderma, la queratina es primariamente una proteína de origen ectodérmico. La queratina se encuentra principalmente en la epidermis de los tetrápodos, constituyendo parte de estructuras como el pelo, escamas, plumas, garras, cuernos, picos, entre otras. Pero, también constituye las estructuras en forma de diente corneo de los Agnatos actuales, como las lampreas.

Hay cuatro tipos de tejidos conectivos: a) tejido conectivo laxo; b) tejido conectivo denso; c) tejido graso; y d) tejidos esqueléticos o mineralizados.

- a) Tejido conectivo laxo: es la forma más simple y está constituido por una red de pequeñas fibras reticulares ramificadas y fibras largas y delgadas de colágeno, que son flexibles, pero no elásticas. El tejido laxo se encarga de fijar vasos sanguíneos, nervios y órganos (Fig. 3a).

- b) Tejido conectivo denso: constituye los tendones, ligamentos y fascias (aponeurosis) de los músculos. En el conectivo denso, las células están acompañadas de fibras largas de colágeno, y muy apretadas entre si (Fig. 3b).
- c) Tejido graso: es un tipo de tejido conectivo modificado, capaz de almacenar grasa. Se encuentra generalmente bajo la piel o entre los órganos abdominales.
- d) Tejidos esqueléticos o mineralizados: desde el punto de vista fisiológico, el esqueleto se considera a veces (aunque erróneamente) como un sistema relativamente inerte. Pero desde el punto de vista funcional, el esqueleto es muy importante. Estas estructuras son de importancia vital porque unen y protegen a los órganos blandos y permiten sostener el cuerpo y darle forma.
  - Los vertebrados tienen un tipo único de material llamado hidroxiapatita, un compuesto complejo de calcio y fósforo. Este material es más resistente al ácido que la calcita (= carbonato de calcio;  $\text{CaCO}_3$ ) que forma el caparazón de los moluscos (recordar el comercial de la crema dental Colgate)
    - ✓ La resistencia al ácido de la hidroxiapatita puede ser importante cuando los vertebrados tienen una alta actividad muscular, ya que se libera gran cantidad de ácido láctico en la sangre, y éste podría dañar las estructuras esqueléticas.

Seis tipos de tejidos pueden volverse mineralizados en los vertebrados, cada uno formado a partir de un linaje celular durante el desarrollo. Tres de estos tejidos, el esmalte, la dentina y el hueso, sólo son mineralizados en la condición adulta de los organismos.

- El esmalte y la dentina son los tejidos más mineralizados, constituidos por un 99% y un 90% de mineral, respectivamente. Se encuentran en los dientes de los vertebrados mandibulados vivos y en el esqueleto dérmico de peces primitivos.
  - ✓ Este alto grado de mineralización explica porque los dientes tienen más probabilidad de fosilizarse que los huesos, mineralizados sólo en un 50%.

Un cuarto tipo de tejido esquelético es el cartílago, el cual no está mineralizado en la mayoría de vertebrados, excepto en tiburones y parientes. El cartílago es un tejido traslucido y vítreo que contiene células llamadas condrocitos, alojadas en pequeños huecos llamados lagunas y **no hay vasos sanguíneos** (Fig. 3c). Hay tres tipos de cartílagos:

- a. Cartílago calcificado, con sales de calcio en la matriz de colágeno. Típico de peces cartilaginosos.
- b. Cartílago elástico, más flexible y constituye el pabellón de la oreja o la nariz en mamíferos.
- c. Fibrocartílago, que se encuentra en las articulaciones (e.g., meniscos, discos intervertebrales) y en las inserciones de músculos y tendones.

