

1.2 Historia de los vertebrados

Actualmente conocemos más de 65000 especies existentes de vertebrados, las cuales 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 más de 65000 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 mas elaborados. Entre los vertebrados que cuidan su progenie, existen peces que incuban sus huevos en sus bocas, ranas que incuban sus huevos en el estomago (género *Rheobatrachus* de Australia: los embriones liberan prostaglandina E₂, 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 homologa).

Existen dos grupos principales de vertebrados que se diferencian entre si 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 esta 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 mas diverso, son los vertebrados amnióticos, en los cuales el embrión esta 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:

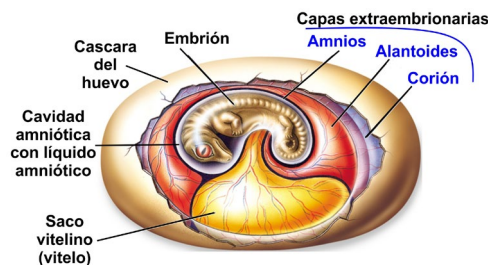


Figura 1. Huevo amniótico. El embrión se desarrolla dentro del amnios y es amortiguado por el líquido amniótico. El alimento es proveído por el vitelo y los desechos metabólicos son depositados en el alantoides. El corion sirve como la membrana de intercambio gaseoso al fusionarse con el alantoides tarde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

- *Amnios*: es la membrana mas 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

Entre las especies existentes, la mayoría de ellos los peces óseos de aletas con radios (peces Actinopterygii) (Fig. 2).

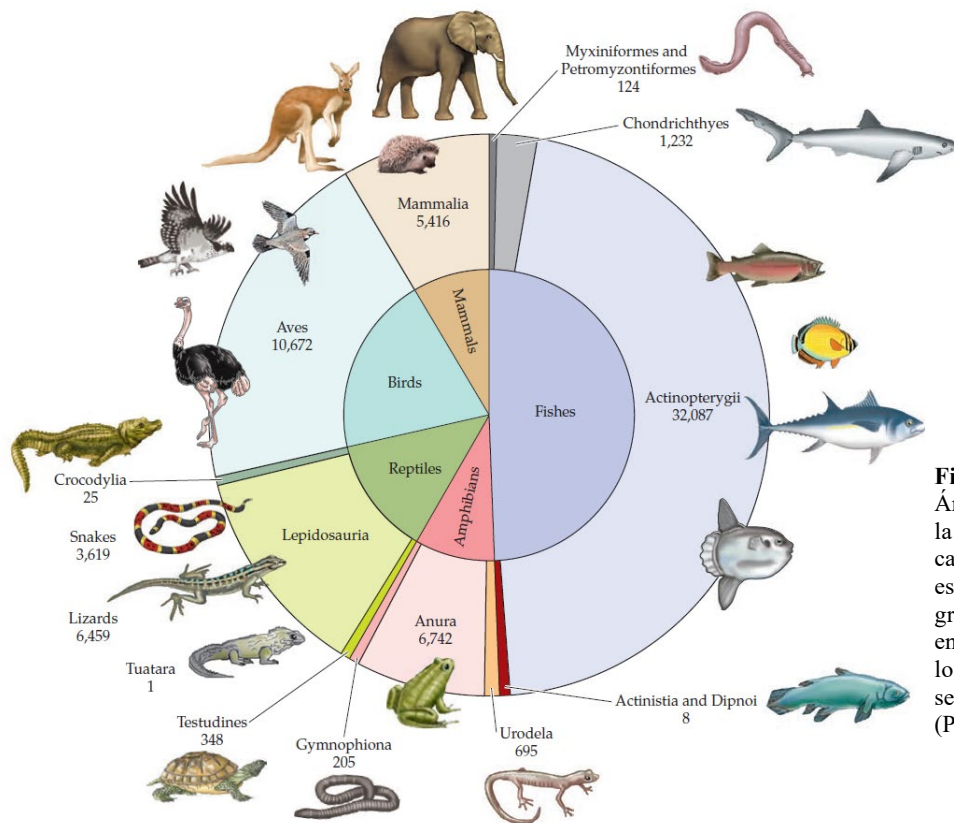


Figura 2. Diversidad de vertebrados. Áreas en el diagrama corresponden a la cantidad estimada (los valores cambian constantemente) de las especies existentes en cada uno de los grupos. Nombres comunes se encuentran en el centro del círculo y los nombres formales de cada grupo se encuentran en el círculo exterior (Pough & Janis 2019)

Peces

1. **Myxini + Petromyzontoidea:** incluye a los peces bruja y las lampreas verdaderas, ambos grupos son peces agnatos (sin mandíbulas).
2. **Chondrichthyes.** Incluye a los peces con mandíbula con esqueleto cartilagenoso.
3. **Actinopterygii:** incluye a los peces mandibulados con esqueleto óseo, de aletas con radios
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).

Anfibios

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

Reptilia (reptiles no aviares)

8. **Testudinata**: son las tortugas marinas, dulceacuícolas y terrestres.
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.
10. **Crocodylia**: son los cocodrilos, los caimanes y los gaviales.

Aves (reptiles aviares)

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).

Mamíferos

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

Los tipos de vertebrados: como se dijo anteriormente, la más general de las clasificaciones de los vertebrados esta relacionada con su desarrollo embrionario. Entonces, se agruparán los vertebrados en dos grandes grupos –anamniótos y amniótos- y dentro de cada grupo se identificarán 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 Myxini y Petromyzontida** (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 bruja 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 de la superclase Agnatha (peces sin mandíbula) y debido a ello, son un componente importante en el estudio de la evolución de los vertebrados. Al interior de Agnatha, estos peces sin mandíbulas están clasificados como Cyclostomi (ciclóstomos: *Gr.*, *cyclo* = redondeado; *stoma* = boca). Porque ambos poseen una boca redondeada sin dientes, pero si con una lengua que posee unos denticúlos 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.

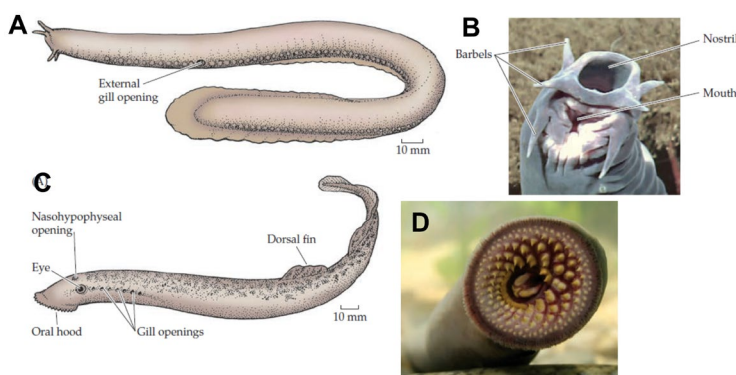


Figura 3. Peces agnatos existentes. A-B) Lamprea myxinoide adulta (vista lateral) y vista ventral mostrando los denticúlos en la lengua; C-D) lamprea petromyzonte adulta vista de la boca (Pough & Janis 2019).

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).