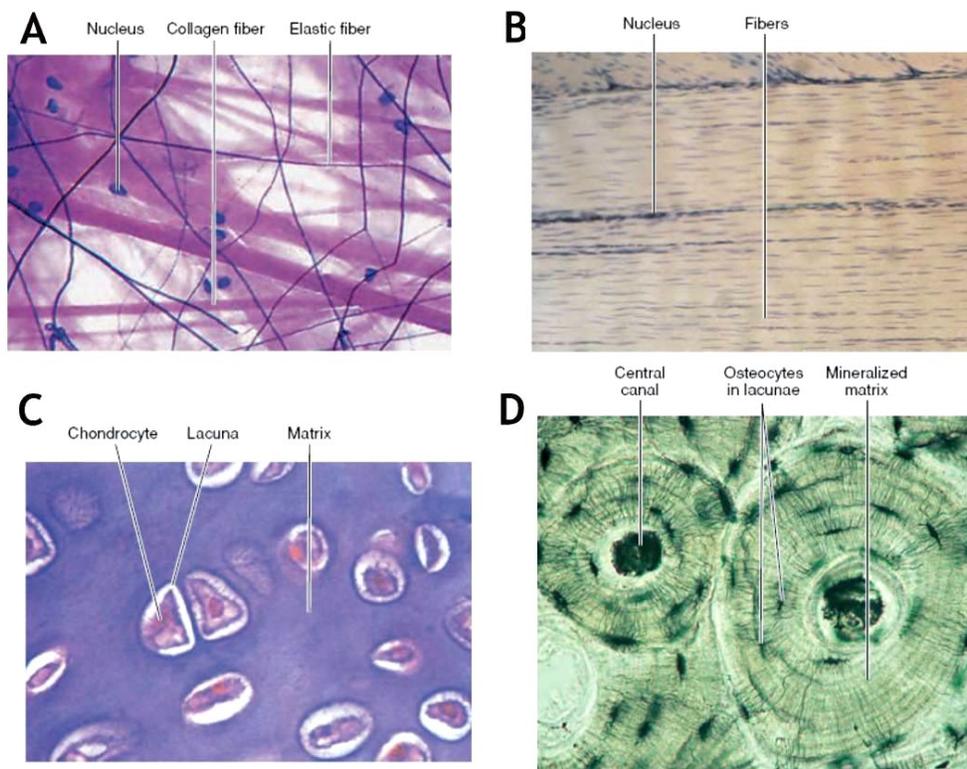
El cartílago es esencialmente una sustancia esquelética interna, profunda que rara vez se encuentra cerca de la superficie corporal. Es muy abundante en el embrión e individuos jóvenes. El hueso puede reemplazar al cartílago durante el desarrollo, pero el hueso no es un cartílago al cual simplemente se le adicionaron los minerales.

- El hueso está compuesto de una compleja matriz de fibras de colágeno, con células que secretan una matriz proteínica y cristales de hidroxiapatita. Las células son los **osteocitos** y los **osteoblastos** (Fig. 3d). Los cristales de hidroxiapatita están alineados sobre la matriz de fibras de colágeno en capas con direcciones alternadas, muy parecido a la estructura de la

madera aglomerada. Esta combinación de células, fibras y minerales le dan al hueso su compleja apariencia de rejillas, combinando solidez y fuerza con una relativa liviandad que ayuda a prevenir rompimientos.

El hueso se mantiene vascularizado, aun cuando éste sea muy mineralizado (osificado). La naturaleza vascular del hueso le permite remodelarse así mismo. El hueso viejo es consumido por células sanguíneas especializadas llamadas **osteoclastos** (*Gr.*, *clast* = rompimiento), que se derivan de las mismas líneas celulares de los macrófagos (células sanguíneas blancas) que protegen el cuerpo de patógenos.

- Los osteoclastos van consumiendo el hueso viejo y los osteoblastos van atrás depositando nuevo tejido óseo. De esta forma, un hueso roto puede repararse a sí mismo y puede cambiar su forma para adecuarse a las presiones mecánicas impuestas al animal.
  - ✓ También explica porque el ejercicio construye hueso y porque los astronautas pierden masa ósea en la gravedad cero del espacio exterior.
  - ✓ El cartílago calcificado que se ve en los peces condrictios es incapaz de remodelarse a sí mismo, debido a que no contiene vasos sanguíneos.