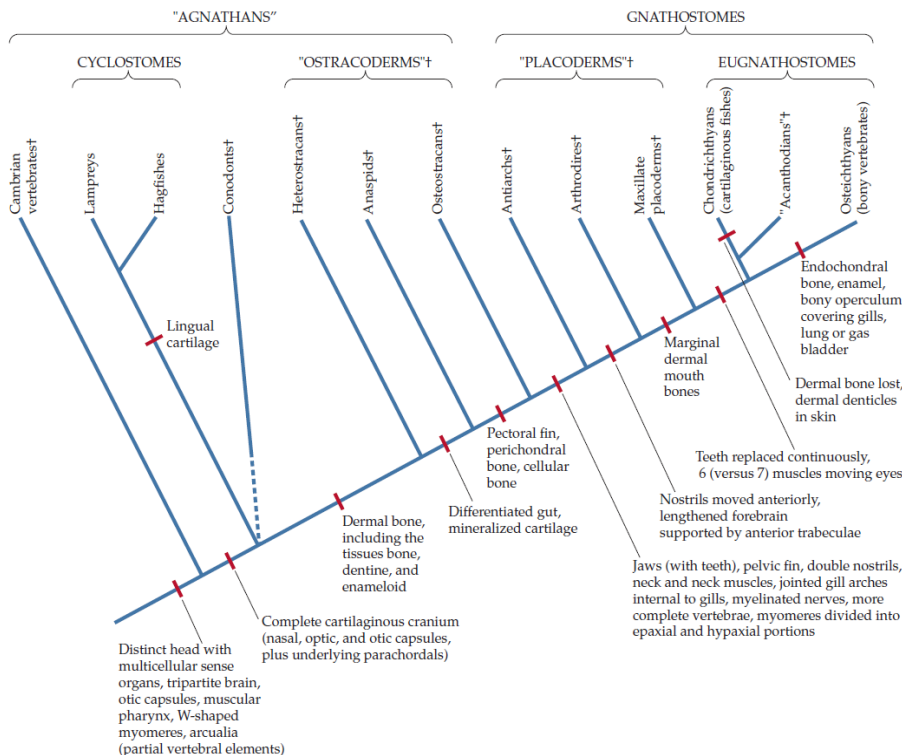


Figura 4. Cladograma simplificado de los “vertebrados” dentro del phylum Chordata, mostrando los taxa existentes y los principales grupos extintos (marcados con una †). Nombres incluidos entre comillas indican grupos parafiléticos. Craniata agrupa los cordados que poseen estructura craneal, pero no poseen cráneo; tradicionalmente se les ha denominado vertebrados. Vertebrata agrupa los cordados que si poseen vertebras y en un sentido estricto, son los verdaderos vertebrados (Pough & Janis 2019).

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* = cartílago; *ichthyes* = pez). Los tiburones y las rayas forman la subclase Elasmobranchii (*Gr.*, *elasma* = 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 un 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.
- Las quimeras (también conocidos como peces rata) constituyen otro grupo de condictios 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.

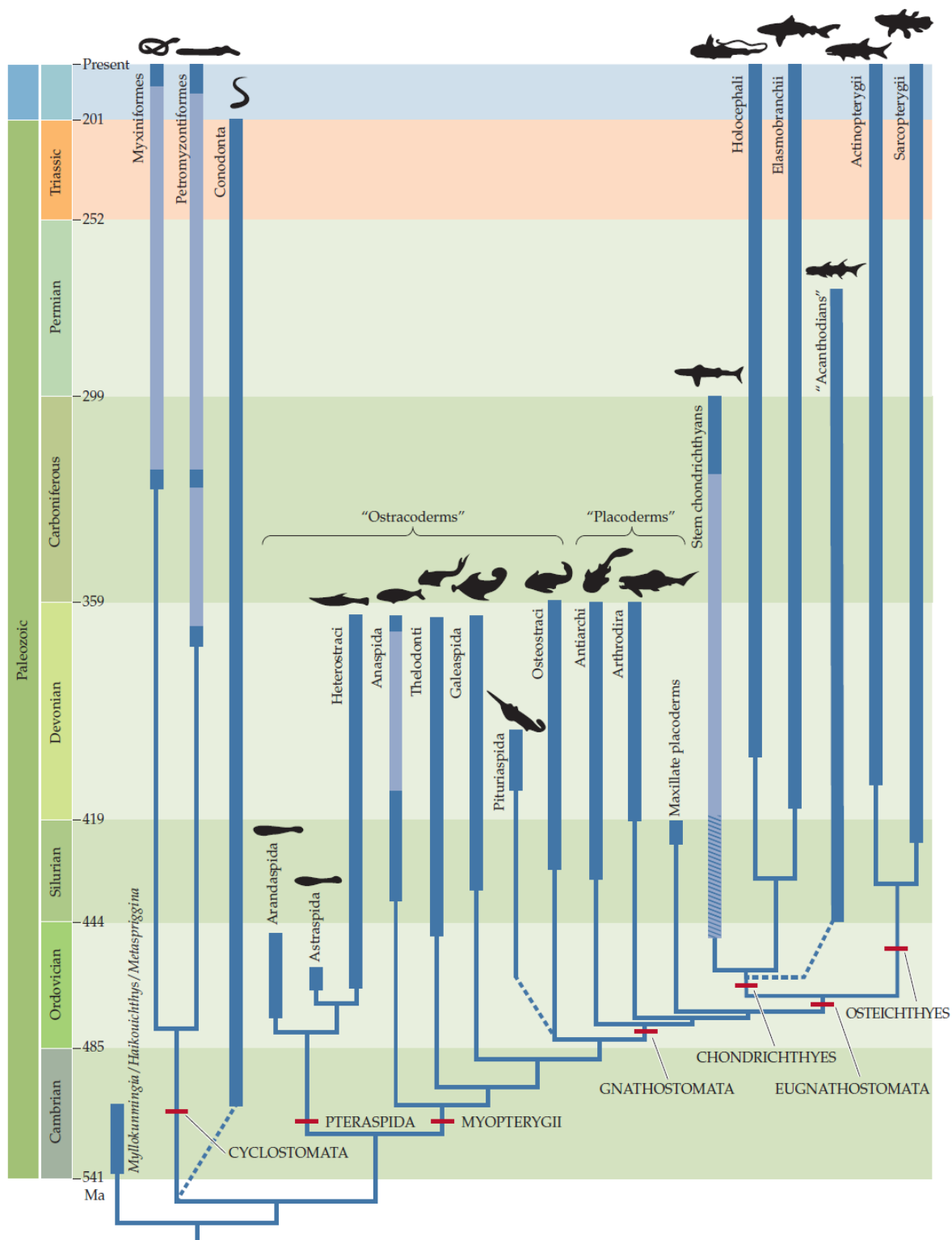


Figura 5. Relaciones filogenéticas de los vertebrados dentro del Phylum Chordata. Este árbol filogenético muestra las probables relaciones entre vertebrados primitivos, incluyendo vertebrados agnatos extintos y existentes. Nombres entre comillas indican grupos parafiléticos. Los números en cada nodo del árbol indican los caracteres derivados (sinapomorfias) que distinguen cada uno de los linajes (Pough & Janis 2019).

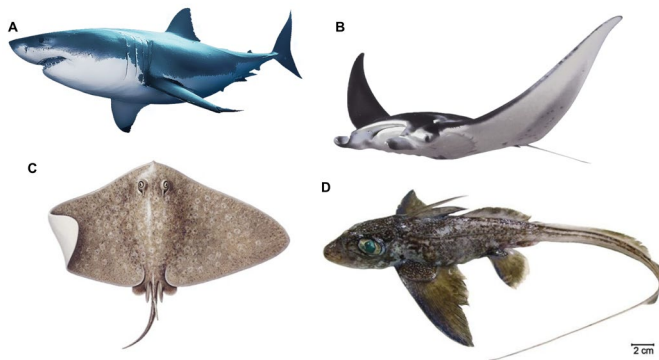


Figura 6. Elasmobranchii. A) vista lateral del tiburón; B) vista lateral de una mantarraya; C) vista dorsal de una raya; D) vista lateral (abajo) de la quimera.

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 30000 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 sobreexplotación 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.

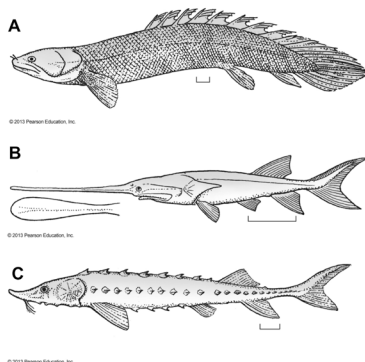


Figura 7. Chondrostei. A) bichir africano *Polypterus*; B) pez espátula de Norteamérica *Polyodon spathula*; C) esturión *Acipenser* (Pough *et al.* 2013).

- **Neopterygii** incluye a todos los peces de aletas radiadas modernos. Entre estos peces hay unos mas antiguos, los **Holostei**, que son de cuerpos cilíndricos, escamas gruesas con ganoína 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 neoptérgicos avanzados, impidiéndoles usar formas de alimentación más complejas, las cuales, a su vez, permitieron la gran radiación de estos últimos peces.

Los peces mas 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.