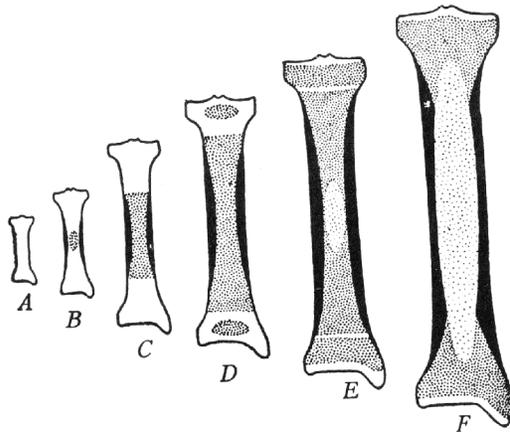
**Figura 3.** Tipos de tejidos conectivos. A) tejido conectivo laxo; B) tejido conectivo denso; C) cartílago; D) hueso. (de Hickman *et al.* 2004)

Un quinto tipo de tejido duro en los vertebrados es el **enamelode**, un tejido parecido al esmalte y es primitivo en los vertebrados; se observa en la mayoría de los peces.

- El esmalte verdadero es visto solo en los tetrápodos y sus ancestros peces de aletas lobuladas. El esmalte se forma a partir de células ectodérmicas, mientras que el enamelode se origina a partir de células mesodérmicas, al igual que la dentina.

El último tipo de tejido conectivo mineralizado es el **cemento**, una sustancia parecida al hueso que se encarga de asegurar los dientes a los alveolos presentes en los huesos mandibulares.

En cuanto al hueso, hay dos tipos en vertebrados: a) hueso dérmico; y b) hueso endocondral. El primero se forma a partir de la piel, sin que haya un precursor cartilaginoso, mientras que el hueso endocondral se forma en el interior del cartílago (*endo* = dentro, en el interior; *condro* = cartílago). El hueso endocondral es una osificación del cartílago a través de la aparición de células óseas y minerales (Fig. 4).



**Figura 4.** Osificación y crecimiento de un hueso largo en un mamífero. A, fase cartilaginosa; B, C, depósito de hueso endocondral y esponjoso (en moteado) y de hueso pericondral compacto (en negro); D, aparición de una epífisis en ambos extremos; E, aparición de la cavidad medular (moteado suave) por reabsorción del hueso endocondral. El crecimiento de hueso solamente tiene lugar en las pequeñas bandas de cartílago interpuestas entre diáfisis y epífisis, que crecen activamente; F, unión de la epífisis y de la diáfisis, dejando cartílagos articulares en las superficies extremas; aumento de la cavidad medular por reabsorción del hueso del periostio en el centro, mientras continúa el depósito periférico. (según Arey; de Romer & Parsons 1981).

- El hueso dérmico es el tipo primitivo de hueso en los vertebrados y presente en agnátos fósiles llamados ostracódermos
- Sólo en peces óseos y tetrápodos, el endoesqueleto está compuesto primariamente de hueso. En estos vertebrados, el endoesqueleto es inicialmente producido dentro del cartílago y es reemplazado posteriormente por hueso durante el desarrollo.

El hueso dérmico originalmente estaba formado alrededor del cuerpo y externamente como una especie de armadura (ostracódermo significa piel con armadura) o un exoesqueleto (Fig. 5).

- Se considera casi siempre que los vertebrados actuales solo poseen endoesqueleto, pero la mayoría de los huesos craneales son de origen dérmico (dermatocráneo) y están en una posición externa formando una armadura alrededor del cerebro. La estructura endoesquelética de los vertebrados inicialmente consistió sólo de la caja cerebral y era originalmente sólo cartílago. Por lo tanto, la condición en muchos de los primeros vertebrados fue un exoesqueleto óseo y un endoesqueleto cartilaginoso (Fig. 5).

3) **Tejido vascular:** es el mismo tejido sanguíneo y es naturaleza líquida. Este tejido está compuesto por siete tipos de células que están suspendidas en un plasma acuoso (material que contiene agua, proteínas, sales, lípidos y glucosa). Los siete tipos de células son: a) eritrocitos (glóbulos sanguíneos rojos); b) trombocitos o plaquetas; y c) leucocitos (glóbulos sanguíneos blancos), los cuales se clasifican en neutrófilos, eosinófilos, basófilos, linfocitos y monocitos. La sangre es un **tipo modificado de tejido conectivo** y tiene funciones principalmente de transporte de materiales y de defensa.

- Transporte de materiales a través del cuerpo: oxígeno y dióxido de carbono; moléculas alimenticias (glucosa, lípidos, aminoácidos); iones ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{+2}$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ); desechos (urea), hormonas; calor.

- b. Defensa del cuerpo contra infecciones y otros materiales extraños. Aquí participan todos los tipos celulares blancas sanguíneas.