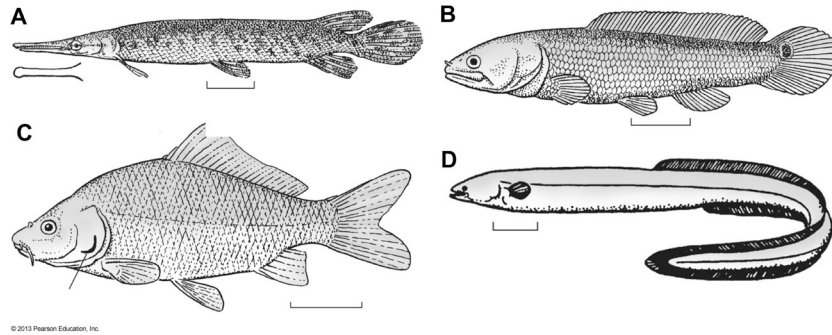


Figura 8. Peces neopterygios. A) Holósteo norteamericano de los Grandes Lagos y el río Mississippi *Amia calva*; B) holósteo *Lepisosteus*; C) teleósteo, la carpa común *Cyprinus carpio*; D) la anguila común *Anguilla rostrata* (Pough et al. 2013).

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.

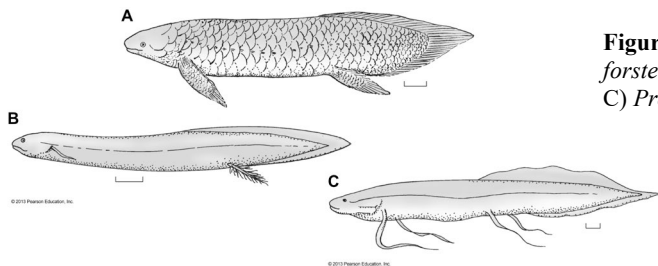


Figura 9. Peces pulmonados Dipnoi existentes. A) *Neoceratodus forsteri* de Australia; B) *Lepidosiren paradoxa* de Suramérica; y C) *Protopterus* de África (Pough et al. 2013).

- 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 mas 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.

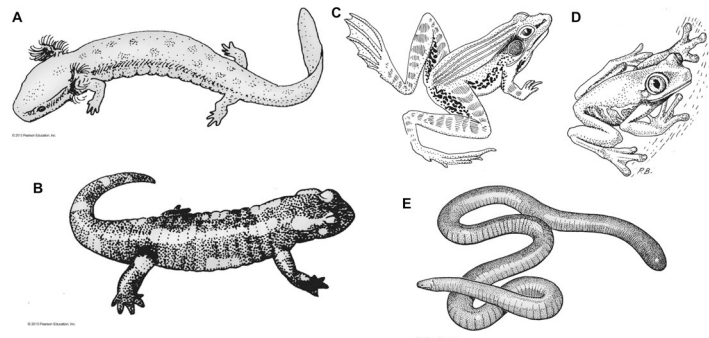


Figura 11. Anfibios. A) Salamandra Norteamericana *Necturus*; B) salamandra fuego europea *Salamandra*; C) rana acuática *Lithobates* de Norteamérica; D) rana arbórea *Hypsiboas*; E) caecilia *Ichthyophis* (Pough et al. 2013).

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 Testudines: 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 si (Fig. 12). Debido a eso, ellas tienen muchas modificaciones corporales y fisiológicas asociadas con la concha. Por ejemplo, la columna vertebral esta fusionada al caparazón y las cinturas pectoral y pélvica están dentro de las costillas.

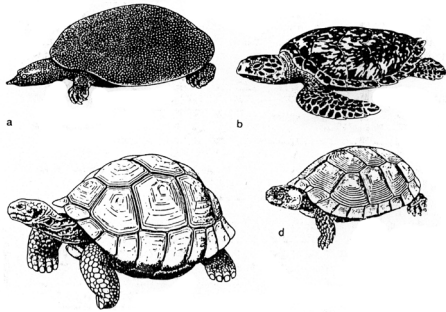


Figura 12. Diversidad de tortugas. A) *Trionyx*, tortuga acuática (nótese las patas palmeadas para una locomoción natatoria); B) *Caretta*, tortuga marina (nótese las extremidades modificadas en forma de remos); C) *Geochelone*, tortuga totalmente terrestre (nótese la robustez de las patas); y D) *Trachemys*, 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.*, *lepto* =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: las tuátaras 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 mas 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, mas 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 bóidos (boas, pitones y anacondas). Animales que, a pesar de la ausencia de patas, son reptiles muy especializados.

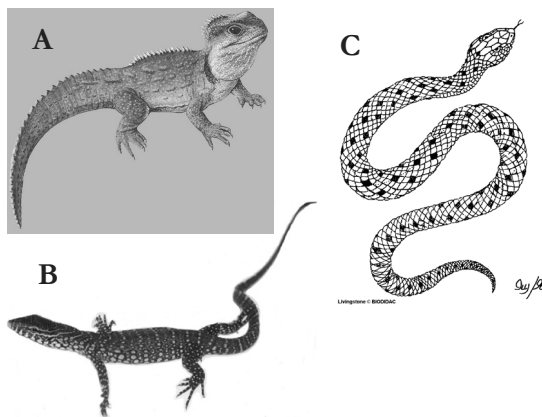


Figura 13. Diversidad de lepidosaurios. A) *Sphenodon*, la tuátara de Nueva Zelanda; B) *Varanus*, lagarto monitor de las islas del pacifico sur, representante de Sauria; C) dibujo general de una serpiente.

- 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.

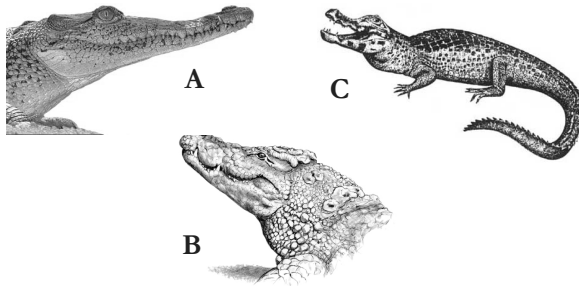


Figura 14. A) Vista lateral de cocodrilo; B) *Caimán cocodrilus*; C) detalle del rostro de un caimán: nótese el rostro más corto y truncado respecto al cocodrilo.

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 10000 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.

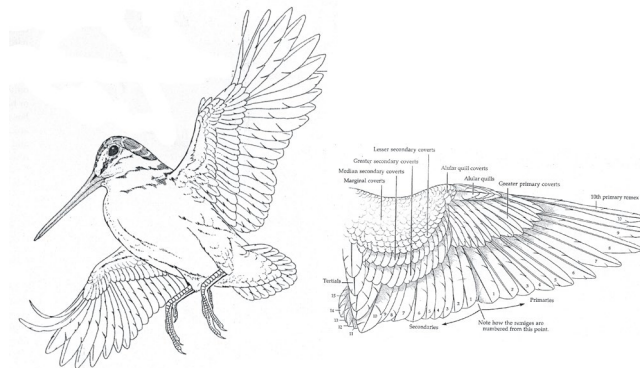


Figura 15. Aves. Izquierda, pájaro playero con las alas abiertas. Derecha, ala típica desplegada, la característica más notable de estos vertebrados, mostrando los diferentes tipos de plumas que la conforman.

- 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 mas antiguas y entre ellas están los avestruces, el ñandú, el casuario, el emú y los pingüinos; entre las aves recientes, los tinamúes suramericanos son también aves que no pueden volar (Fig. 16).

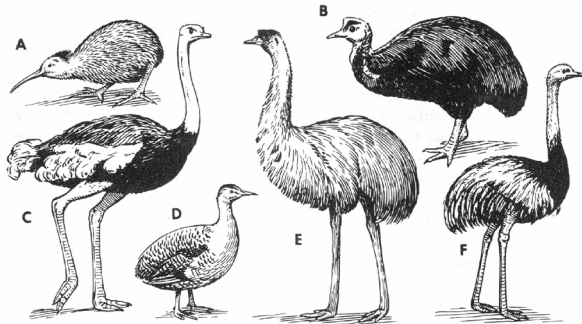


Figura 16. Diversidad de aves no voladoras. A) *Apteryx*, el kiwi, ave emblemática de Nueva Zelanda; B) el casuario australiano; C) *Struthio*, la avestruz africana; D) *Tinamus*, el tinamú suramericano; E) el emú Australiano; y F) el ñandú suramericano (Romer & Parsons 1981).

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.