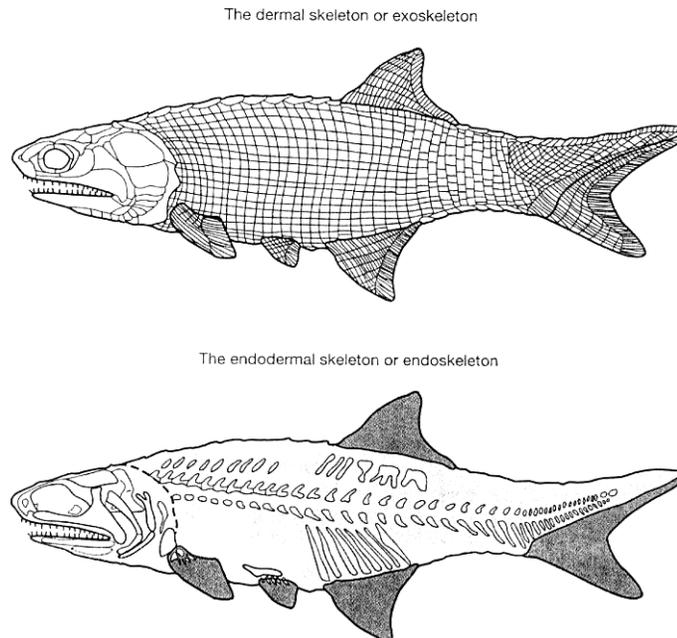


Figura 5. Esqueletos de vertebrados, contrastando el exoesqueleto óseo original con el endoesqueleto cartilaginoso original. (de Pough *et al.* 2005)

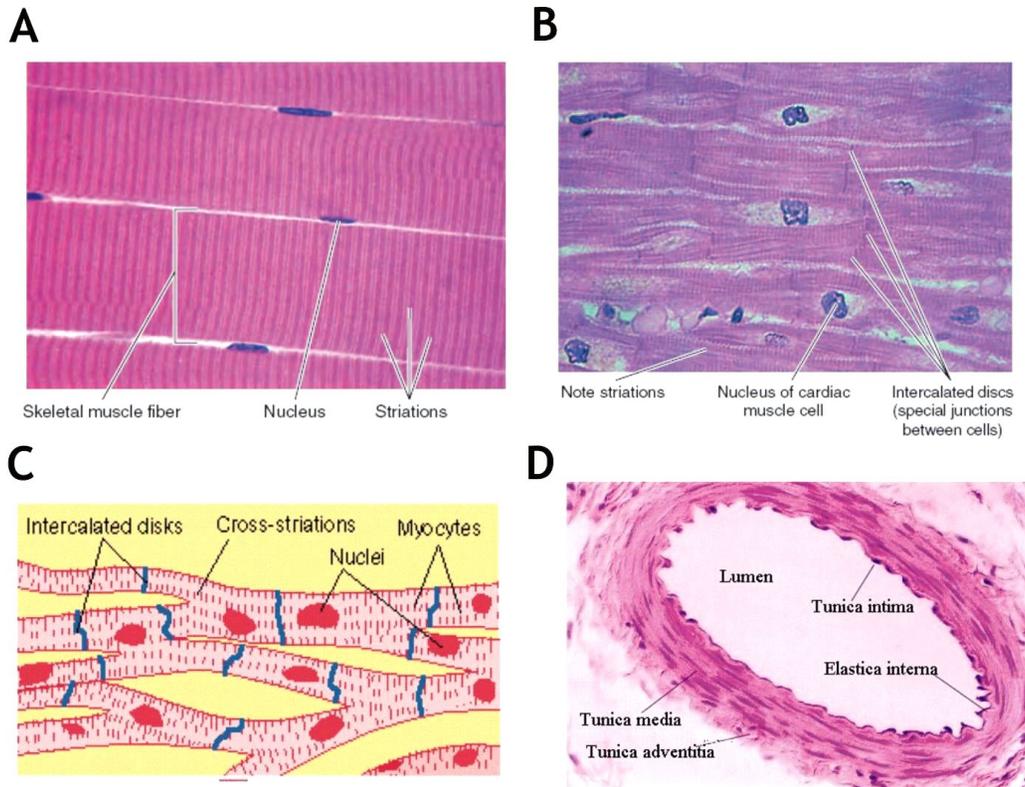
- 4) **Tejido muscular:** es el tejido más común en el cuerpo de la mayoría de los vertebrados. En estos animales puede representar entre un tercio y la mitad de la masa corporal.

Desde el punto de vista funcional, los músculos son importantes porque son vitales en las actividades locomotora y circulatoria. Este tejido está formado por células alargadas o fibras especializadas en la contracción. Generalmente, los músculos se forman a partir del mesodermo embrionario. Las fibras musculares pueden ser lisas o estriadas. Hay tres tipos de tejidos musculares:

- a. Músculo esquelético o estriado: es el músculo adherido a las estructuras esqueléticas y está constituido por fibras estriadas, que son bandas transversales (Fig. 6a). La acción de estos músculos es voluntaria y permite el movimiento del cuerpo y las estructuras apendiculares en el espacio.
- b. Músculo cardíaco: constituye la pared del corazón. A través de la vida éste se contrae 70 veces por minuto bombeando casi cinco litros de sangre cada minuto. El músculo cardíaco se parece al músculo esquelético o estriado en algunas cosas: el músculo cardíaco es un músculo estriado y cada célula contiene sarcómeros con filamentos deslizantes de actina y miosina.
  - Sin embargo, el músculo cardíaco tiene un amplio número de características propias, que reflejan su función como bomba sanguínea.
    - ✓ Las miofibrillas de cada célula muscular están ramificadas (Fig. 6b-c).
    - ✓ Las ramificaciones están interconectadas con aquellas fibras de adhesión (discos intercalares). Estas uniones fuertes capacitan al corazón para contraerse forzosamente sin que las fibras se rasguen (
- c. Músculo liso: es el tipo más sencillo de tejido muscular y el menos abundante en el cuerpo. Se encuentra en las paredes de todos los órganos huecos (excepto el corazón). Su contracción es de

acción involuntaria y reduce el tamaño de estas estructuras. Por lo tanto, algunas de las acciones del músculo liso son:

- Regular el flujo de sangre en las arterias.
- Mover el bolo alimenticio a través del tracto gastrointestinal.
- Expeler la orina desde la vejiga urinaria.
- Hacer que el neonato salga al exterior desde el útero.
- Regular el flujo de aire a través de los pulmones.



**Figura 6.** Tipos de tejido muscular. A) corte transversal de tejido estriado; B) corte transversal de tejido cardíaco; C) representación grafica del tejido muscular; D) sección transversal de una arteria, mostrando la pared de tejido liso rodeando la arteria. (de Hickman *et al.* 2004)

5) **Tejido nervioso:** es el tejido especializado en la recepción de estímulos y en la conducción de impulsos de una parte del cuerpo a otra. Los dos tipos celulares básicos del tejido nervioso son las neuronas (actividad nerviosa) y la neuroglia, que se encarga de aislar las membranas neuronales y no presenta actividad nerviosa. Una neurona es la célula especializada para conducir impulsos electroquímicos llamados impulsos nerviosos o potenciales de acción.