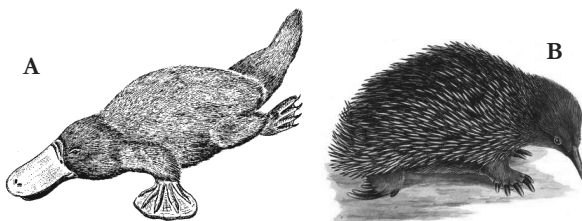


Figura 17. Prototheria. A) *Platypus*, el ornitorrinco presente en la región australiana; B) *Tachyglossus*, el equidna presente en las islas de Tasmania.

- 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.

1. 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.

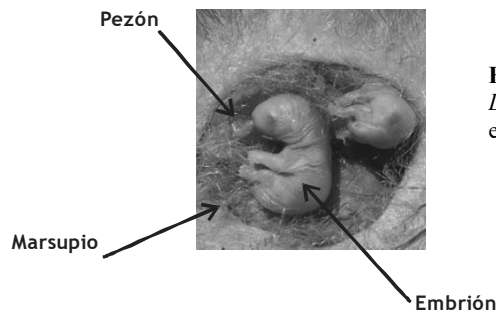


Figura 18. Embriones de 15 días de nacidos de la chucha *Didelphis marsupialis*, presente en el Neotrópico. Los embriones están el marsupio amamantándose.

2. *Infraclass 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.

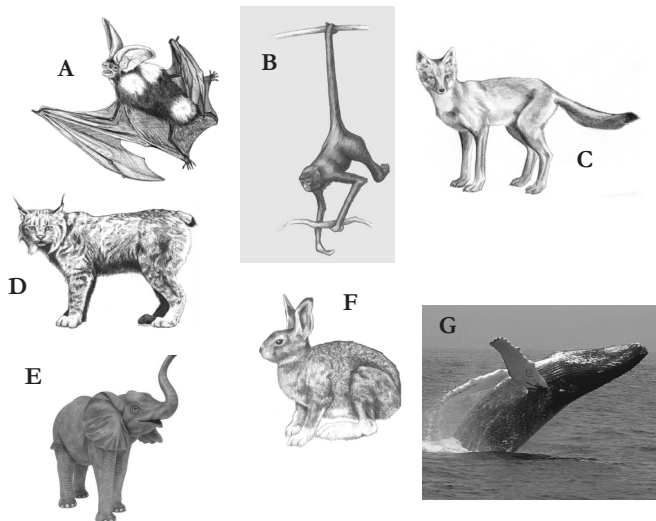


Figura 19. Diversidad de mamíferos euterios. A) Murciélago; B) primate; C) zorro; D) lince; E) elefante; F) liebre y G) ballena jorobada.

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).

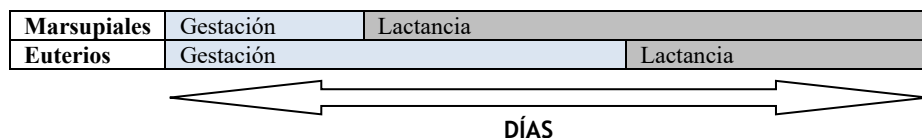


Figura 20. Diferencias entre el tiempo de gestación y lactancia entre mamíferos marsupiales y placentarios verdaderos.

Bibliografía

- Frost, D.R. 2021. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.1 (24 enero 2021). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA
- Hairston, N.G., Sr. 1994. Vertebrate zoology. An experimental field approach. Cambridge University Press. New York. 347 pp.

- Hickman, C.P., Jr., Keen, S.L., Eisenhour, D.J., Larson, A. & I'Anson, H. 2017. Integrated principles of zoology. Seventeenth edition. McGraw Hill, New York. 834 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., Crump, M.L., Savitzky, A.L., Wells, K.D. & Brandley, M.C. 2016. Herpetology. Fourth Edition. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 591 pp + appendages.
- Pough, F.H., Janis, C.M. & Heiser, J.B. 2013. Vertebrate life. Ninth edition. Pearson Prentice Hall, New Jersey. 634 pp. + appendages.
- Pough, F.H. & Janis, C.M. 2019. Vertebrate life. Tenth edition. Oxford University Press, New Jersey. 552 pp. + appendages.
- 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. Quinta edición. Nueva Editorial Interamericana. México D.F. 428 pp.