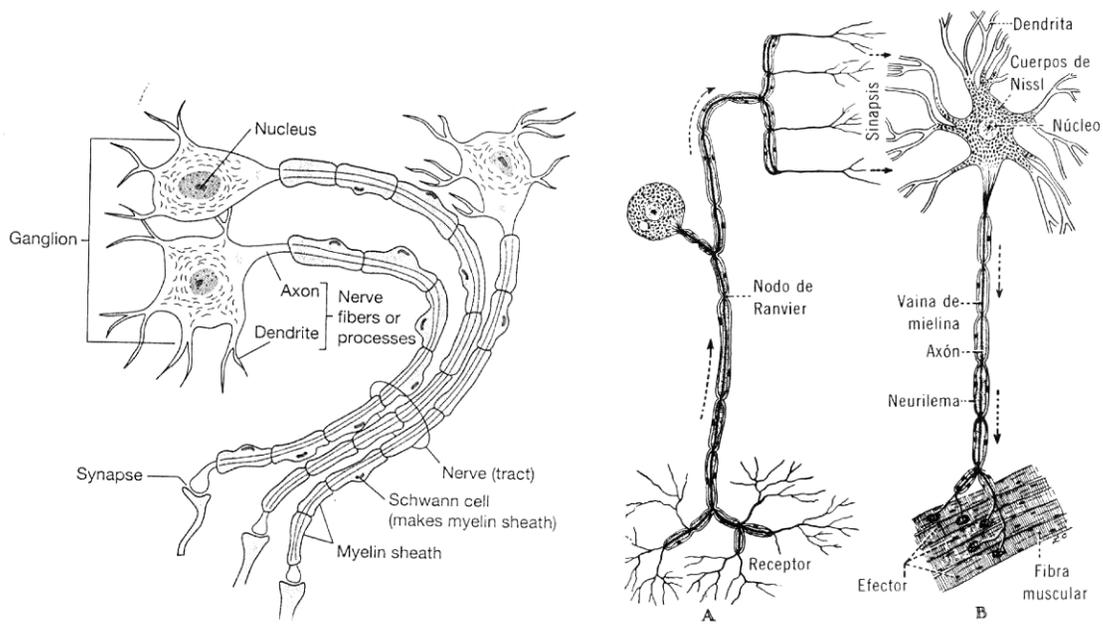
Todas las neuronas fuera del sistema nervioso central (y muchas dentro de éste) conducen impulsos a lo largo de extensiones citoplasmáticas en forma de cabello llamadas **fibras nerviosas** o **axones** (Fig. 7). El axón conecta el cordón espinal a los músculos del cuerpo. Ellos crecen fuera del cuerpo celular, el contiene el núcleo. La longitud de algunos axones es tan grande que es notable que el cuerpo celular controle efectos muy lejos de éste.

En muchas neuronas, los impulsos nerviosos son generados en fibras ramificadas y cortas llamadas **dendritas**, que se prolongan desde el cuerpo celular. Los impulsos son luego conducidos a lo largo del

axón que se ramifica varias veces en su extremo posterior. Este extremo es el que se conecta con las dendritas de la otra neurona, en una conexión denominada sinápsis.

Los axones están cubiertos con una capa grasosa llamada mielina. A lo largo del axón están las células de Schwann, que cubren al axón y lo aíslan de corrientes eléctricas. En los sectores donde dos de estas células de se encuentran hay un espacio en el axón que no esta protegido por mielina que se denomina nodo de Ranvier; este espacio juega un papel importante en la propagación del impulso nervioso. Existen tres tipos de neuronas:

- Neuronas sensitivas:** son las neuronas que transportan los estímulos desde el órgano receptor del estímulo hasta la medula espinal. El cuerpo celular se encuentra inmerso en la medula. Los receptores desde donde corren este tipo de neuronas son la piel, el olfato, el gusto, el oído y los ojos. El axón de estas células usualmente termina en una interneurona (Fig. 7).
- Neuronas motoras:** son las células nerviosas que se encargan de transportar las respuestas nerviosas provocadas en el cerebro o en la medula espinal por el estímulo recibido previamente. Esa respuesta es llevada hasta el órgano efector (músculos o glándulas).
- Interneuronas:** son células nerviosas encontradas exclusivamente dentro de la medula espinal y en el cerebro. Ellas son estimuladas por señales eléctricas que llegan desde las células sensitivas, otras interneuronas o desde ambos tipos.



**Figura 7.** Esquema generalizado de una neurona. Izquierda, neurona típica, donde se indica las partes; derecha, dos tipos de neuronas, una sensitiva que recoge el estímulo desde el órgano de recepción y lleva la información hasta la medula espinal o el cerebro y una neurona motora que lleva la respuesta desde el sistema nervioso central hasta el órgano efector de la respuesta. (de Pough *et al.* 2005; Romer & Parsons 1981).

### Bibliografía

- Hickman, C.P., Jr., Roberts, L.S., Larson, A. & I'Anson, H. 2004. Integrated Principles of Zoology. McGraw Hill, New York. 872 pp.
- Pough, F.H., Janis, C.M. & Heiser, J.B. 2005. Vertebrate life. Pearson Prentice Hall, New Jersey. 684 pp. + appendages
- Romer, A.S. & Parsons, T.S. 1981. Anatomía comparada. 5ª ed. Nueva Editorial Interamericana. México D.F. 428 pp.